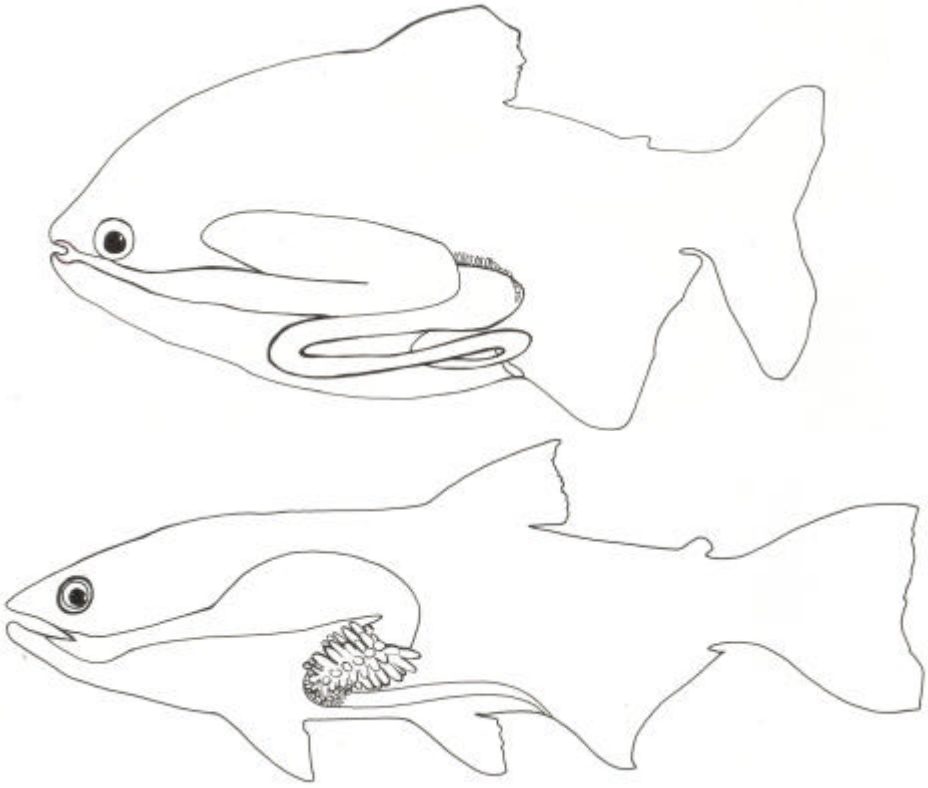
Documentos

ISSN 1517-1973
Dezembro, 2003
53

Aspectos Gerais da Fisiologia e Estrutura do Sistema Digestivo dos Peixes Relacionados à Piscicultura



Embrapa

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura e do Abastecimento

Roberto Rodrigues
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa

Conselho de Administração

José Amauri Dimárzzio
Presidente

Clayton Campanhola
Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires
Ernesto Paterniani
Hélio Tollini
Luis Fernando Rigato Vasconcellos
Membros

Diretoria-Executiva da Embrapa

Clayton Campanhola
Diretor-Presidente

Gustavo Kauark Chianca
Herbert Cavalcante de Lima
Mariza Marilena T. Luz Barbosa
Diretores-Executivos

Embrapa Pantanal

Emiko Kawakami de Resende
Chefe-Geral
José Aníbal Comastri Filho
Chefe-Adjunto de Administração
Aiesca Oliveira Pellegrin
Chefe-Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento
José Robson Bezerra Sereno
Chefe-Adjunto da Área de Comunicação e Negócios

ISSN 1517-1973
Dezembro, 2003

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Documentos 53

Aspectos Gerais da Fisiologia e Estrutura do Sistema Digestivo dos Peixes Relacionados à Piscicultura

Marco Aurélio Rotta

Corumbá, MS
2003

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Pantanal
Rua 21 de Setembro, nº1880, Caixa Postal 109
Corumbá, MS, CEP 79.320-900
Fone: (67) 233-2430
Fax: (67) 233-1011
Home page: www.cpap.embrapa.br
Email: sac@cpap.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade:

Presidente: ***Aiesca Oliveira Pellegrin***
Secretário-Executivo: ***Marco Aurélio Rotta***
Membros: ***Balbina Maria Araújo Soriano***
Evaldo Luis Cardoso
José Robson Bezerra Sereno
Secretária: ***Regina Célia Rachel dos Santos***
Supervisor editorial: ***Marco Aurélio Rotta***
Revisora de texto: ***Mirane dos Santos da Costa***
Normalização bibliográfica: ***Romero de Amorim***
Tratamento de ilustrações: ***Regina Célia Rachel dos Santos***
Ilustração(ões) da capa: ***Luiz Cosme Reis da Silva***
Ilustração(ões) do texto: ***Luiz Cosme Reis da Silva***
Editoração eletrônica: ***Regina Célia Rachel dos Santos***
Elcio Lopes Sarath

1ª edição
1ª impressão (2003): formato eletrônico

Todos os direitos reservados.
A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Embrapa Pantanal

Rotta, Marco Aurélio
Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura / Marco Aurélio Rotta. – Corumbá: Embrapa Pantanal, 2003.

48 p. – (Documentos / Embrapa Pantanal ISSN 1517-1973; 53).

1.Peixe - Fisiologia - Sistema digestivo. 2.Fisiologia - Peixe - Piscicultura. 3.Sistema digestivo - Estrutura - Peixe. 4. Piscicultura - Fisiologia - Sistema digestivo. I. Título. II. Série.

CDD: 639.8

©Embrapa 2003

Autor

Marco Aurélio Rotta
Eng.º. Agrônomo, M.Sc. em Zootecnia,
Pesquisador em Sistemas de Produção Aqüícolas,
Embrapa Pantanal,
Rua 21 de Setembro, 1880, Caixa Postal 109
CEP 79320-900, Corumbá, MS
Telefone (67) 233-2430
rotta@cpap.embrapa.br, marcoarotta@yahoo.com.br
www.mrotta.cjb.net

Apresentação

Embora a indústria da aquicultura no Brasil venha crescendo nos últimos anos a uma taxa superior a 15% a.a., o potencial para a expansão dessa atividade é pouco aproveitado. Isso se deve, entre outras questões, à falta de uma política efetiva para organizar e promover o desenvolvimento da aquicultura como produtora de alimentos. Muito embora não se tenha um diagnóstico de ciência e tecnologia sobre a atividade, é possível inferir que as pesquisas no tema, além de dispersas territorialmente, caracterizam-se pela falta de integração entre os setores que compõem os diversos elos de sua cadeia produtiva.

Nas condições atuais, não há uma idéia real das potencialidades para o desenvolvimento da aquicultura no Brasil, das prioridades de pesquisa e das demandas do setor produtivo. Essa situação tem resultado em diversos problemas que estão retardando o desenvolvimento da atividade. Visualiza-se, portanto, um papel central da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa - em termos de apoio à aquicultura, visando otimizar o aproveitamento do potencial natural, material e de recursos humanos existentes no País, através de uma atuação em nível nacional.

Diante deste quadro, a Embrapa Pantanal vem buscando suprir a falta de informações técnicas para embasar o desenvolvimento da piscicultura, a exemplo da presente publicação, que trata sobre a fisiologia da digestão nos peixes. Este assunto é de grande relevância para a otimização da produção, pois somente a partir do conhecimento das diferentes necessidades e comportamentos alimentares desses animais poderão ser formuladas rações que supram suas necessidades fisiológicas e bioquímicas. A importância desse conhecimento se torna ainda mais evidente quando levamos em conta a diversidade de espécies de peixes que possuímos, e que, só aqui no Pantanal, há cerca de 260, cada uma com suas singularidades quanto ao hábito alimentar e às exigências nutricionais.

Emiko Kawakami de Resende
Chefe-Geral da Embrapa Pantanal

Sumário

Aspectos Gerais da Fisiologia e Estrutura do Sistema Digestivo dos Peixes Relacionados à Piscicultura 9
Introdução 9
Digestão 10
Anatomia do Aparelho Digestivo 11
Cavidade bucal 13
Esôfago 17
Estômago 17
Intestino 20
Reto 22
Inervação do trato digestivo 23
Órgãos digestivos acessórios 23
Consumo e Tempo de Passagem do Alimento 24
Consumo e tempo de enchimento gástrico 24
Motilidade e estase do intestino 25
Secreções Digestivas 26
Secreções da boca e do esôfago 26
Secreções gástricas 27
Secreções do intestino 28

Absorção 31
Aspectos Gerais da Digestão e da
Alimentação das Larvas e Pós-larvas 35
Agradecimentos 40
Anexos 41
Referências Bibliográficas 44

Aspectos Gerais da Fisiologia e Estrutura do Sistema Digestivo dos Peixes Relacionados à Piscicultura

Marco Aurélio Rotta

Introdução

Um dos principais requisitos para o bom desenvolvimento da piscicultura é o conhecimento adequado da biologia da espécie utilizada no cultivo. Dentro deste tema, torna-se fundamental o entendimento da fisiologia desses peixes, que consiste no estudo do funcionamento dos diferentes sistemas do organismo, como eles se interagem e respondem às diversas alterações ambientais e métodos de criação, permitindo que se estabeleça as melhores condições para o cultivo de uma determinada espécie.

Os peixes, de modo geral, necessitam dos mesmos nutrientes exigidos pelos animais terrestres para o crescimento, reprodução e outras funções fisiológicas normais. Esses nutrientes geralmente são obtidos dos alimentos naturais disponíveis no ambiente ou das rações comerciais fornecidas no cultivo. Se os peixes são mantidos em confinamento, onde o alimento natural se torna escasso, eles necessitam de uma ração nutricionalmente completa e balanceada.

Portanto, o erro na escolha ou na formulação da ração provocará uma perda de desempenho do peixe, conduzindo a um maior gasto na alimentação e diminuindo, conseqüentemente, o lucro da atividade. Por isso, para a elaboração de uma ração adequada é preciso conhecer as variações existentes na estrutura e na fisiologia do sistema digestivo dos diferentes peixes cultivados atualmente em nossas pisciculturas.

O conhecimento da preferência alimentar de uma determinada espécie é útil no desenvolvimento de estudos nutricionais e alimentares, no preparo de rações, no manejo da alimentação e no planejamento da utilização de policultivos, que consiste na criação de duas ou mais espécies de peixes com hábitos alimentares diferentes em

um mesmo viveiro, diminuindo, assim, a competição por alimento entre as elas e otimizando o aproveitamento dos recursos alimentares disponíveis.

Esse trabalho tem por objetivo reunir as informações disponíveis sobre a fisiologia e estrutura do aparelho digestivo dos peixes, que, muitas vezes, são escassas e estão disponíveis de forma dispersa na literatura, e divulgá-las aos acadêmicos, estudiosos em nutrição de peixes e piscicultores de forma concisa, correspondendo a uma síntese dos principais conhecimentos sobre esse tema e sua relação com os manejos adotados na piscicultura.

Digestão

A digestão é a combinação dos processos mecânicos, químicos e microbianos que sofre o alimento ingerido, promovendo sua quebra em componentes que são absorvidos pelo organismo ou que permanecem na luz do intestino até serem excretados. As atividades mecânicas são a mastigação e as contrações do tubo digestivo; a principal atividade química é efetuada pelas enzimas secretadas pelo animal, nos diversos sucos digestivos; e a atividade microbiana dos alimentos também é enzimática, porém é realizada por bactérias e protozoários presentes geralmente na porção final do tubo digestivo.

Os processos gerais de digestão nos peixes tem sido pouco estudados quando comparados com os animais homeotermos (animais de sangue quente e temperatura corporal constante). Porém, as informações disponíveis sugerem que os peixes são, de uma maneira geral, semelhantes aos outros vertebrados quanto aos processos digestivos.

Os peixes apresentam múltiplas variações da estrutura básica do trato gastrointestinal (TGI) dos vertebrados, as quais estão geralmente correlacionadas ao tipo de alimento consumido e ao ambiente, e podem influenciar a presença, posição, formato e tamanho de um órgão em particular. Algumas adaptações nos peixes provavelmente são inexistentes nos vertebrados terrestres, pois alguns alimentos disponíveis para os peixes são encontrados unicamente no ambiente aquático.

Entretanto, a maioria dos peixes é pouco especializada nos seus hábitos alimentares, isto é, são generalistas, uma condição necessária para ingerir, digerir e absorver os diferentes tipos de alimentos, explorando uma grande diversidade de itens alimentares disponíveis, naturais ou industrializados. Mesmo quando ingerem um único tipo de alimento, os peixes podem substituí-lo por outro totalmente diferente quando o primeiro se torna indisponível, ou podem mudar de hábito alimentar ao longo da vida, sendo esta adaptação mais eficiente em peixes onívoros do que em carnívoros. Durante o desenvolvimento larval dos peixes, tanto nas espécies herbívoras como nas carnívoras, elas passam por uma mudança no hábito alimentar, que inicialmente é planctônico, alimentando-se primeiramente de fitoplâncton, depois de zooplâncton e, posteriormente, se especializando na ingestão de organismos animais ou vegetais.

Portanto, se tornar muito especializado quanto ao hábito alimentar pode ser uma estratégia arriscada à sobrevivência de determinada espécie.

No ambiente natural os peixes conseguem balancear suas dietas escolhendo, entre diversos itens alimentares disponíveis, os que melhor suprem suas exigências nutricionais e preferências alimentares (capacidade também conhecida como palatabilidade metabólica), podendo recorrer a organismos animais e vegetais. Raramente observam-se sintomas de deficiências nutricionais nessas condições.

O conhecimento do hábito alimentar das espécies em condições naturais e de criação permite a geração de tecnologia para a intensificação da produção, sendo, portanto, o sucesso da aquicultura associada ao conhecimento das características morfofisiológicas e comportamentais das espécies em criação, tanto nas fases adultas quanto nas fases jovens de desenvolvimento.

Anatomia do Aparelho Digestivo

O trato gastrointestinal ou digestivo é o tubo que vai da boca ao ânus e pelo qual passam os alimentos. Pode ser subdividido em cavidade bucal ou bucofaringeana, intestino anterior (esôfago e estômago), intestino médio (intestino propriamente dito) e intestino posterior (reto). Os vários tecidos e órgãos relacionados a ele estão envolvidos com a apreensão, mastigação e deglutição, seguidas da digestão e absorção dos nutrientes, como também com a excreção.

Há uma estreita relação de interdependência entre a nutrição, o habitat e a organização do aparelho digestivo, a qual se manifesta especialmente por adaptações e modificações. Essas são variações morfológicas provocadas pela ação de fatores do ambiente sobre o organismo, podendo ser de caráter permanente, produzidas na evolução filogenética, como no caso das adaptações, ou de caráter temporário, produzidas no ciclo ontogenético do indivíduo (desenvolvimento do indivíduo desde a fecundação até a maturidade reprodutiva), chamadas de modificações. Portanto, a dieta é um dos principais fatores que confere aos órgãos do aparelho digestivo características funcionais, anatômicas e morfométricas próprias para cada regime alimentar.

