WAGNER ELIAS CARDOSO

MORFOLOGIA E ULTRAESTRUTURA DO INTESTINO DO PEIXE ANTÁRTICO *Notothenia rossii* RICHARDSON, 1844 E SUA RELAÇÃO COM O HÁBITO ALIMENTAR

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biologia Celular e Molecular, do Departamento de Biologia Celular da Universidade Federal do Paraná, para a obtenção do título de Mestre em Biologia Celular.

ORIENTADORA: Dra. Edith Fanta

Universidade Federal do Paraná Setor de Ciências Biológicas Departamento de Biologia Celular

CURITIBA 2005

Limitate a mirar Y la Creación Te hablará De la vida Y de la muerte Y del amor Y de si misma Y de Dios.

Dedico este trabalho aos meus pais, Soraya e Pedro; sem eles eu não conseguiria trilhar meus caminhos.

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Prof. Dra. Edith Fanta, pela dedicação e carinho recebidos ao longo de todos estes anos e pelas oportunidades que me proporcionaram amadurecimento profissional e pessoal.

À Prof. Dra. Lucélia Donatti pelos valiosos conselhos, imprescindíveis para a realização deste trabalho.

Ao pesquisador Pedro Rondon Werneck, pelo companheirismo e lealdade demonstrados ao longo de 04 meses de trabalho e convivência na Antártica.

Às biólogas Eloísa Aparecida Ribeiro de Morais e Michele Lima Gregório, pela colaboração recebida durante a XXI Expedição Antártica.

À estagiária Marina C. Gomes, pela ajuda na confecção das lâminas histológicas utilizadas no presente trabalho.

Às colegas de trabalho no Grupo de Estudos de Impacto Ambiental, Gisele Cristiane de Melo e Cácia Aparecida Mendes Rudnick, pela companhia ao longo do período de pósgraduação.

Aos colegas de trabalho no IBAMA, Guadalupe Vivekananda, Maria Carolina Guarinello e Luiz Francisco Ditzel Faraco, pela compreensão nos momentos em que tive de me afastar de minhas obrigações profissionais para dedicar-me ao mestrado.

A todos os integrantes do Grupo Base da XX/XXI Expedição Brasileira a Antártica (2002/2003), pela amizade cultivada durante o período de trabalho na Estação Antártica Comandante Ferraz.

À Marinha do Brasil e Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar (Secirm), que tornaram possível minha participação nas expedições à Antártica.

Ao CNPq/PROANTAR, pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	15
2.1 Objetivo Geral	15
2.2 Objetivos Específicos	15
3. MATERIAIS E MÉTODOS	16
3.1 - Área de Estudo: Ilha Rei George – Baía do Almirantado	16
3.2 - Material Biológico: Notothenia rossii Richardson, 1844	17
3.3 - Método de Coleta dos Espécimes	18
3.4 - Obtenção do Material para Análises Morfológicas e Ultraestruturais	19
3.4.1 - Dissecção	19
3.4.2 - Fixação e Processamento Histológico para Microscopia de Luz	20
3.4.3 - Fixação e Processamento para Microscopia Eletrônica de Varredura	21
3.4.4 - Fixação e Processamento para Microscopia Eletrônica de Transmissão	21
3.5 - Análise do Conteúdo Estomacal	22
4. RESULTADOS	24
4.1 - Análise do Conteúdo Estomacal	24
4.2 - Descrição Geral do Trato Digestório	26
4.3 - Cecos Pilóricos	28
4.4 - Intestino Médio	30
4.5 - Intestino Posterior	32
5. FIGURAS	35
6. DISCUSSÃO	81
7. CONCLUSÕES	92
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1: Mapas do Local de Estudo – Península Antártica	35
FIGURA 2: Mapas do Local de Estudo – Ilha Rei George	
FIGURA 3: Local de Estudo – Estação Antártica Comandante Ferraz	
FIGURA 4: Material Biológico – Notothenia rossii, Richardson 1844	41
FIGURA 5: Métodos de Coleta dos Espécies	
FIGURA 6: Trato Digestório de Notothenia rossii	
FIGURA 7: Histologia do Trato Digestório	
FIGURA 8: Histologia do Trato Digestório	49
FIGURA 9: Histologia do Trato Digestório	51
FIGURA 10: Tipos Celulares da Mucosa Intestinal – Enterócitos	
FIGURA 11: Tipos Celulares da Mucosa Intestinal – Células Caliciformes	
FIGURA 12: Células com Grânulos em Bastonete, Células Endócrinas e Linf	ócitos 587
FIGURA 13: Topografia dos Cecos Pilóricos	59
FIGURA 14: Cecos Pilóricos – Enterócitos	61
FIGURA 15: Cecos Pilóricos – Células Endócrinas e Rodlet Cells	
FIGURA 16: Cecos Pilóricos – Células Caliciformes	
FIGURA 17: Topografia do Intestino Médio	
FIGURA 18: Intestino Médio – Enterócitos	69
FIGURA 19: Intestino Médio – Células Caliciformes	71
FIGURA 20: Topografia do Intestino Posterior	743
FIGURA 21: Intestino Posterior – Enterócitos do Intestino Posterior Proxim	al765
FIGURA 22: Intestino Posterior – Enterócitos do Intestino Posterior Distal	787
FIGURA 23: Intestino Posterior – Células Caliciformes	79