Apesar da grande diversidade das estruturas de alimentação e de digestão dos peixes, algumas generalizações são possíveis. Os peixes podem ser divididos, basicamente, em três grandes categorias, de acordo com o tipo de alimento consumido:

- Os herbívoros ingerem itens de origem vegetal - a maioria se alimenta de poucas espécies de plantas e, freqüentemente, possuem estruturas de mastigação especializadas, obtendo o máximo valor nutricional através da completa trituração do alimento (p. ex.: piava, piau, piavuçu, pacu-peva; os nomes científicos dos peixes mencionados no texto estão listados no Anexo A);

- Os onívoros se alimentam de itens de origem animal e vegetal - possuem uma dieta mista e estruturas pouco especializadas. Freqüentemente consomem pequenos invertebrados, plantas e frutos (p. ex.: lambari, piraputanga, pacu, tambaqui, tambacu, tilápia, tuvira);

- Os carnívoros ingerem sobretudo itens de origem animal - se alimentam de invertebrados de maior tamanho e outros peixes, podendo se especializar em algum tipo em particular. Essas preferências podem mudar com a disponibilidade sazonal dos alimentos (p. ex.: tucunaré, dourado, pintado, salmão, cachorra, piranha, traíra).

Os peixes que se alimentam de plâncton, lama ou detritos (uma mistura de sedimento, matéria orgânica em decomposição e bactérias) não podem ser facilmente classificados como herbívoros ou carnívoros, devido a diversidade da origem dos organismos, sendo classificados como planctófagos (p. ex.: tamboatá), iliófagos ou detritívoros (p. ex.: curimbatá, acari).

Herbívoros, onívoros e carnívoros podem ser encontrados na mesma família. Logo, parece que as estruturas do aparelho digestivo são altamente adaptáveis e facilmente modificáveis, pelo menos em termos evolutivos. Outro aspecto geral é que o comprimento do intestino está correlacionado com a dieta. Os herbívoros possuem um maior comprimento relativo do intestino (CRI), que leva em consideração o comprimento do intestino médio e do reto, que os carnívoros (Tabela 1). De modo geral nos carnívoros o CRI varia de 0,2 a 2,5, nos onívoros entre 0,6 e 8,0 e nos herbívoros de 0,8 a 15,0.

Tabela 1. Comprimento relativo do intestino - CRI (comprimento do intestino / comprimento corporal) de algumas espécies de peixes.

Espécie[1]	*Hábito Alimentar*	*CRI*
Tuvira	Carnívoro	0,4
Pintado	Carnívoro	0,5
Traíra	Carnívoro	0,7
Bagre-de-canal	Onívoro	1,6
Carpa comum	Onívoro	2,1
Tambaqui	Onívoro	2,5
Carpa capim	Herbívoro	1,9
Tilápia rendali	Herbívoro	5,8
Carpa cabeça grande	Fitoplanctófaga	15,0
Cascudo	Herbívoro	15,9

[1] Os nomes científicos dos peixes mencionados na tabela estão listados no Anexo A.

O tamanho do intestino parece estar mais relacionado com a quantidade de material indigerível no alimento do que a sua origem animal ou vegetal. Os peixes que ingerem grandes quantidades de lodo também possuem intestinos com tamanhos similares aos dos herbívoros.

Outros fatores, que não a dieta, podem também influenciar o comprimento do intestino. Os intestinos que possuem dobras ou outras estruturas que aumentem a superfície usualmente são menores que aqueles que não os possuem. O comprimento do intestino pode ser maior em peixes que se alimentam de um modo mais esparso do que aqueles se alimentam com mais freqüência.

Cavidade bucal

A cavidade bucal é compartilhada pelos aparelhos respiratório e digestivo. Sua função digestiva se limita a selecionar, apreender e conduzir o alimento até o esôfago. Nos peixes, muitas vezes é denominada como cavidade bucofaringeana por não se poder subdividir anatomicamente a cavidade bucal e faringe, visto que o limite entre os dois órgãos é pouco evidente, havendo continuidade anatômica entre eles. É composta pelos lábios, boca, dentes, língua e arcos branquiais e é recoberta por um epitélio mucoso estratificado sobre uma grossa membrana basal unida aos ossos ou aos músculos por uma derme extremamente condensada.

Exceto em algumas espécies herbívoras, os Teleósteos, uma subdivisão da classe dos Actinopterígios (subclasse dos Osteíctes, a maior classe dos vertebrados e que compreendem os peixes dotados de esqueleto ósseo) que abrange cerca de 96% das espécies de peixes atualmente existentes, não utilizam a cavidade bucal para a mastigação e pré-digestão, como ocorre nos mamíferos.

Os lábios carnudos são comuns nos herbívoros, destinados ao pastejo e filtragem. Os lábios dos carnívoros são geralmente finos e com poucas modificações. Os peixes bentófagos freqüentemente possuem barbelas (p. ex.: carpa comum), apêndices sensoriais que possuem grande quantidade de corpúsculos gustativos cutâneos e ricamente enervados e que auxiliam na seleção do alimento quando estão comendo ou pastando junto ao fundo dos corpos d'água.

Dois tipos extremos de boca são prontamente identificáveis, com um grande número de variações entre elas, dependendo do seu hábito alimentar. Um tipo de boca possui uma grande abertura a qual se estende até os lados da cabeça. Este tipo de boca é característica dos predadores carnívoros, permitindo a eles agarrar e ingerir grandes presas inteiras (p. ex.: cachorra, dourado). Outro tipo é a boca pequena, tubular a qual maximiza a habilidade de sucção, geralmente presente nos peixes planctófagos, herbívoros e bentófagos (p. ex.: curimbatá), como podemos ver na Fig. 1.

A posição da boca é variável, dependendo do tipo de alimento normalmente consumido. Os peixes Teleósteos geralmente possuem a boca na extremidade anterior do corpo. Os que se alimentam no fundo possuem a boca na região ventral (p. ex.: cascudo) e os que se alimentam na superfície possuem a boca na região dorsal

(p. ex.: tuvira). Os peixes com boca terminal são menos especializados quanto à posição do alimento (p. ex.: pacu).

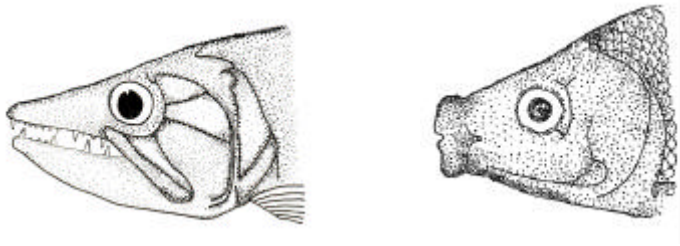


Fig. 1. Dois tipos característicos de boca nos peixes (à esquerda o da cachorra, um peixe carnívoro predador, e à direita o do curimbatá, um peixe bentófago sugador).

Quanto à língua, os peixes possuem uma estrutura que pode ser considerada rudimentar, sendo usualmente rígida ou até mesmo óssea (p. ex.: pirarucu, pertencente a família dos Osteoglossídeos) e relativamente imóvel na maioria dos Teleósteos. Não possui glândulas salivares, porém apresenta botões sensoriais gustativos. O sistema gustativo dos Teleósteos é ativado por substâncias solúveis na água, acreditando-se que a gustação está envolvida na detecção, seleção e ingestão dos alimentos, assim como na proteção contra a ingestão de substâncias nocivas pelo peixe. Há uma estreita relação entre o padrão de distribuição dos corpúsculos gustativos e a forma pela qual o peixe localiza e seleciona o alimento, sendo, nos carnívoros, mais presentes na região anterior da cavidade bucofaringeana e pouco presentes no esôfago (p. ex.: pintado). Na tuvira há poucos botões gustativos na boca, faringe e esôfago, pois a presença de tais estruturas não devem estar relacionadas com a necessidade de localizar o alimento no ambiente, pois este peixe possui um campo elétrico para esta finalidade. Provavelmente estas estruturas estejam mais relacionadas com a seleção do alimento. Nos Teleósteos a ejeção do alimento já ingerido e mesmo a eversão do estômago é comum quando se alimentam de algo estranho ou não palatável.

Os peixes possuem uma ampla variedade de dentes e estruturas associadas. Diferenças na dentição indicam diferenças na preferência pelos alimentos, os quais variam de tamanho, dureza e textura, o que deve ser levado em conta quando da formulação de dietas artificiais. Acredita-se que os dentes dos peixes são originados de escamas que recobriam os lábios. Na cavidade bucal, os dentes, quando existentes, são presos aos ossos do maxilar e da cabeça. Eles são solidamente fixados (em alguns casos são articulados) e identificados de acordo com o osso ao qual estão ligados. Quanto maior os dentes maior será a abertura da boca (p. ex.: cachorra). A maioria dos carnívoros possui dentes pequenos, pois servem para segurar a presa. Esses peixes geralmente engolem as suas presas inteiras, com exceção das piranhas, que tem a habilidade de dilacerar o seu alimento antes de ingerí-lo.

Existem basicamente quatro tipos de dentes presentes nos peixes, possuindo uma forte correlação entre a dentição, o hábito alimentar e o alimento ingerido. A dentição dos Teleósteos é normalmente composta por dentes maxilares, localizados nas bordas da boca e do palato, mais desenvolvidos em peixes carnívoros e ausentes ou muito pouco desenvolvidos nos herbívoros. Os herbívoros possuem os dentes faríngeos bem desenvolvidos (p. ex.: carpa capim) associados com os arcos branquiais (p. ex.: carpa prateada), localizados na parte posterior da cavidade opercular. Alguns peixes herbívoros possuem dentes mandibulares incisivos, que são utilizados para cortar as plantas macrófitas, entretanto a carpa capim não os possui. O tambaqui, considerado um peixe onívoro com tendência a frugivoria, possui dentes molariformes com as margens afiadas usados para triturar frutos e castanhas, mesmo as de casca muito dura. Uma ampla fenda bucal com uma dentição oral funcional e com um pequeno desenvolvimento do aparelho dentário faringiano e dos rastros branquiais são características de peixes que se alimentam, preferencialmente, de organismos animais, sendo geralmente carnívoros.

Os peixes herbívoros/fitoplanctófagos geralmente apresentam dentes faringianos bem desenvolvidos (dispostos em placas ou ossos faringianos), que são utilizados para esmagar e moer vegetais ou outros materiais rígidos, facilitando a ação das enzimas digestivas devido ao aumento da área superficial do alimento (Fig. 2).

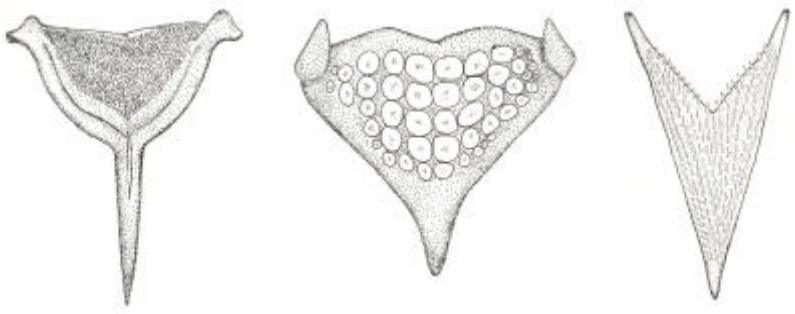


Fig. 2. Três exemplos de ossos faringianos mostrando a variação da forma dos dentes faríngeos conforme o hábito alimentar dos peixes (à direita de um peixe fitoplanctófago, ao centro de um peixe que se alimenta de moluscos e à esquerda de um peixe piscívoro).

Freqüentemente, os peixes que possuem esses dentes, como as carpas e as tilápias, apresentam um par superior e outro inferior, sendo esses pressionados entre si durante o processo de trituração do alimento (Fig. 3). Os dentes faringianos, por causa da sua orientação, podem ser também atuantes na deglutição do alimento. Os peixes apresentam modificações nos arcos branquiais, os chamados rastros branquiais (Fig. 4), que geralmente estão mais desenvolvidos nas espécies planctófagas (mais longas e numerosas), pois permite a essas formar uma estrutura tipo "rede" para filtrar e concentrar o plâncton presente na água bombeada através das brânquias. Peixes planctófagos geralmente possuem rastros branquiais numerosos e bastante próximos

entre si, permitindo uma eficiente filtragem de partículas pequenas de alimento, como fitoplâncton (p. ex.: carpa prateada), zooplâncton (p. ex.: carpa cabeça grande), crustáceos e, em alguns casos, até mesmo diatomáceas (p. ex.: tilápia), que possuem um diâmetro muito pequeno. Nesses peixes a secreção de muco nos rastros branquiais e na faringe auxilia na aglutinação dessas pequenas partículas para a sua ingestão.

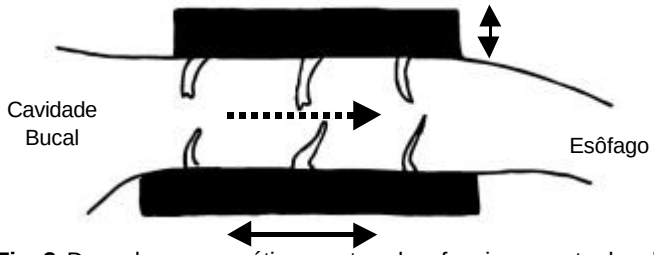


Fig. 3. Desenho esquemático mostrando o funcionamento dos dentes faríngeos. A placa óssea superior desloca no sentido vertical e a placa óssea inferior no sentido horizontal (seta tracejada indica o sentido de passagem do alimento).

A maioria das tilápias são excelentes filtradoras de plâncton, porém nem todas possuem rastros branquiais próximos, necessitando de forma mais intensa a produção de muco pelos rastros branquiais. Os rastros branquiais também protegem as brânquias contra partículas ingeridas que possam, acidentalmente, machucá-las.

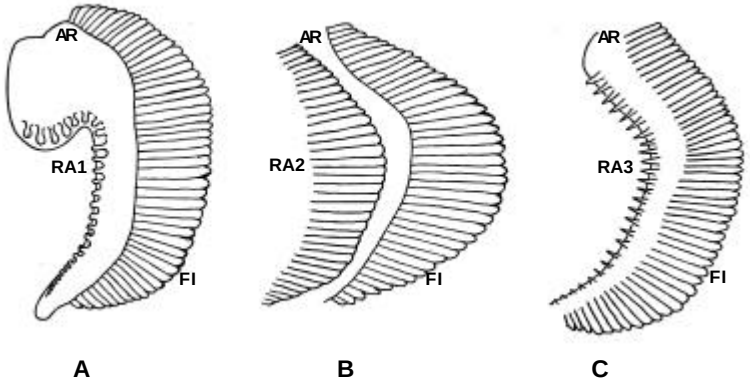


Fig. 4. Três exemplos de rastros branquiais mostrando a variação da forma das suas estruturas conforme o hábito alimentar dos peixes: (A) de um peixe filtrador, como a tilápia nilótica e o acará; (B) de outro peixe filtrador, como as carpas prateada e cabeça grande; (C) de um peixe piscívoro, como o pintado e o dourado (AR - arco branquial; FI - filamentos branquiais; RA1 - rastros branquiais curtos em forma de tubérculo; RA2 - rastros branquiais longos e numerosos; RA3 - rastros branquiais curtos em forma de seta).

Peixes carnívoros geralmente possuem rastros branquiais em menor número e mais afastados entre si, auxiliando no aprisionamento de pequenos peixes dentro da cavidade bucal. A secreção de muco nos rastros branquiais dos peixes carnívoros ajuda a lubrificar presas maiores, aumentando a eficiência de captura e facilitando a ingestão do alimento.

Esôfago

O esôfago quase sempre é um tubo curto, largo, reto e muito musculoso, e sua função é de degustar o alimento (possui botões gustativos) e transportá-lo até o estômago com o auxílio das ondas peristálticas (contrações musculares cuja função é transportar os alimentos pelo TGI, misturá-los com os sucos digestivos e pôr os nutrientes digeridos em contato com a mucosa intestinal, para sua subseqüente absorção). Além de conduzir os alimentos da boca para o estômago ou intestino, o esôfago comunica-se com a vesícula gasosa e pode desempenhar diferentes funções, como a de osmorregulação em peixes eurialinos (animais aquáticos que podem viver em águas com diferentes salinidades, como o salmão) ou auxiliar na respiração.

O esôfago é de difícil identificação na maioria dos Teleósteos, pois muitas vezes não possui o esfíncter cárdico que o separa do estômago. Geralmente inicia na boca e termina na região cárdica do estômago, porém, em peixes sem estômago (agástricos), o esôfago se conecta diretamente ao intestino (p. ex.: carpa comum). É revestido por uma camada epitelial provida de células mucosas que, junto as grandes pregas longitudinais que a estriam, facilitam a ingestão das grandes partículas dos alimentos, sendo mais distendível em espécies ictiófagas e menos em espécies detritívoras e herbívoras. A musculatura do esôfago tende a ser mais desenvolvida em peixes de água doce do que em peixes de água salgada, pois exerce a função de minimizar a entrada de água (hipo-homeostática) durante a ingestão do alimento. Em algumas espécies tropicais existem divertículos cegos (sacos esofágicos) presentes. Também pode auxiliar no armazenamento do alimento enquanto o estômago se encontra em repleção, como ocorre nas tuviras.

Estômago

O estômago pode ser dividido em três regiões, que são a cárdica (entrada), fúndica (saco) e pilórica (saída). A cárdia e o piloro possuem esfíncteres que controlam a passagem dos alimentos pelo estômago, porém, em alguns peixes, o esfíncter cárdico pode estar ausente (Fig. 5). A superfície interna (mucosa) contém uma variedade de células glandulares endócrinas e secretoras exócrinas. Estas últimas produzem o muco e o suco gástrico. As características das glândulas gástricas variam conforme o hábito alimentar do peixe, sendo mais ramificadas e desenvolvidas nos peixes carnívoros.

O estômago armazena temporariamente o alimento e desempenha funções mecânicas que auxiliam na trituração e início da digestão dos alimentos. O tamanho do estômago pode ser usualmente relacionado com o intervalo entre as refeições e o tamanho das partículas do alimento ingerido. Os peixes que consomem grandes presas em intervalos esparsos possuem grandes estômagos e aqueles que se

alimentam de pequenas partículas (i.e. micrófagos) possuem freqüentemente pequenos estômagos ou não os possuem (p. ex.: carpa comum).

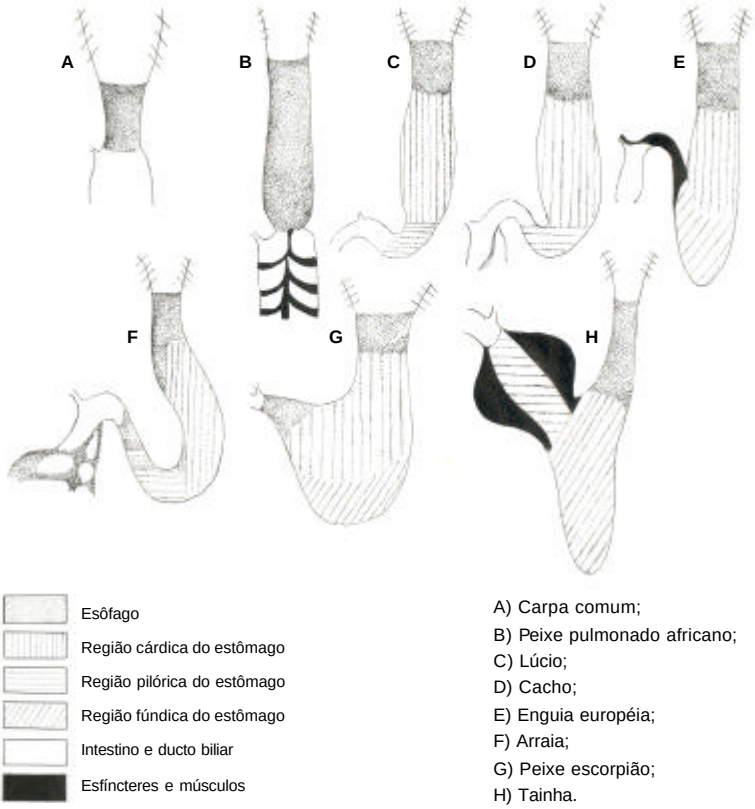


Fig. 5. Diferentes formatos e disposições dos estômagos nos peixes e as suas regiões gástricas.

Acredita-se que o desaparecimento do estômago foi uma modificação necessária para permitir a destruição de grandes quantidades de alimentos indigeríveis, que devem passar rapidamente através do tubo digestivo. Peixes micrófagos (p. ex.: acará) e detritívoros/iliófagos (p. ex.: tainha, curimbatá), apresentam estômago com baixa capacidade de armazenamento, mas bem musculoso e com fortes contrações para fragmentar o alimento, auxiliado pela areia ou outro material sedimentar, como ocorre no ventrículo (moela) das aves, quebrando, assim, a parede celular de bactérias, algas e diatomáceas. Em outros micrófagos, detritívoros, iliófagos e herbívoros esta estrutura tipo "moela" pode estar ausente no estômago, sendo, então, feita a trituração pelos dentes faríngeos. O esfíncter pilórico mantém o alimento no estômago até ele

estar suficientemente fluído para passar para o intestino e impede o refluxo do bolo alimentar para o estômago.

O estômago possui uma forma de saco distendível, sigmóide, recoberto por numerosas pregas com paredes musculares muito desenvolvidas. A cárdia assinala a mudança do músculo estriado do esôfago para o músculo liso do estômago (Fig. 6). A parede do estômago é composta por camadas de tecido similares às dos outros vertebrados. Possuem também uma série de camadas musculares e vários estratos de tecido conjuntivo adjacente.

O revestimento mais interno é um epitélio colunar que contém células secretoras de muco e células que secretam tanto o pepsinogênio quanto o ácido clorídrico (HCl), chamadas células oxintopépticas. Há uma tendência para a ocorrência das células secretoras na parte anterior do estômago. Em alguns peixes o epitélio próximo ao piloro parece não ser secretor, possui um abundante suprimento de sangue e pode ter função de absorção. No pintado, por exemplo, as regiões cárdica e fúndica são glandulares, isto é, produzem suco gástrico, e a região pilórica é aglandular. O epitélio do estômago forma criptas ao longo da mucosa gástrica. As criptas gástricas que recortam a mucosa têm início na porção cranial da região cárdica, onde elas são pouco profundas. Depois elas vão se tornando progressivamente mais profundas aos longo do estômago, atingindo o máximo de desenvolvimento na região pilórica. As glândulas gástricas que estão presentes nas regiões cárdica e fúndica desembocam na base das criptas. Na região pilórica não ocorre a presença de glândulas gástricas, aparecendo somente criptas profundas. Na maioria dos peixes o pH do estômago é extremamente ácido (entre 2,4 e 4,2). Em peixes sem estômago, todo o conteúdo do trato digestivo é alcalino, mesmo quando há cecos intestinais.

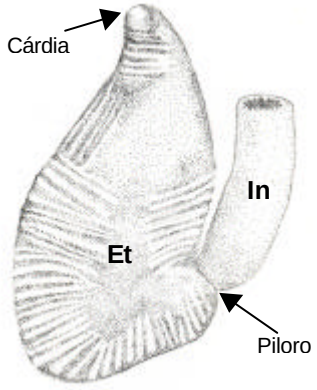


Fig. 6. Desenho esquemático do estômago de um peixe carnívoro mostrando suas pregas e musculatura e a disposição lateral do esfíncter pilórico (Et - estômago; In - intestino).

Os peixes carnívoros geralmente se alimentam com menor freqüência, porém, consomem uma refeição maior, necessitando de um estômago de maior volume e com musculatura bastante elástica para acomodar as presas ingeridas. Peixes onívoros e herbívoros realizam muitas refeições diárias, porém, consomem pouco alimento por refeição e, por isso, geralmente apresentam estômago de menor volume.

A forma do estômago também difere bastante. Nos peixes carnívoros o estômago é muito elástico, pois possui pregas bem desenvolvidas, o que permite sua distensão, podendo aumentar de três a quatro vezes o seu tamanho. Outro fator que auxilia a distensão é a ligação entre o estômago e o intestino, que geralmente ocorre na lateral do estômago, o que não permite que a presa force sua passagem pela sua válvula pilórica, diferentemente do que ocorre nos peixes com outros hábitos alimentares (Fig. 6). Dessa forma, as grandes presas ingeridas pelos peixes carnívoros podem se acomodar no estômago sem que este rompa a sustentação mesentérica do trato intestinal.

Intestino

O intestino é um tubo relativamente simples, iniciando na válvula pilórica e terminando no reto, não sendo separado em delgado e grosso, como nos mamíferos. Possui glândulas digestivas e um suprimento abundante de vasos de sangue e de linfa, onde se completa a digestão iniciada no estômago. No intestino é onde ocorre a maior parte da absorção dos nutrientes, íons e água oriundos da dieta, sendo os produtos da digestão mantidos em solução, o que facilita a absorção. Nos peixes, além da função de digestão e absorção, o intestino pode desempenhar outras funções, como auxiliar na osmorregulação ou na respiração.

Há uma ampla variedade de estruturas especializadas encontradas no intestino de diferentes espécies de peixes. Uma das mais importantes são os cecos pilóricos, presentes em algumas espécies de peixes, como nos salmonídeos e nos curimatídeos. Os cecos pilóricos são divertículos cegos de formato digitiforme que se encontram na região pilórica e na porção anterior do intestino médio, estando livres entre si ou ocasionalmente fundidos à parede do estômago (Fig. 7). Suas características histológicas e histoquímica (composição química) são semelhantes às do intestino adjacente, sugerindo que os cecos pilóricos sirvam para aumentar a superfície intestinal sem aumentar o comprimento ou espessura do intestino. São mais desenvolvidos em peixes carnívoros e reduzidos, ou mesmo ausentes, nos herbívoros, possuindo uma função diferente dos cecos dos mamíferos e das aves, nos quais ocorre a fermentação do alimento. Entretanto, não está bem definido se há relação entre a presença de cecos pilóricos e a dieta do peixe, pois eles ocorrem nos peixes carnívoros, onívoros e herbívoros. Nas espécies com poucos ou nenhum ceco ocorre maior desenvolvimento da mucosa e/ou maior comprimento do intestino médio para compensar a escassez ou ausência dessas estruturas. Servem também como reservatório de alimento.

O número e formato dos cecos pilóricos variam de espécie para espécie e mesmo entre exemplares do mesmo tamanho e da mesma espécie, podendo alcançar o número de 70 ou mais. São responsáveis por grande parte da digestão dos lipídios e

das proteínas e recebem as secreções pancreática e biliar, participando também da absorção de aminoácidos, carboidratos, lipídios, água e íons.

Uma característica básica do intestino dos Teleósteos é a presença de pelo menos dois segmentos intestinais, mesmo sem a separação entre intestino delgado e grosso. Na primeira porção ocorre a absorção de nutrientes em suas formas menores (monossacarídeos, aminoácidos e ácidos graxos), enquanto a segunda parte é responsável pela entrada de macromoléculas por pinocitose (mecanismo de penetração de fluidos na célula através da invaginação da membrana celular, com a formação de vesículas internas). As porções intestinais que apresentam mucosa mais complexa estão envolvidas, de modo geral, com processos absortivos. No pintado, os dois primeiros terços do intestino possuem esta característica.

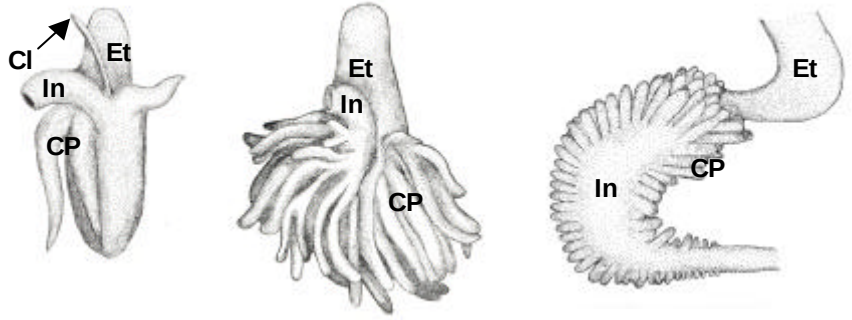


Fig. 7. Três exemplos de intestinos nos peixes com diferentes disposições e número de cecos pilóricos. (Et - estômago; CP - cecos pilóricos; Cl - colédoco; In - intestino).

Outras estruturas que auxiliam na digestão são as dobras e cristas do epitélio mucoso no intestino médio que aparecem em grande quantidade e variedade e que servem para aumentar a superfície de secreção e absorção. Nos peixes em jejum, essas estruturas diminuem muito, como também o diâmetro e o comprimento do intestino. Intestinos mais curtos apresentam maior número de dobras, melhorando a eficiência de absorção dos nutrientes ingeridos, como no caso das espécies carnívoras.

O comprimento do intestino varia conforme o hábito alimentar e as características dos alimentos naturalmente ingeridos pelos peixes. Os carnívoros possuem, basicamente, um intestino curto, reto e espesso, os onívoros um intestino em forma de “N” e os herbívoros possuem um intestino longo, enovelado e fino (Fig. 8). O comprimento do intestino parece estar mais correlacionado com a quantidade de materiais indigeríveis do que com a natureza do alimento (vegetal ou animal). Peixes herbívoros e fitoplanctófagos consomem alimentos de menor digestibilidade e apresentam, geralmente, intestinos mais longos se comparados aos peixes carnívoros. Portanto, existem duas adaptações gerais conforme o hábito alimentar: os herbívoros, que apresentam uma grande ingestão e rápido trânsito de alimento no intestino, distribuem a superfície absortiva em um longo intestino com mucosa pouco pregueada,

permitindo que o alimento permaneça mais tempo em contato com as enzimas, de modo a aumentar a eficácia da digestão, compensando o baixo valor nutritivo do alimento ingerido; e os carnívoros, que apresentam um intestino curto, mas como a quantidade de alimento ingerido é menor e a qualidade é superior, o trânsito é mais lento, sendo este aspecto importante para favorecer a difusão dos nutrientes para dentro das numerosas e profundas pregas que existem na mucosa intestinal antes de serem absorvidos. As pregas da mucosa intestinal mais complexamente estruturadas estão relacionadas com o hábito alimentar carnívoro, estando envolvidas nos processos absortivos dado ao aumento da área superficial dessa estrutura. No caso dos peixes carnívoros com secos pilóricos, o trânsito alimentar é ainda mais lento, pois o alimento que entra nesses sacos de fundo cego deve retornar novamente a luz do intestino para então ser excretado.

As pregas da mucosa intestinal também estão relacionadas com o transporte do material em processamento: pregas longitudinais auxiliam o transporte desse material, acelerando-o, ao passo que pregas transversais retardam o seu trânsito, uma vez que atuam como obstáculos à sua passagem.

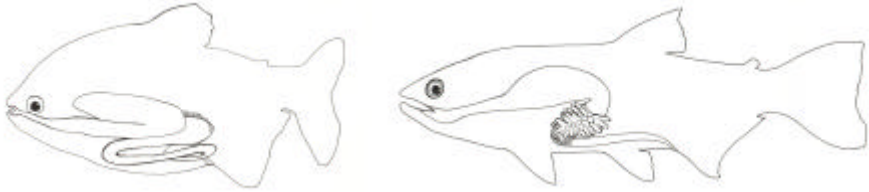


Fig. 8. Dois tipos característicos de intestinos nos peixes (à esquerda o do tambaqui, um peixe frugívoro, e à direita o do dourado, um peixe carnívoro).

Deve-se destacar que peixes onívoros e herbívoros apresentam a capacidade de alterar a estrutura e as propriedades absortivas do seu sistema digestivo em resposta a mudanças na dieta, sendo portanto substrato dependentes. O aumento na quantidade de glicídios na alimentação pode provocar aumento no comprimento do intestino e na absorção de glicose por alguns Teleósteos, não ocorrendo este fato nos carnívoros, como o pintado e a truta arco-íris. Essas diferenças devem-se, provavelmente, à adaptação das espécies, pois peixes onívoros e herbívoros estão sujeitos a grandes variações na composição bromatológica da dieta, diferentemente do que ocorre na dieta dos carnívoros.

Reto

O reto possui uma parede muscular muito mais grossa que a do intestino e com uma grande capacidade de distensão. O reto pode ser diferenciado do intestino médio pelo decréscimo da vascularização e do número de células secretoras e pelo aumento do número de células produtoras de muco, as quais podem ser vistas histologicamente. Também há a possibilidade de ocorrência dos cecos retais, cuja função principal é a

absorção de água. Em alguns peixes pode haver uma pequena constrição entre o intestino e o reto, onde se localizam um esfíncter e a válvula ileoretal, delimitando as duas regiões intestinais, como é o caso da tuvira.

A abertura anal ou fenda é também o local de terminação dos ductos urinários e reprodutivos. Mesmo com os três ductos desembocando na mesma região, esta não se caracteriza como cloaca, pois eles se abrem para o ambiente externo e não para uma câmara interna comum, como ocorre nas aves.

Inervação do trato digestivo

A boca e a região perioral são ricas em terminações nervosas sensitivas, variando conforme a implantação dos dentes, sua morfologia e número. Já a enervação dos órgãos digestivos não é bem compreendida, embora se acredite que há uma enervação simpática vinda dos gânglios laterais à medula espinhal. Este é um sistema adrenérgico (libera adrenalina ou epinefrina) que possui um efeito inibitório. A enervação do estômago, intestino e reto é realizada por nervos simpáticos.

A enervação parassimpática provém de três nervos craniais, que são os nervos vago (X), glossofaríngeo (IX) e facial (III). que se espalham para várias partes do trato digestivo. Os nervos glossofaríngeo e facial enervam todas as vísceras. Esses nervos craniais são colinérgicos (liberam acetilcolina) e possuem um efeito estimulatório.

Além dos nervos extrínsecos, existem também nervos intrínsecos dentro dos tecidos do sistema digestivo. Esses nervos não são originados do cérebro nem da espinha e se acredita que eles sejam a base anatômica para o verdadeiro reflexo peristáltico. Testes fisiológicos sugerem que o peristaltismo (contrações da musculatura da parede do TGI que promovem o deslocamento do conteúdo alimentar) dos peixes se assemelha ao dos vertebrados superiores. Quanto ao estímulo e liberação das secreções pancreáticas e intestinais, essas parecem estar sobre controle tanto hormonal quanto nervoso.

Órgãos digestivos acessórios

Embora o pâncreas dos tubarões e das arraias (Classe Elasmobrânquia) seja grande e distinto, o pâncreas da maioria dos peixes Teleósteos é difuso e não pode ser facilmente observado durante uma dissecação total. O pâncreas difuso consiste em pequenos glóbulos de tecido pancreático espalhado pelo mesentério do peixe (principalmente entre as células adiposas dos cecos pilóricos, no revestimento subcapsular do baço e na capa externa que rodeia a veia porta hepática), cada um provido por uma artéria, veia, nervo e ducto pancreático. Nas espécies em que o fígado e o pâncreas estão combinados, este tecido se estende ao redor do ramo principal da veia porta, formando uma espécie de glândula externa. O tecido pancreático, em algumas espécies, encontra-se difuso no fígado, sendo chamado de pâncreas intra-hepático ou hepatopâncreas. Geralmente, os ductos se unem e se juntam com o ducto da bile para formar um ducto biliar comum antes de entrar na parte superior do intestino, embora algumas espécies possuam ductos independentes. A estrutura do pâncreas dos peixes é bastante semelhante à dos mamíferos. O

pâncreas dos peixes secreta insulina e glucagon em resposta à absorção de nutrientes, como também secreta enzimas digestivas e bicarbonato para o intestino, semelhante aos vertebrados superiores.

A vesícula biliar é um saco contráctil com parede delgada com a função de armazenamento temporário da bile, a qual é coletada pelos ductos biliares vindos do fígado. A vesícula biliar se liga e, algumas vezes, está incrustada em um dos lóbulos do fígado. Acredita-se que o controle da vesícula biliar seja bastante semelhante ao dos outros vertebrados.

O fígado dos Teleósteos possui um considerável volume em relação ao corpo. É marrom-avermelhado nas espécies carnívoras e marrom-claro nas herbívoras. Nos peixes cultivados, que se alimentam de ração, sua cor é habitualmente mais clara do que a dos peixes, da mesma espécie, que se encontram na natureza. Em algumas espécies é um órgão compacto que se combina com o pâncreas formando o hepatopâncreas, sendo que em outras se encontram totalmente separados. A histologia do fígado dos peixes difere da dos mamíferos, pois os hepatócitos possuem menor tendência a se dispor em cordões ou em lóbulos. O sistema biliar difere dos mamíferos pois os canalículos biliares intracelulares se juntam aleatoriamente para formar os condutos biliares. Esses condutos fusionam-se e dão, eventualmente, lugar a uma vesícula biliar que armazena uma bílis amarela-esverdeada que contém sais biliares e álcalis. Após ser conduzida ao lúmen do intestino pelo colédoco, a bile efetua a emulsificação das gorduras e a neutralização da acidez do quimo (pasta alimentar semifluida a que se reduzem os alimentos que sofreram digestão estomacal); esses processos auxiliam na digestão e na absorção dos lipídios e das vitaminas lipossolúveis que entram no intestino.

Consumo e Motilidade Intestinal

Consumo e tempo de enchimento gástrico

Embora os estímulos fisiológicos estejam entre os fatores mais importantes que governam o consumo de alimento pelos vertebrados superiores, esses não têm recebido a devida atenção com relação aos peixes. Os aspectos neurais do controle do consumo nos peixes são semelhantes aos dos vertebrados superiores. Muitos hormônios também afetam o consumo alimentar nos peixes. Há evidências que os hormônios tireoidianos aumentam a taxa de absorção de alguns nutrientes através do intestino, aumentando, portanto, a conversão alimentar e o crescimento. Hormônios esteróides (tanto andrógenos como estrógenos) podem aumentar como diminuir o apetite nos peixes, pois alteram simultaneamente os níveis dos nutrientes no plasma. O enchimento do estômago e fatores sistêmicos, como nutrientes circulantes e taxa respiratória, se mostraram altamente relacionados ao consumo de alimento. Quando um alimento com pouco conteúdo energético por unidade de peso é administrado ao peixe, a compensação que segue com o aumento do consumo diário é um aumento na taxa de alimentação com uma evidente diminuição no tempo de enchimento gástrico. Mesmo que seja razoável

se pensar que a atividade de consumo cesse quando o estômago esteja cheio, tem sido observado, em alguns peixes, que o alimento total consumido é limitado pelo peso específico deste alimento, pois pode influenciar na flutuabilidade do peixe e prejudicar sua movimentação vertical na coluna d'água.

Um dos estimadores mais comuns da taxa de processamento do alimento pelo trato digestivo é o tempo necessário para o estômago se tornar vazio após uma refeição. Algumas generalizações são amplamente aceitas quando se deseja medir este tempo, que são: a taxa de esvaziamento e digestão do estômago é exponencial em relação à quantidade de alimento ingerido; grandes refeições são digeridas mais rapidamente, em proporção ao seu tamanho, do que pequenas refeições (uma refeição três vezes maior irá demorar o dobro de tempo para digerir); a temperatura controla fortemente a taxa de esvaziamento gástrico. Dietas que contenham grandes quantidades de gordura também aumentam o tempo de retenção do alimento no estômago.

Motilidade e estase do intestino

De modo geral, o controle nervoso da motilidade gástrica dos peixes Teleósteos é semelhante ao dos outros vertebrados superiores, sendo o peristaltismo estimulado pela acetilcolina e inibido pela adrenalina. A peristalsia também é estimulada pelo estiramento do intestino, sendo o tamanho da contração proporcional ao grau de estiramento. A peristalsia nos peixes Teleósteos é um reflexo verdadeiro que resulta da atividade de um nervo intrínseco localizado na parede do intestino. Esta atividade peristáltica se apresenta tipicamente como a dos vertebrados superiores.

A colecistocinina, hormônio produzido pela mucosa do intestino e dos cecos pilóricos, é liberada quando gorduras, aminoácidos ou mesmo o quimo ácido entram no intestino ou nos cecos pilóricos. Esse hormônio reduz a motilidade gástrica e estimula a contração do esfíncter pilórico, levando a uma diminuição do esvaziamento gástrico. Além disso, a colecistocinina também estimula a contração da vesícula biliar, fazendo-a liberar a bile no lúmen intestinal.

Alguns estudos mostram a existência de cílios nos intestinos de vários Teleósteos, principalmente nos peixes menores e nas pós-larvas. Os cílios devem possuir um importante papel no transporte de alimentos particulados, principalmente quando a motilidade intestinal está fraca. Com o tempo, à medida que o peixe se torna adulto, há um desaparecimento gradual desses cílios. Tanto cílios quanto microvilos são encontrados nas células da parede do intestino nos Teleósteos.

É importante conhecer o tempo de esvaziamento do trato digestivo nos peixes, pois ele determinará quando o peixe irá se alimentar novamente. Peixes que esvaziam mais rapidamente o intestino apresentam maior apetite, ou seja, precisam ser alimentados com maior freqüência. O esvaziamento do trato digestivo depende da digestibilidade do alimento, como podemos ver nos peixes que se alimentam de moluscos ou de outros peixes, que possuem uma rápida digestão e esvaziamento gástrico (de 6 a 11 horas), enquanto os que se alimentam de vegetais ou crustáceos podem demorar mais que o dobro deste tempo.

Na maioria dos Teleósteos, quanto maior o tamanho ou a quantidade de alimento ingerido maior será o tempo para o esvaziamento. Portanto, peixes que ingerem presas grandes demoram mais para esvaziar o trato digestivo, enquanto que peixes detritívoros têm um esvaziamento muito mais rápido. Contudo, em algumas espécies, a presença de grande quantidade de alimento no estômago acelera a peristalse, facilitando o esvaziamento. O tamanho do peixe também influencia o esvaziamento do trato digestivo. Em pós-larvas isto pode ocorrer dentro de 2 a 9 horas, o que indica que o fornecimento de alimento deve ser mais freqüente que para os adultos.

A parada da peristalsia é chamada estase, tendo como conseqüência a permanência do alimento no trato digestivo. Este é um acontecimento comum em mamíferos durante períodos de estresse, tendo também sido verificado nos peixes. Baixas temperaturas também podem acarretar este estado nos peixes. A estase está relacionada com o desenvolvimento de patógenos no TGI, pois com a parada do bolo alimentar esses patógenos podem penetrar pela parede do intestino com a ajuda das próprias enzimas digestivas. Essa situação pode ocorrer no transporte dos peixes, sendo, também por este motivo, indicado o jejum de 24 a 48 horas antes do manejo.

A passagem de alimento pelo intestino dos peixes se acelera com o aumento da temperatura, devido a maior velocidade dos processos fisiológicos e bioquímicos (metabolismo) decorrentes desta elevação, podendo dobrar a taxa de passagem do alimento com um aumento de 10ºC. Para a carpa capim, o alimento passa através do intestino em aproximadamente oito horas, a uma temperatura de 30ºC.

Secreções Digestivas

Secreções da boca e do esôfago

Somente alguns peixes secretam produtos digestivos dentro da cavidade bucal, incluindo a faringe. A maioria dos peixes secreta muco para proteger o epitélio que reveste a boca e que possui vários receptores gustativos. Este muco também pode servir como fonte de alimento às larvas dos herbívoros Ciclídeos (p. ex. tilápias) que incubam seus ovos na boca como também conter co-fatores que auxiliam na digestão.

Os peixes, diferentemente dos mamíferos, não possuem atividade da amilase na boca, sendo a produção desta enzima restrita ao pâncreas e intestino, principalmente em animais onívoros e herbívoros.

A parede do esôfago é freqüentemente pregueada e enrugada, algumas vezes em arranjos bem elaborados, produzem muco em grandes quantidades e possuem também botões gustativos. Os sacos esofágicos, quando presentes, podem produzir muco e armazenar ou moer o alimento. Na perca preta também foi detectada atividade proteolítica na sua mucosa esofágica.

Secreções gástricas

As secreções do estômago (suco gástrico) são produzidas na região fúndica e tipicamente incluem água, sais inorgânicos, muco (mucina), enzima proteolítica pepsinogênio, lipase gástrica e ácido clorídrico a 0,1 N. Histologicamente o epitélio do estômago possui dois tipos de células secretoras: as mucóides, que produzem muco; e as células oxintopépticas, secretoras de ácido clorídrico e pepsinogênio.

Vários fatores estão relacionados com o estímulo da secreção do muco e do suco gástrico, entre eles, a presença de alimentos na luz do estômago, hormônios e estímulos neurais do nervo vago. O muco, alcalino, protege a mucosa estomacal da ação do ácido clorídrico e também da irritação mecânica dos alimentos, sendo secretado continuamente pelas células superficiais da mucosa gástrica (células mucóides), que secretam também íons bicarbonato. A estrutura do muco é tal que impede a difusão de íons H^+. Isto, em conjunto com a neutralização efetuada pelo íon bicarbonato, permite que o pH da célula epitelial seja próximo de 7 e da luz gástrica seja ao redor de 2 (Tabela 2).

A produção de ácido clorídrico é estimulada pela acetilcolina (nervo vago), gastrina e histamina, e ocorre nas células oxintopépticas. O ácido clorídrico ativa o pepsinogênio pela remoção de um peptídeo de baixo peso molecular, transformando-o na enzima pepsina, a qual continua o processo de transformação por auto-catálise. Ataca fibras conjuntivas do tecido animal e a cobertura celulósica dos vegetais, complementando a mastigação. Atua também na desnaturação das proteínas, tornando-as mais suscetíveis a subsequente hidrólise efetuada pelas proteases. Auxilia na abertura e fechamento do piloro (anel muscular que controla a passagem de alimento entre o estômago e o intestino) e favorece a absorção de substâncias como vitamina C e ferro, além de ionizar a maioria dos sais inorgânicos contidos nos minerais e nos tecidos mineralizados ingeridos com a alimentação, tornando-os disponíveis à absorção pelo organismo. Possui poder bactericida notável, a ponto da porção inicial do duodeno ser praticamente estéril. Por último, estimula a liberação do hormônio secretina, responsável pela descarga do suco pancreático rico em íons bicarbonato que irão auxiliar na neutralização da acidez do quimo no duodeno.

Quanto ao pepsinogênio, esse é ativado para pepsina pelo HCl e pela própria pepsina, porém, não ocorre a digestão das proteínas dentro das células secretoras, pois estas substâncias são produzidas por diferentes organelas, não havendo contato entre elas e a conseqüente ativação do pepsinogênio dentro das células oxintopépticas. A pepsina tem uma ótima atividade com o pH ao redor de 2, e, em alguns peixes, pode ter um segundo pH ótimo ao redor de 4. Esta endopeptidase (atua somente nas ligações internas da cadeia) é importante para as espécies carnívoras (p. ex.: traíra, pintado, dourado), pois inicia a digestão das proteínas por atacarem as suas ligações peptídicas, liberando peptídios e alguns aminoácidos livres. Nos peixes herbívoros que possuem um pH estomacal bastante ácido (entre 1 e 2), como é o caso das tilápias (Tabela 2), têm a capacidade de decompor a clorofila e de quebrar as pareces celulares das algas verde-azuladas, possibilitando, assim, uma subseqüente digestão intestinal por permitir que as enzimas entrem em contato com o conteúdo das células vegetais.

Tabela 2. Relação entre o hábito alimentar e o pH estomacal dos peixes.

Espécie	Hábito Alimentar	pH Estomacal
Tilápia mossâmbica	Planctófago/onívoro	1,3 a 1,5
Tilápia nilótica	Planctófago/onívoro	1,4 a 1,6
Bagre-de-canal	Onívoro/carnívoro	2,0 a 4,0
Robalo	Carnívoro	2,0 a 6,0
Carpa comum	Bentófago/onívoro	6,1 a 7,0

A quantidade de pepsinogênio produzida é fortemente influenciada pela temperatura, sendo proporcional a esta e diminuindo a medida em que a temperatura cai. A produção de HCl também é proporcional ao tamanho da refeição. A distensão do estômago parece ser o estímulo para o início da secreção gástrica. Peixes agástricos (p. ex.: carpa comum) não produzem HCl ou pepsinogênio, portanto, toda a sua digestão ocorre em meio alcalino, não apresentando, dessa forma, reação ácida no TGI. Outros tipos de enzimas também foram encontradas no estômago dos peixes, como amilases, esterases e lipases.

A lipase gástrica, se comparada à pancreática, tem pouca atuação no processo digestivo das gorduras e, em geral, hidrolisa apenas as gorduras de baixo ponto de fusão e já emulsificadas. A ação sobre as gorduras da dieta é mais completa e mais eficaz pela lipase pancreática.

Secreções do intestino

A maior parte da digestão dos alimentos ocorre no intestino e nos secos pilóricos dos peixes, quando presentes. As secreções intestinais contêm um grande número de enzimas, incluindo as três maiores classes, que são as proteases, as lipases e as carboxilases, as quais hidrolisam as três classes respectivas de nutrientes, e que são substrato dependentes.

As células secretoras do intestino parecem seguir o clássico padrão dos vertebrados. Os peixes possuem dobras profundas nas suas paredes intestinais e as células secretoras que se formam no fundo dessas dobras migram para as suas cristas e descarregam suas secreções. Os enterócitos (células que revestem as paredes do intestino) possuem pequenas pregas em sua membrana apical, as microvilosidades, formando a chamada "borda em escova" que mantém contato com o lúmen intestinal e têm por finalidade aumentar a área de absorção dos nutrientes. O comprimento dessas microvilosidades também pode ser alterado conforme o estado nutricional do peixe, diminuindo nas situações de jejum prolongado.

O suco entérico produzido na superfície luminal do intestino é o resultado das secreções oriundas das glândulas de Brünner e de Lieberkühn. O muco é secretado pelas glândulas de Brünner, que age como lubrificante, além de proteger a mucosa intestinal contra o ácido clorídrico proveniente do estômago, pois também contém

HCO_3^- (íon bicarbonato), como nos mamíferos. Essas glândulas também secretam a enzima enteroquinase e uma amilase.

As glândulas de Lieberkühn secretam as enzimas intracelulares sacarase, maltase, oligo-1,6-glicosidases, aminopeptidases, dipeptidases, lecitinases, fosfolipases, ribonucleases, nucleosidases e fosfatases. Secretam também mucina, lipídios e colesterol, além de bicarbonatos, cloretos e fosfatos. Estas enzimas produzidas são inativas para as proteínas, atuando apenas sobre os polipeptídios. As peptidases encontradas são de dois tipos: aminopeptidases, uma exopeptidase (atua somente nas ligações terminais da cadeia) que livra repetidamente o resíduo N-terminal dos oligopeptídeos para produzir aminoácidos livres e peptídios menores, e as dipeptidases e tripeptidases, que atuam nas ligações peptídicas dos di e tripeptídios, liberando os seus aminoácidos componentes. Também possuem enzimas que atuam sobre os ácidos nucléicos, as nucleotidases, liberadas pelo suco pancreático. As proteases de origem pancreática e intestinal apresentam maior atividade em condições alcalinas. Essas enzimas são liberadas pelo pâncreas no início do intestino e nos cecos pilóricos.

O baixo pH do duodeno (pela entrada do quimo) estimula a produção de secretina, um hormônio da mucosa intestinal. A secretina estimula o pâncreas a produzir uma secreção rica em íons bicarbonato (para neutralizar o HCl gástrico) e muito pobre em enzimas, o chamado suco pancreático. Peptídios e nutrientes ingeridos, presentes na luz duodenal, estimulam a secreção da pancreozimina, hormônio também produzido na mucosa intestinal. A pancreozimina estimula o pâncreas a secretar pró-enzimas ou zimogênios (precursores enzimáticos da tripsina, quimotripsina, carboxipeptidases, amilase pancreática, lipase pancreática, quitinase, lecitinase, ribonuclease), sendo ativadas no intestino pela enteroquinase, produzida no epitélio intestinal pelos enterócitos e presente na superfície luminal do bordo em escova, que converte o zimogênio pancreático tripsinogênio em tripsina pela remoção de um hexapeptídio N-terminal, como ocorre nos vertebrados superiores. A tripsina subseqüentemente converte outras moléculas de tripsinogênio em tripsina. Assim a enteroquinase desencadeia uma cascata de atividade proteolítica, pois a tripsina é o ativador comum de todos os zimogênios pancreáticos. A tripsina (uma endopeptidase) é a enzima proteolítica predominante no intestino e é ativada em um pH entre 7 e 11. Nos peixes que se alimentam de insetos ou crustáceos o suco pancreático contém grande concentração de quitinases para quebrar a quitina existente no exoesqueleto desses animais.

Existem, provavelmente, outras proteases presentes no intestino dos peixes, incluindo exopeptidases, dipeptidases e a catepsina. Em peixes carnívoros a atividade das enzimas proteolíticas parece ser maior quando comparados com os peixes herbívoros e onívoros. Em peixes sem estômago, o início da hidrólise das proteínas é feito pela tripsina pancreática.

A atividade lipolítica, que é a quebra da gordura em ácido graxo e glicerol, ocorre em vários extratos do pâncreas, fígado, intestino e dos cecos pilóricos dos peixes, do mesmo modo que ocorre nos mamíferos. As lipases de origem pancreática secretadas para o lúmen intestinal são as de maior importância na digestão das gorduras. Peixes

carnívoros apresentam maior atividade de lipases do que peixes onívoros e herbívoros.

Há uma abundância de carboxilases nas espécies herbívoras, ocorrendo o contrário com os carnívoros, presumivelmente devido aos altos níveis de ingestão de carboidratos pelos herbívoros. Pode ocorrer distúrbios metabólicos quando são incluídos altos níveis desse nutriente nas dietas para peixes carnívoros. As enzimas necessárias para a degradação da maioria dos carboidratos da dieta são as dissacaridases, endoglicosidases e oligossacaridases.

No intestino da carpa comum foi encontrada atividade de maltases, sacarases, lactases, melibiases, celobiases e glicosidases. Uma consideração muito importante na nutrição de carpas é a atividade de bactérias intestinais as quais auxiliam a digestão e podem fornecer uma suplementação de alguns nutrientes ao alimento ingerido.

A atividade da celulase (enzima que hidrolisa a celulose), quando presente, está associada à microflora intestinal (bactérias que habitam o intestino) ou ao conteúdo estomacal e intestinal de algumas presas ingeridas. As celulases foram encontradas no trato digestivo de diversos peixes, mas aparentemente toda a sua produção é originária de bactérias simbióticas. Os peixes micrófagos e os zooplanctófagos possuem a enzima laminarinase que auxilia na digestão das algas. Na maioria dos peixes, boa parte das enzimas liberadas nos processos digestivos são reabsorvidas na região posterior do intestino médio.

Peixes carnívoros e peixes de águas frias apresentam limitada secreção e atividade de amilase no trato intestinal, o que é suficiente apenas para digerir uma limitada quantidade de carboidratos. Outro aspecto que dificulta a digestão desses nutrientes nos peixes carnívoros é que seu TGI é bastante curto, impossibilitando a adequada digestão e absorção dos carboidratos mais complexos. A amilase pode ser inativada quando combinada ao amido cru, a dextrina e à albumina presente em alguns cereais. O pré-cozimento ou extrusão dos grãos e cereais promove a gelatinização do amido e destrói a albumina, melhorando a digestibilidade do amido, principalmente para espécies carnívoras. Espécies onívoras, como a carpa comum, podem compensar esta inativação da amilase pelo amido cru ou pela dextrina aumentando a sua secreção para cerca de 3 a 4 vezes mais que os níveis normais. Uma dieta rica em amido também estimula uma produção maior de amilase em peixes onívoros, sugerindo estes possuem uma maior plasticidade quando à produção do seu complexo enzimático. Já os peixes carnívoros parecem não ter esta habilidade bem desenvolvida.

A digestão dos carboidratos nos peixes é rápida. Os processos digestivos finais dos carboidratos ocorrem no epitélio mucoso anterior do intestino, diminuindo à medida que avançam no trajeto ao reto, e incluem a ação de várias dissacaridases e oligossacaridases. Estas enzimas são secretadas através dos enterócitos e permanecem associadas à borda em escova da mucosa intestinal.

A bile é secretada pelos hepatócitos (células do fígado) e pode entrar diretamente na parte proximal do intestino ou ser estocada na vesícula biliar quando não é necessária imediatamente, tendo como função principal facilitar a digestão e absorção dos lipídios e substâncias lipofílicas, como as vitaminas lipossolúveis (A, D, E e K). A bile não é uma enzima mas sim uma mistura aquosa alcalina (pH 8) de compostos orgânicos (sais biliares de sódio e de potássio) e inorgânicos produzidos pelo fígado oriundos do catabolismo da hemoglobina e do colesterol, possuindo uma coloração amarelo-esverdeada. Os sais biliares (ácidos taurocólico e glicocólico) são anfipáticos, isto é, possuem uma face polar e uma apolar em sua molécula, e podem agir como agentes emulsificantes no intestino, auxiliando na preparação dos triacilgliceróis e outros lipídios complexos da dieta para a degradação pelas enzimas digestivas pancreáticas, formando as micelas (pequenas gotículas de gordura), que estabilizam as partículas à medida em que se tornam menores e impedem-as de coalescerem. A emulsificação das gorduras e a neutralização da acidez do quimo facilita a atividade das lipases gástrica e pancreática devido à maior superfície de contato das gorduras e pela ativação dessas enzimas pela elevação do pH. A bile contém, além dos sais biliares, bilirrubina, colesterol, ácidos graxos e lecitina. A bilirrubina, que é um pigmento produto da degradação da hemoglobina, como os outros pigmentos excretados na bile, não tem função digestiva e é o principal responsável pela coloração das fezes dos animais monogástricos, como é o caso dos peixes.

As enzimas hidrolíticas que degradam no intestino os lipídios da dieta são secretadas pelo pâncreas, sendo sua secreção (suco pancreático) controlada por hormônios. As células na mucosa da parte inicial do intestino produzem um pequeno hormônio peptídico, a colecistoquinina (CCK), em resposta à presença de lipídios e proteínas parcialmente digeridas que entram nestas regiões do intestino. Este hormônio atua sobre a vesícula biliar, fazendo com que ela se contraia e libere a bile, e sobre as células exócrinas do pâncreas, fazendo com que elas liberem as pró-enzimas digestivas (zimogênios). Ele também diminui a motilidade gástrica, resultando em uma passagem mais lenta do conteúdo gástrico para o intestino. Outras células intestinais produzem outro pequeno hormônio peptídico, a secretina, em resposta aos baixo pH do quimo presente no início do intestino. A secretina faz o pâncreas liberar um solução aquosa rica em bicarbonato, a qual auxilia a neutralização do pH do conteúdo intestinal, trazendo-o a um valor adequado para uma melhor atividade das enzimas pancreáticas e intestinais.

Absorção

A absorção é um processo pelo qual os vários nutrientes presentes no alimento, proteínas, carboidratos, lipídios, vitaminas e minerais, são transferidos da luz do intestino para o sangue ou linfa. A água e os íons, que também são nutrientes, estão relacionados aos processos de osmorregulação, sendo sua absorção e excreção dependentes desses processos. Os mecanismos de absorção não são bem conhecidos nos peixes. Já nos mamíferos existem duas rotas de absorção. Os carboidratos e as proteínas passam através do epitélio do intestino e vão para a

corrente sangüínea. Os lipídios, se hidrolisados até glicerol e ácidos graxos, comportam-se semelhantemente, porém lipídios que não sofreram digestão são reduzidos a pequenos glóbulos ou quilomícrons e passam para os ductos linfáticos nas dobras intestinais, como uma rota indireta até a corrente sangüínea. Nos peixes existe um sistema linfático, porém a sua presença no intestino é reduzida, e, em algumas espécies, até mesmo inexistente.

Nos peixes, as proteínas são absorvidas principalmente como aminoácidos. A absorção dos aminoácidos livres, que ocorre na membrana apical do enterócito, é realizada através de transportadores específicos dependentes de Na^+, de transportadores não-dependentes de Na^+ e por difusão. A absorção do aminoácido e do sódio não gasta energia diretamente, mas é dependente de um gradiente formado por um sistema de transporte ativo, usualmente a bomba de Na^+/K^+. Esta bomba cria um gradiente de sódio favorável à sua entrada no enterócito. Desse modo, o Na^+ tende a entrar e, como o transportador só funciona se houver um aminoácido conectado, acaba por carregar ambos para dentro da célula, levando, assim, a uma absorção de Na^+ pela célula. Do interior do enterócito o aminoácido passa por difusão para os capilares sangüíneos existentes nas dobras intestinais. Quando dois aminoácidos são absorvidos pelo mesmo transportador, a presença de grandes quantidades de um dos aminoácidos inibe a absorção do outro. Por esse e por outros motivos é necessário a correta formulação das dietas para peixes quanto ao teor e proporção dos aminoácidos contidos na dieta. Pode ocorrer também a absorção de alguns aminoácidos através de mais de um tipo de transportador, de modo que nem todas as interações entre os aminoácidos resultem em competição. Vários estudos indicam que as taxas de transporte de aminoácidos no intestino de peixes herbívoros ou onívoros são menores do que nos peixes carnívoros.

As proteínas também podem ser absorvidas inteiras, através da pinocitose, ou na forma de di e tripeptídeos. A absorção ocorre na porção posterior do intestino médio, independentemente do tipo de dieta e da idade do animal, sendo posteriormente hidrolisadas a aminoácidos no citosol dos enterócitos antes de entrarem na corrente sangüínea. Os transportadores para esses pequenos peptídios são diferentes dos transportadores de aminoácidos, parecendo ser dependente de um transporte de H^+ e não de Na^+. Neste caso, o cotransporte de Na^+/H^+ forma um gradiente favorável à entrada do hidrogênio no enterócito, o qual, aparentemente, favorece a absorção dos peptídios. Acredita-se que a absorção dos peptídios seja mais rápida que a absorção dos seus respectivos aminoácidos na forma livre. Logo, uma suplementação com aminoácidos livres não é a melhor maneira de aumentar a absorção de proteínas ou complementar uma ração que possui deficiência de algum determinado aminoácido. Esta característica pode explicar o fato dos peixes, quando alimentados com dietas à base de aminoácidos livres, apresentarem um menor crescimento quando comparados com os peixes alimentados com proteínas. Entretanto, o fato dos aminoácidos livres não serem prontamente absorvidos não necessariamente implica na ausência de sua absorção antes de ser excretado.

A porção inicial do intestino absorve a maior parte dos carboidratos da dieta e a insulina não é requerida para a captação da glicose pelas células intestinais.

Os carboidratos são absorvidos pelos peixes na forma de monossacarídeos, através do mesmo processo descrito para os aminoácidos, ou seja, por um transportador específico dependente do gradiente de Na^+. Este cotransporte é mediado por um transportador, no qual o movimento da glicose é acoplado ao gradiente de concentração do Na^+, que é transportado à célula ao mesmo tempo. Mesmo que o processo de absorção dos monossacarídeos seja semelhante ao dos aminoácidos, aparentemente não há interferência entre os mesmos, levando-se a crer que os transportadores são diferentes e que não há competição entre os mesmos. Inversamente ao que ocorre com os aminoácidos, as taxas de transporte dos carboidratos são menores nos peixes carnívoros do que nos herbívoros e onívoros, podendo refletir uma adaptação dos peixes carnívoros à baixa concentração de carboidratos presente na sua dieta.

A absorção dos lipídios pelos peixes ocorre do mesmo modo que para os outros vertebrados. Os lipídios, após sofrerem a ação detergente dos sais biliares produzidos no fígado, são fragmentados em pequenas micelas. A formação das micelas permite a emulsificação ou solubilização dos lipídios no bolo alimentar presente no intestino, facilitando a atuação das enzimas lipolíticas e formando o quilo (líquido esbranquiçado resultado da absorção dos quilomícrons pelo sistema linfático na última fase da digestão no intestino e que se juntará posteriormente ao sistema sangüíneo). Os lipídios são absorvidos principalmente na forma de ácidos graxos e monoglicerídios. Os ácidos graxos de cadeia curta são relativamente hidrossolúveis e são absorvidos por difusão pelos enterócitos, passando pela membrana apical através da bicamada lipídica e sendo lançados posteriormente nos capilares sangüíneos.

As micelas tornam possível o contato dos ácidos graxos de cadeia longa e monoglicerídios presentes no bolo alimentar com o sítio primário de absorção lipídica, o bordo em escova das células mucosas intestinais. A partir daí, essas substâncias entram nas células por difusão, onde o componente lipídico atravessa a camada externa de água da micela e é absorvido. Os ácidos graxos de cadeia curta e média não requerem a assistência de uma micela para a absorção pela mucosa intestinal. Dentro do enterócito, mais precisamente no retículo endoplasmático, ocorre a ressíntese dos triglicerídios a partir do ácido graxo de cadeia longa e dos monoglicerídios. Esses são, então, incorporados a lipoproteínas, juntamente com colesterol, fosfolipídios e vitaminas lipossolúveis, formando os chamados quilomícrons, que se difundem para o sangue ou linfa e são responsáveis pelo transporte das gorduras no organismo. Em algumas espécies parte das gorduras podem ir para o sistema linfático antes de entrar no sistema circulatório. Os sais biliares permanecem no intestino e são posteriormente reabsorvidos na sua porção final para formarem novamente a bile.

Informações sobre a absorção das vitaminas pelos peixes são escassas. As vitaminas lipossolúveis seguem a mesma sorte dos lipídios de cadeia curta. Já para a vitamina C, que é hidrossolúvel, ocorre através do mesmo processo de absorção já descrito para os aminoácidos e monossacarídeos, utilizando um transportador dependente de Na^+. No bagre-de-canal outras vitaminas, como a nicotinamida, biotina e ácido fólico, também são absorvidas por difusão no intestino.

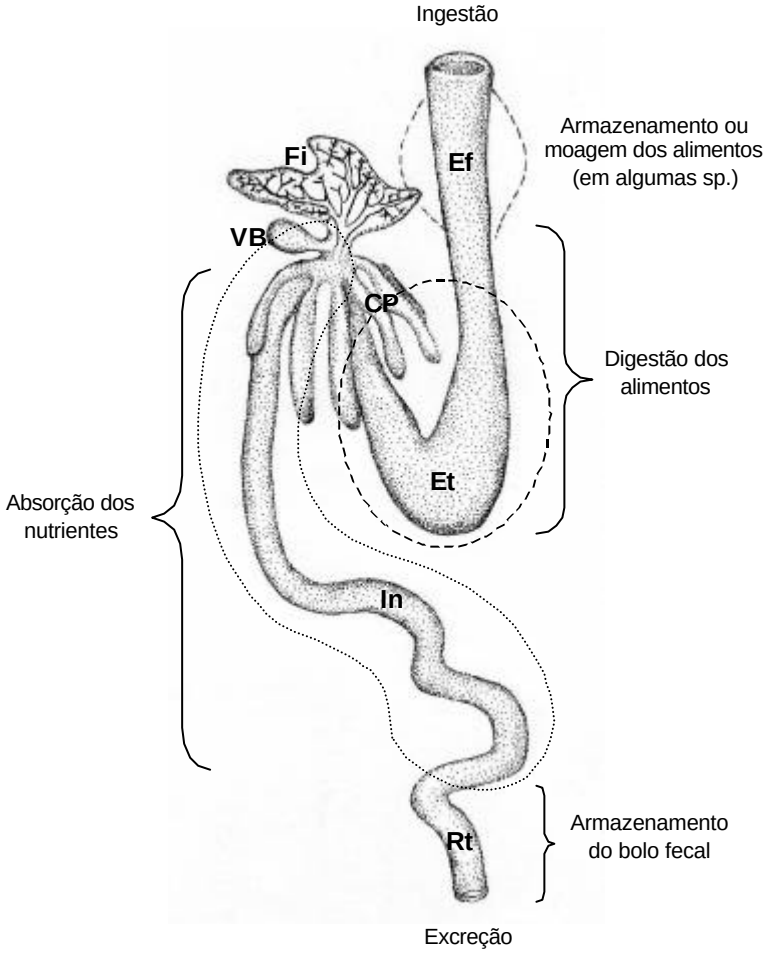


Fig. 9. Trato gastrointestinal dos Teleósteos e seu esquema básico de funcionamento, distinguindo suas etapas principais. Na área tracejada ocorre a digestão ácida e na área pontilhada a digestão alcalina (Ef - esôfago; Et - estômago; CP - cecos pilóricos; Fi - fígado; VB - vesícula biliar; In - intestino; Rt - reto).

Aspectos Gerais da Digestão e da Alimentação das Larvas e Pós-larvas

As larvas de peixes, de algum modo, são como embriões de vida livre, pois necessitam em sua ontogênese de substanciais modificações anatômicas, morfométricas e fisiológicas para interagirem adequadamente com o meio ambiente em que vivem, com conseqüentes mudanças nas suas exigências nutricionais. Com isso, na transformação para pós-larva, ocorrem altas taxas de mortalidade, freqüentemente relacionadas a práticas alimentares que não satisfazem as suas necessidades nutricionais.

Dependendo do tamanho da larva e da especialização do seu trato digestivo no início da alimentação exógena, o alimento vivo permanece como uma necessidade essencial para muitas espécies de peixes. Logo, um dos principais problemas que prejudicam o desenvolvimento da produção de alevinos em escala industrial é a alimentação das larvas nos primeiros dias de vida. Além disso, as necessidades nutricionais das larvas são fortemente influenciadas pela composição nutricional do saco vitelínico e pela composição bioquímica do seu organismo no início da alimentação exógena (muito variáveis e dependentes da composição do vitelo formado durante a vitelogênese). Este é um fator bem conhecido e que pode ser modificado pela alteração do estado nutricional dos reprodutores.

Para efeitos práticos, pode-se classificar as larvas, quanto ao desenvolvimento do trato digestivo e das enzimas secretadas no intestino, em dois grupos. Um com o trato digestivo completo e o outro com o trato digestivo rudimentar. As espécies que no momento da primeira alimentação possuem tratos digestivos completos (estruturalmente e funcionalmente diferenciados) possuem menor ou nenhum problema com a alimentação inicial. Aqueles que possuem sistemas digestivos rudimentares (imaturos ou pouco desenvolvidos na primeira fase de vida) são mais difíceis de se alimentar e freqüentemente necessitam de alimentos vivos como parte das suas dietas.

As larvas com o trato digestivo completo aceitam e conseguem utilizar adequadamente rações fareladas de boa palatabilidade e com adequado balanceamento nutricional, pois apresentam estômago funcional antes da mudança do alimento endógeno para o exógeno, se alimentando pela via oral antes mesmo da completa absorção do vitelo. Neste grupo estão as larvas de tilápias, bagre-de-canal, truta arco-íris, salmonídeos, carpa comum, entre outras.

As larvas que possuem o trato digestivo rudimentar geralmente apresentam em comum um pequeno tamanho e pouca habilidade natatória. Neste grupo estão as larvas de pacu, tambaqui, surubins, curimbatá, carpas chinesas, entre outras. Na eclosão, o trato digestivo da larva tem a forma de um simples tubo, mas, após um a três dias do início da alimentação, inicia-se a transformação com a diferenciação das células intestinais para então obter as características do trato digestivo da forma adulta. Algumas larvas não ingerem alimento após a eclosão, pois sua boca

ainda é muito pequena ou está total ou parcialmente fechada. As larvas das carpas chinesas possuem um pequeno período em que não se alimentam, durante o qual o saco vitelínico se encontra quase, mas não totalmente, absorvido. Este período pode variar de um a cinco dias, dependendo da temperatura da água e da espécie.

As larvas podem viver somente do seu vitelo por um curto período de tempo, seguido de um curto período de alimentação mista (endógena e exógena), que vai sendo substituída completamente pelo consumo de alimento externo. Durante o período de absorção do saco vitelínico as larvas alternam períodos de atividade e inatividade e seus movimentos natatórios são verticais. Neste momento a boca e o sistema digestivo das larvas estão se desenvolvendo, mas ainda não estão totalmente formados. Deve-se dar às larvas alimentos exógenos apropriados antes da total absorção do vitelo. Para se testar a aceitação ou não dessa dieta pelas larvas, retiram-se amostras das larvas a partir do segundo ou terceiro dia de incubação, colocando-as em um bequer de 500 mL ou numa placa de Petri profunda juntamente com o alimento a ser ofertado e observa-se o seu comportamento. Se estiverem aceitando ou indo ao encontro do alimento inicia-se a alimentação exógena.

Quando a boca das larvas se abre, ar é ingerido para encher a vesícula gasosa (bexiga natatória), iniciando-se uma grande atividade alimentar, mesmo com o saco vitelínico ainda não completamente absorvido e, portanto, ainda suprindo a larva com energia. Há uma mudança do movimento natatório vertical para o horizontal quando a maior parte do saco vitelínico estiver absorvido. Tão logo isto ocorra, deve ser dado às larvas alimentos vivos ou ração artificial. Neste estádio as larvas nadam livremente por toda a incubadora. No pintado isto ocorre a partir do segundo dia após a eclosão. Neste momento, quando as larvas estão em natação livre e se alimentando exogenamente, diz-se que passaram para o estádio de pós-larva (Anexo B). As pós-larvas de pacu, tambaqui, piracanjuba e matrinxã têm demonstrado a necessidade do uso de alimentos vivos nessa fase inicial, havendo preferência por pequenos cladóceros e náuplius de copépodos.

Quando as pós-larvas consomem todo o vitelo e passam a utilizar alimento exógeno, o intestino é curto e as células da mucosa intestinal são pouco diferenciadas, de modo que a digestão é muito rudimentar. A absorção de nutrientes ocorre por pinocitose de macromoléculas e essas são posteriormente digeridas no interior dos enterócitos. Como o intestino é pequeno, o alimento é retido no trato digestivo apenas por um curto período de tempo, de modo que à medida que a pós-larva cresce, a mucosa intestinal se desenvolve e uma maior quantidade de enzimas digestivas são produzidas, facilitando a digestão extracelular. Sabe-se que a habilidade de um organismo para digerir partículas de alimento depende da presença e da quantidade apropriada de enzimas digestivas. Como as pós-larvas iniciam a ingestão de alimento antes da total absorção do vitelo e do seu total desenvolvimento gástrico, muito pouco se aproveita do alimento inicialmente ingerido. Logo, não são capazes de aproveitar bem as primeiras dietas artificiais. Isto se deve à ausência de algumas enzimas digestivas que podem prejudicar a utilização de rações preparadas para pós-larvas.

Em pós-larvas de pacu a alimentação exógena se inicia no quinto dia de vida, quando o saco vitelínico já está bastante reduzido, a boca encontra-se aberta, porém o ânus ainda está fechado (Fig. 10), aceitando tão bem as dietas artificiais quanto o alimento natural.

Fig. 10. Larva de pacu com comprimento total entre 6 e 6,6 mm e idade de aproximadamente 5 dias apresentando boca terminal com mandíbula articulada.

O zooplâncton, como os protozoários, rotíferos, náuplios e adultos de cladóceros e copépodos, entre outros organismos, são o primeiro alimento externo para as pós-larvas da maioria dos peixes e possui enzimas necessárias para o seu crescimento e sobrevivência, pois as enzimas proteolíticas do próprio zooplâncton são liberadas pela ação física dos processos de captura e ingestão pelas pós-larvas. Essas enzimas exógenas desencadeiam a hidrólise das proteínas do próprio zooplâncton ingerido, estimulando a secreção de enzimas endógenas pelo trato digestivo das pós-larvas, que são substrato dependentes. A utilização de náuplios vivos de artêmia (***Artemia salina)*** na alimentação de pós-larvas leva vantagem por conter várias enzimas proteolíticas, as quais apresentam um importante papel no desenvolvimento do trato digestivo das pós-larvas (Fig. 11).

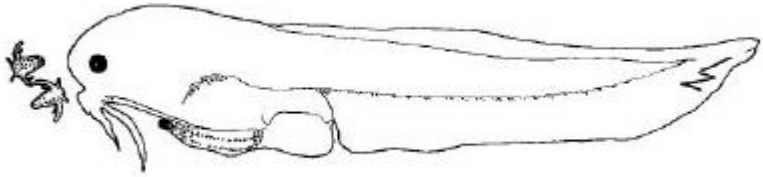


Fig. 11. Pós-larva de pintado com comprimento total entre 7,7 e 8,1 mm e idade de 6 a 7 dias sem saco vitelínico aparente e com boca e ânus funcional no quarto dia de alimentação exógena, alimentando-se de náuplios de artêmia.

Um dos primeiros aspectos a serem levados em consideração na alimentação de pós-larvas é o tamanho da boca. Se o criador não souber as dimensões da boca pode fornecer o alimento em partículas muito grandes, quando se tratar de ração artificial, ou presas grandes demais para a larva ingerir, quando dado alimento natural, podendo as larvas morrerem de subnutrição. Quando as partículas de alimento são muito menores do que a boca, os peixes gastam mais energia para ingerir a quantidade de alimento adequada para suprir suas necessidades

nutricionais. Partículas muito pequenas tendem a poluir mais rapidamente a água de cultivo, como também a perderem rapidamente suas características nutricionais através da lixiviação dos nutrientes para o meio. O tamanho das partículas das dietas utilizadas na alimentação de pós-larvas, necessárias para a máxima resposta ao ataque e para o melhor crescimento, são diretamente proporcionais ao tamanho do peixe. Uma relação entre o tamanho da boca e o tamanho ideal do alimento preferido pelos peixes fica geralmente entre 40% e 60% da largura da boca. Para as carpas, as rações iniciais possuem partículas com intervalo de tamanho entre 50 e 100 μm. De maneira geral, as microalgas possuem um tamanho entre 2 e 20 μm, os rotíferos de 50 a 200 μm e a artêmia de 400 a 8.000 μm.

A pequena mobilidade das pós-larvas diminui sua eficiência de captura, exigindo uma certa concentração de presas por volume de água para poder obter o alimento necessário. Cada espécie de peixe pode apresentar preferência por um determinado tipo de alimento, estando os seus órgãos sensoriais adaptados a ele. A maioria das pós-larvas, no momento da primeira alimentação, é dependente da visão para detectar o alimento. As pós-larvas de peixes sempre devem ser alimentadas com altas densidades de presas durante a larvicultura. Densidades de presas elevadas proporcionam maior taxa de encontro entre predador e presa e, conseqüentemente, maior consumo de alimento. Maior alimentação geralmente resulta em rápido crescimento e desenvolvimento, melhores condições gerais das pós-larvas e altas taxas de sobrevivência.

A movimentação natural dos organismos planctônicos oferecidos como alimento natural estimula o comportamento predatório das pós-larvas. Além disso, o alimento vivo em quantidade adequada não compromete a qualidade da água. As pós-larvas de peixes, ao procurarem alimento, buscam preferencialmente partículas vivas que se movimentam na coluna d'água. O fornecimento precoce do alimento seco, juntamente com a dieta natural, estimula as pós-larvas a reconhecerem e aceitarem a partícula seca mais rapidamente. Em pós-larvas de pacu alimentadas com ração artificial e mantidas em viveiros adubados verificou-se que a ração só foi encontrada no trato digestivo a partir do 12º dia de criação. Já as pós-larvas de carpa comum são extremamente eficientes em capturar tanto os alimentos vivos quanto os inertes nos primeiros dias de alimentação exógena.

Portanto, na troca das dietas, da natural para a artificial, deve-se considerar, além do estádio de desenvolvimento do peixe, uma série de características do alimento a ser ofertado, como o tamanho da partícula, o comportamento físico na água, a atratividade, a digestibilidade e a composição nutricional, como também ser economicamente viável.

Independentemente do hábito alimentar do peixe na forma adulta, via de regra, após a absorção do saco vitelínico, o início da alimentação exógena da pós-larva será constituída de organismos planctônicos, os quais são formados por organismos vegetais (fitoplâncton), como as algas unicelulares, e por organismos animais (zooplâncton), como os protozoários, rotíferos, microcrustáceos, copépodos e cladóceros, antes de definirem suas preferências por outros tipos de

alimentos. Esta mudança nos itens alimentares pode ser vista nas carpas da China e da Índia, pois todas necessitam inicialmente de uma dieta rica em zooplâncton, se alimentando progressivamente de itens maiores conforme seu crescimento, realizando uma transição gradual para o hábito apropriado de um peixe adulto. A carpa capim é um exemplo clássico, mudando gradualmente do microzooplâncton para um zooplâncton de maior tamanho e, posteriormente, para uma dieta diversificada de itens bentônicos e planctônicos, finalizando com a mudança para o hábito herbívoro no momento em que se finaliza o desenvolvimento dos dentes faríngeos.

As pós-larvas de peixes, por apresentarem rápido crescimento, são bastante exigentes em nutrientes. O zooplâncton natural constitui-se de organismos vivos de grande importância para as fases iniciais de vida das pós-larvas, pois, geralmente, os alimentos naturais apresentam altos níveis de proteína de excelente qualidade, sendo também importantes fontes de energia, vitaminas e minerais, e devido ao seu conteúdo de ácidos graxos essenciais, é uma excelente opção para a nutrição desses animais, contrabalançando uma eventual deficiência nutricional nas rações artificiais. Por exemplo, o fitoplâncton é uma rica fonte de ácido ascórbico para os peixes fitoplantófagos, entretanto, para os carnívoros que se alimentam desses peixes, essa vitamina sofre depleção devido a sua transferência na cadeia alimentar. Este problema também ocorre na alimentação de pós-larvas.

As pós-larvas possuem um pequeno tempo de permanência do bolo alimentar no aparelho digestivo devido ao seu tamanho ser muito curto. O esvaziamento pode ocorrer dentro de 2 a 9 horas, o que indica que o fornecimento de alimento deve ser mais freqüente que para os adultos. As pós-larvas ingerem mais alimento por unidade de peso que os peixes adultos, consumindo de 300% a 50% do seu peso corporal por dia, comparado com 10% a 1% do peso corporal dado aos alevinos ou peixes. Logo, para distribuir esta grande quantidade de alimento durante a larvicultura, é comum que este seja fornecido de 10 a 24 vezes ao dia ou de forma contínua e em excesso. Outro aspecto que explica esta necessidade é que a maioria dos ovos que dão origem às larvas dos Teleósteos são numerosos e diminutos, possuindo, portanto, uma pequena reserva vitelínica para a construção do seu corpo, o que exige uma alimentação mais intensa e freqüente na fase inicial da vida.

Quando alimentadas com dietas artificiais, torna-se necessário que cada partícula de alimento ingerida não possua apenas um ingrediente, mas sim uma combinação balanceada dos mesmos, pois as pós-larvas usualmente ingerem poucas partículas por vez. As pós-larvas devem receber rações ricas em proteína e energia, para promover o rápido crescimento. Entretanto, carboidratos devem ser evitados, pois possuem moléculas muito complexas e limitam a digestão. As rações completas formuladas para pós-larvas devem conter altos níveis de proteína, geralmente entre 40% e 50%, e elevado valor energético, entre 3.600 a 4.200 kcal de ED/kg de ração. Durante a fase inicial recomenda-se uma ração extrusada e finamente moída.

Rações para pós-larvas são de textura muito fina, geralmente menor que 0,5 mm e, portanto, estão sujeitas a excessivas perdas de nutrientes por dissolução ou

lixiviação na água, principalmente os hidrossolúveis. Desta forma, as rações para pós-larvas devem apresentar adequada flutuabilidade, reduzindo a sua superfície de contato com a água, como também as perdas de nutrientes por lixiviação. Além disso, recomenda-se uma suplementação vitamínica de 3 a 4 vezes maior e uma suplementação mineral de 2 a 3 vezes maior que as exigências preconizadas para a espécie adulta como forma de compensar estas perdas.

As rações devem ter uma composição tal que, sendo administradas diariamente, mantenham um nível adequado e constante de vitaminas no organismo dos peixes. Assim, uma formulação adequada das dietas é essencial, devendo-se ter sempre atenção para o fato de que grande parte das vitaminas hidrossolúveis (p. ex. vitamina C e as do complexo B) nas rações são perdidas muito rapidamente quando em contato com a água, antes do alimento ser ingerido pelos peixes. Em geral, quanto menor for a partícula de alimento e maior o seu tempo de permanência na água, antes de ser ingerida, tanto maior será a perda de vitamina.

O ácido ascórbico, que é utilizado pelas larvas para o desenvolvimento das cartilagens e da matriz óssea, é particularmente sensível à lixiviação. Calcula-se que 50% a 70% da vitamina presente na ração é perdida depois de um período de 10 segundos de imersão na água. Quando cultivados, os peixes têm se mostrado altamente sensíveis a dietas deficientes em ácido ascórbico, especialmente nos estágios iniciais de crescimento. Com relação a alimentação com organismos vivos, os náuplios de artêmia parecem possuir uma biodisponibilidade de vitamina C superior as dietas enriquecidas com ácido ascórbico sintético. Além disso, a artêmia salina também pode ser enriquecida com diferentes níveis de ácido ascórbico, tornando-se um importante método para a melhoria da qualidade das larvas no início da alimentação exógena.

Muitos sinais, como crescimento reduzido, perda de apetite, conversão alimentar prejudicada, deformidades esqueléticas (lordose e escoliose), deformidades no opérculo e nas cartilagens das brânquias e diminuição da resistência às doenças têm sido encontrados em muitas espécies de peixes que consomem dietas deficientes em ácido ascórbico. Logo, atenção especial deve ser dada à vitamina C nas fases iniciais de vida.

Agradecimentos

Agradeço aos colegas Thierry Ribeiro Tomich, Agostinho Carlos Catella e Emiko Kawakami de Resende pela criteriosa correção e pelas sugestões extremamente pertinentes feitas ao texto original, que em muito contribuíram para a elaboração desse trabalho.

Anexos

Anexo A. Relação dos nomes comuns dos peixes citados no trabalho e seus respectivos nomes científicos.

Nome Comum	*Nome Científico*
Acará	***Geophagus brasiliensis***
Acari	***Sturisoma robustum***
Arraia	***Raja*** sp.
Bagre-de-canal	***Ictalurus punctatus***
Cachara	***Pseudoplatystoma fasciatum***
Cacho	***Leuciscus cephalus***
Cachorra	***Acestrorhynchus pantaneiro***
Carpa cabeça grande	***Aristichthys nobilis***
Carpa capim	***Ctenopharyngodon idella***
Carpa comum	***Cyprinus carpio***
Carpa prateada	***Hypophthalmichthys molitrix***
Carpas da China	***Aristichthys nobilis; Ctenopharyngodon idella; Hypophthalmichthys molitrix***
Carpas da Índia	***Catla catla; Labeo rohita; Cirrhinus mrigala***
Cascudo	***Hypostomus plecostomus***
Curimbatá	***Prochilodus lineatus***
Dourado	***Salminus maxillosus***
Enguia européia	***Anguilla anguilla***
Jundiá	***Rhamdia quelen***
Lambari	***Astyanax fasciatus; Astyanax bimaculatus***
Lúcio	***Esox lucius***
Matrinxã	***Brycon*** sp.
Pacu	***Piaractus mesopotamicus***
Pacu-peva	***Mylossoma paraguayensis; Mylossoma orbinyanum***

Nome Comum	Nome Científico
Peixe escorpião	***Cottus*** sp.
Peixe pulmonado africano	***Protopterus*** sp.
Perca preta	***Girella tricuspidata***
Piau	***Leporinus friderici***
Piava	***Schizodon borelli***
Piavuçu	***Leporinus macrocephalus***
Pintado	***Pseudoplatystoma corruscans***
Piracanjuba	***Brycon orbignyanus***
Piranha	***Serrasalmus spilopleura; Serrasalmus marginatus***
Piraputanga	***Brycon microlepis***
Pirarucu	***Arapaima gigas***
Robalo	***Dicentrarchus labrax***
Robalo muge	***Morone saxatilis***
Salmão	***Salmo salar; Oncorhynchus*** spp.
Surubins	***Pseudoplatystoma corruscans; P. fasciatum***
Tamboatá	***Hoplosternum littorale***
Tainha	***Mugil*** sp.
Tambacu	***C. macropomum*** x ***P. mesopotamicus***
Tambaqui	***Colossoma macropomum***
Tilápia mossâmbica	***Oreochromis mossambicus***
Tilápia nilótica	***Oreochromis niloticus***
Tilápia rendali	***Tilapia rendalli***
Traíra	***Hoplias malabaricus***
Truta arco-íris	***Oncorhynchus mykiss*** (***Salmo gairdneri***)
Tucunaré	***Cichla*** sp.
Tuvira	***Gymnotus carapo***

Anexo B. Definições dos vários estádios de vida dos peixes utilizados no trabalho.

Estádio	*Definição*
Ova	Ova contida no ovário.
Ovo	Ovo fertilizados ou não fertilizado solto pelo peixe no processo reprodutivo.
Larva	Larva recém eclodida que não se alimenta de comida exógena mas que carrega seu próprio saco vitelínico e geralmente realiza movimentos verticais.
Pós-larva	Larva após a absorção do saco vitelínico que se alimenta de comida exógena e que nada em todas as direções, geralmente para a frente.
Alevino	Peixe jovem que já possui as características do peixe adulto, só que em menores dimensões.
Juvenil	Peixe jovem com tamanho superior ao do alevino, porém imaturo sexualmente.
Peixe	Peixe adulto com tamanho superior ao do juvenil e que já alcançou a maturidade sexual.

Referências Bibliográficas

ANDRIGUETTO, J. M.; PERLY, L.; MINARDI, I.; GEMAEL, A.; FLEMMING, J.S.; SOUZA, G.A. de; BONA FILHO, A. **Nutrição animal**: as bases e os fundamentos da nutrição animal - os alimentos. 6. ed. São Paulo: Nobel, 1999. v.1, 395 p. il.

ARGENZIO, R. A. Funções gerais do trato gastrintestinal e seu controle e integração. In: SWENSON, M. J.; REECE, W. O. (Eds). **DUKES fisiologia dos animais domésticos.** 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996. p.297-306.

ARGENZIO, R. A. Motilidade gastrintestinal. In: SWENSON, M. J.; REECE, W. O. (Eds). **DUKES Fisiologia dos animais domésticos.** 11. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1996. p.307-318.

BALDISSEROTTO, B. Digestão. In: BALDISSEROTTO, B. **Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura**. Santa Maria: Ed. UFSM, 2002. p.19-39.

BEERLI, E. L. **Alimentação e comportamento de pós-larva de pacu, *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887)**. 2002. 51 p. il. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Univ. Federal de Lavras, Lavras, 2002.

BRAGANÇA, M. A. L.; MENIN, E.; COSTA, I. R. dos S. Estudo do tubo digestivo de ***Gymnotus carapo*** Linnaeus, 1758 (Siluriformes, Gymnotoidei, Gymnotidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v.52, n.1, p.15-25, 1992.

BRITSKI, H. A; SILIMON, K. Z. de; LOPES, B. S. **Peixes do Pantanal:** manual de identificação. Brasília: EMBRAPA-SPI; Corumbá: EMBRAPA-CPAP, 1999. 184 p. il.

CHAMPE, P. C.; HARVEY, R. A. Vitaminas. In: CHAMPE, P. C.; HARVEY, R. A. **Bioquímica ilustrada**. 2. ed. Porto Alegre: Artes Médicas, 1996. p.325-348.

DABROWSKI, K. Ascorbate concentration in fish ontogeny. **Journal of Fish Biology**, London, v.40, p.273-279, 1992.

DABROWSKI, K.; MATUSIEWICZ, M.; BLOM, J. H. Hydrolysis, absorption and bioavailability of ascorbic acid esters in fish. **Aquaculture**, Amsterdam, v.124, n.1-4, p.169-192, 1994.

DEL CARRATORE, C. R.; MACHADO, J. H.; URBINATI, E. C.; GONÇALVES, D. D.; VOLPI, S. Desempenho produtivo de alevinos de pintado (***Pseudoplatystoma coruscans***), alimentados com níveis crescentes de amido. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, 11., 2000, Florianópolis. **Anais...** Florianópolis: ABRAQ/ACAq/ABCC/BMLP/MAA, 2000. 1p. 1 CD-ROM.

ECKERT, R.; RANDALL, D.; AUGUSTINE, G. Feeding, digestion and absorption. In: ECKERT, R.; RANDALL, D.; AUGUSTINE, G. **Animal physiology**: mechanisms and adaptations. 3. ed. New York: W. H. Freeman and Co., 1988. p.520-554.

GODDARD, S. Feeding and diet. In: GODDARD, S. **Feed management in intensive aquaculture.** New York: Chapman & Hall, 1996. p.23-33.

GONZALES, F. H. D; SILVA, S. C. da. **Introdução à bioquímica clinica veterinária**. Porto Alegre: UFRGS, 2003. 198 p. il.

GUYTON, A.C. Tubo Gastrintestinal. In: GUYTON, A.C. **Tratado de fisiologia médica**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara, 1989. p.599-640.

HONDA, E. M. S. Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas: II. alimentação do tambaqui, ***Colossoma bidens*** (Spix). **Acta Amazônica**, Manaus, v.4, n.2, p.47-53, 1974.

JAUNCEY, K. Introduction to tilapia culture and biology. In: JAUNCEY, K. **Tilapia feeds and feeding.** Stirling: Pisces Press, 1998. p.1-8.

JHINGRAN, V. G.; PULLIN, R. S. V. **A hatchery manual for the common, chinese and indian major carps.** Manila: ICLARM, [1985?]. 191 p. il.

KANEKO, J. J.; HARVEY, J. W.; BRUSS, M. L. Gatrointestinal function. In: KANEKO, J. J.; HARVEY, J. W.; BRUSS, M. L. **Clinical biochemistry of domestic animals**. 5. ed. San Diego: Academic Press, 1997. p.367-406.

KUBITZA, F. **Nutrição e alimentação dos peixes cultivados**. 3. ed. rev. e ampl. Jundiaí: F. Kubitza, 1999. 123 p. il.

LAVENS, P.; SORGELOOS, P.; DHERT, P.; DEVRESSE, B. Larval foods. In: BROMAGE, N. R.; ROBERTS, R. J. (Eds.) **Broodstock management and egg and larval quality.** London: Blackwell Science, 1995. p.277-320.

LOVELL, R. T. Digestion and metabolism. In: LOVELL, R. T. **Nutrition and feeding of fish.** New York: Van Nostrand Reinhold, 1989. p.73-92.

MENIN, E. Anatomia funcional da cavidade bucofaringeana de ***Gymnotus carapo*** Linnaeus, 1758 (Siluriformes, Gymnotoidei, Gymnotidae). **Revista Ceres**, Viçosa, v.36, n.207, p.422-434, 1989a.

MENIN, E. Anatomia funcional do tubo digestivo de ***Gymnotus carapo*** Linnaeus, 1758 (Siluriformes, Gymnotoidei, Gymnotidae). **Revista Ceres**, Viçosa, v.36, n.207, p.435-457, 1989b.

MERCHIE, G.; LAVENS, P.; DHERT, Ph.; GÓMEZ, M.G.U.; NELIS, H.; LEENHEER, A. de; SORGELOOS, P. Dietary ascorbic acid requirementes during the hatchery production of turbot larvae. **Journal of Fish Biology**, London, v.49, p. 573-583, 1996.

NASCIMENTO, F. L.; LIMA, C. A. R. M. A. **Descrição das larvas das principais espécies de peixes utilizados pela pesca, no Pantanal.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 2000. 25 p.il. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 19).

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Feeding practices. In: NATIONAL RESEARCH COUNCIL. **Nutrient requirement of fish.** 2.ed. Washington, D.C.: National Academy Press, 1993. p.55-61.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Digestibility and Absorption. In: NATIONAL RESEARCH COUNCIL. **Nutrient requirements of warmwater fishes and shellfishes**. Washington, D.C.: National Academy Press, 1983. p.39-44.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Fishes. In: NATIONAL RESEARCH COUNCIL. **Predicting feed intake of food-producing animals**. Washington, D.C.: National Academy Press, 1987. p.16-24.

NUNES, I. J. Digestão comparada. In: NUNES, I. J. **Nutrição animal básica.** 2. ed. Belo Horizonte: FEP-MVZ Editora, 1998. p.121-152.

PEREIRA, R. A. C.; RESENDE, E. K. de. **Peixes detritívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 1998. 50 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 12).

RADÜNZ NETO, J. Alimento natural versus ração balanceada na larvicultura de peixes. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 36., 1999, Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre: UFRGS, 1999. 8 p. 1 CD-ROM.

RESENDE, E. K. de. **Alimentação de peixes carnívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 1996. 36 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 03).

RESENDE, E. K. de. **Biologia do curimbatá (*Prochilodus lineatus*), pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*) e cachara (*Pseudoplatystoma fasciatum*) na bacia hidrográfica do rio Miranda, Pantanal do Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 1995. 75 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 02).

RESENDE, E. K. de; PEREIRA, R. A. C.; ALMEIDA, V. L. L. de. **Peixes herbívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 1998. 24 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 10).

RESENDE, E. K. de; PEREIRA, R. A. C.; ALMEIDA, V. L. L. de; SILVA, A. G. de. **Peixes insetívoros e zooplanctófagos da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 2000. 42 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 17).

RESENDE, E. K. de; PEREIRA, R. A. C.; ALMEIDA, V. L. L. de; SILVA, A. G. de. **Peixes onívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 2000. 60 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 16).

ROBERT, R. J. Anatomía e fisiología de los Teleósteos. In: ROBERT, R. J. **Patologia de los peces**. Madrid: Mundi-Prensa, 1981. p.15-102.

SANTOS, J. E.; GODINHO, H. P. Morfogênese e comportamento larvais do surubim (***Pseudoplatystoma coruscans*** Agassiz, 1829) sob condições experimentais. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, Belo Horizonte, v.46, n.2, p.139-147, 1994.

SEIXAS FILHO, J. T.; BRÁS, J. M.; GOMIDE, A. T. M.; OLIVEIRA, M. G. A.; DONZELE, J. L.; MENIN, E. Anatomia funcional e morfometria do intestino no Teleostei (Pisces) de água doce (***Pseudoplatystoma coruscans*** – Agassiz, 1829). **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.30, n.6, p.1670-1680, 2001.

SEIXAS FILHO, J. T.; OLIVEIRA, M. G. A.; DONZELE, J. L.; GOMIDE, A. T. M.; MENIN, E. Atividade de tripsina em quimo de três espécies tropicais de peixes Teleostei de água doce. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.29, n.6, p.2172-2180, 2000.

SEIXAS FILHO, J. T.; OLIVEIRA, M. G. A.; DONZELE, J. L.; GOMIDE, A. T. M.; MENIN, E. Atividade de amilase em quimo de três espécies tropicais de peixes Teleostei de água doce. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.28, n.5, p.907-913, 1999.

SEIXAS FILHO, J. T.; OLIVEIRA, M. G. A.; DONZELE, J. L.; GOMIDE, A. T. M.; MENIN, E. Atividade de lipase em quimo de três espécies tropicais de peixes Teleostei de água doce. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.29, n.1, p.6-14, 2000.

SILVA, J. M.; OLIVEIRA, J. I. J. de. Morfologia do esôfago do “tuvira” ***Gymnotus carapo*** L., 1758 (Pices – Gymnotidae). **Revista Científica**, UFMS, Campo Grande, v.4, n.1, p.23-28, 1997b.

SILVA, J. M.; OLIVEIRA, J. I. J. de. Morfologia do estômago do “tuvira” ***Gymnotus carapo*** L., 1758 (Pices – Gymnotidae). **Revista Científica**, UFMS, Campo Grande, v.4, n.1, p.29-34, 1997c.

SILVA, J. M.; OLIVEIRA, J. I. J. de. Morfologia do intestino do “tuvira” ***Gymnotus carapo*** L., 1758 (Pices – Gymnotidae). **Revista Científica**, UFMS, Campo Grande, v.4, n.1, p.18-22, 1997a.

SMITH, L. S. Digestion. In: SMITH, L. S. **Introcuction to fish physiology**. Hong Kong: T.F.H., 1982. p.157-179.

SOUZA, S. N. de; MENIN, E.; DONZELE, J. L.; FONSECA, C. C. Corpúsculos gustativos na cavidade bucofaringia em alevinos de surubim relacionados com a sua capacidade para selecionar o alimento . In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, 2001, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: USP-ESALQ, 2001. 4 p. 1 CD-ROM.

SOUZA, S. N. de; MENIN, E.; DONZELE, J. L.; FONSECA, C. C. Histologia do estômago de alevinos de surubim e sua relação com o hábito alimentar. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, 2001, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: USP-ESALQ, 2001. 4 p. 1 CD-ROM.

SOUZA, S. N. de; MENIN, E.; DONZELE, J. L.; FONSECA, C. C. Sistema endócrino difuso enteropancreático em alevinos de surubim e sua potencialidade para o controle das secreções digestivas . In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 38, 2001, Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: USP-ESALQ, 2001. 5 p. 1 CD-ROM.

SOUZA, S. N. de; MENIN, E.; FONSECA, C. C. Avaliação da estrutura do pâncreas de alevinos de surubim, ***Pseudoplatystoma coruscans***, e sua relação com a capacidade para digerir o alimento. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, 11., 2000, Florianópolis. **Anais...** Florianópolis: ABRAQ/ACAq/ABCC/BMLP/MAA, 2000a. 6 p. 1 CD-ROM.

SOUZA, S. N. de; MENIN, E.; FONSECA, C. C. Caracterização histológica do fígado de alevinos de surubim, ***Pseudoplatystoma coruscans***, e sua potencialidade para auxiliar nos processos digestivos de lipídios. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE AQUICULTURA, 11., 2000, Florianópolis. **Anais...** Florianópolis: ABRAQ/ACAq/ABCC/BMLP/MAA, 2000b. 5p. 1 CD-ROM.

SÚAREZ, I. R.; NASCIMENTO, F. L.; CATELLA, A. C. **Alimentação do tucunaré, *Cichla* sp. (Pisces, Cichlidae), um peixe introduzido no Pantanal, Brasil.** Corumbá: Embrapa Pantanal, 2001. 20 p. (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 23).

WOOTTON, R. J. Feeding. In: WOOTTON, R. J. **Ecology of Teleost fishes**. 2. ed. Dordrecht: Kluver Academic Publishers, 1999. p.27-64. (Fish and Fisheries Series, 24).

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal
Ministério da Agricultura, Pecuária e do Abastecimento
Rua 21 de setembro, 1880 - Caixa Postal 109
CEP 79320-900 Corumbá-MS
Telefone: (67)233-2430 Fax: (67) 233-1011
http://www.cpap.embrapa.br
email: sac@cpap.embrapa.br

Ministério da Agricultura,
Pecuária e Abastecimento