RESUMO

As características oceanográficas do Oceano Austral podem ter moldado a evolução do aparelho digestório de peixes antárticos e podem estar relacionadas ao desenvolvimento de hábitos alimentares específicos nestes peixes. O presente trabalho tem o objetivo de estudar a morfologia e a ultraestrutura do intestino do peixe antártico Notothenia rossii e relacionar os resultados obtidos com os hábitos alimentares desta espécie. N. rossii exibe características do trato digestório de peixes carnívoros, como estômago grande e intestino relativamente curto. A mucosa intestinal é constituída principalmente de enterócitos e células caliciformes. As células caliciformes secretam mucossubstâncias neutras, ácidas e ácidas ricas em grupamentos sulfatados, porém a intensidade da secreção de muco varia sensivelmente ao longo do intestino. Os enterócitos do intestino médio e posterior podem estar envolvidos com a absorção de lipídios, devido à presença de partículas lipídicas no citoplasma das células absortivas. Os enterócitos dos cecos pilóricos, intestino médio e intestino posterior podem estar envolvidos com a absorção de proteínas, pois foram observados corpúsculos multivesiculares no citoplasma destas células. Tais características do trato digestorio podem estar relacionadas aos hábitos alimentares e características metabólicas da espécie, e a adaptação deste nototenídeo a sazonalidade e ao ambiente permanentemente frio dos mares antárticos.

ABSTRACT

Oceanographic properties of the Southern Ocean may have influenced the evolution of the digestive system in Antarctic fish, being possibly related to the development of specific feeding habits in these organisms. Our main objective was to study morfology and ultrastructure of the intestine of the Antarctic fish *Notothenia rossii*, relating these characteristics to feeding habits of the species. Some observed features of the digestive system of *N. rossii*, such as a large stomach and a relatively short intestine, are typical of carnivore fish. The intestinal epithelium is formed mainly of enterocytes and mucous cells. The latter produce neutral, acidic and sulphate-rich acidic mucous substances, which are secreted in varying intensities throughout the intestine. The presence of lipidic substances on the cytoplasm of enterocytes in the middle and posterior segments of the intestine and of multivesicular corpuscula in the pyloric cecae, as well as in the middle and posterior segments, suggest an important role of these cells on lipid and protein absorption. These features of the digestive tract are probably related to feeding habits and metabolic characteristics of this nototenid species, and to its adaptation to seasonality and the permanently cold environment of Antarctic seas.

1. INTRODUÇÃO

Até o final do Período Cretáceo, a Plataforma Continental Antártica era contínua aos demais continentes austrais, como parte integrante do supercontinente Gondwana. Nessa época, como resultado de sua posição no globo terrestre, o Continente Antártico possuía climas amenos, águas mais quentes e com maior diversidade de vida. Foram encontrados na Antártica registros fósseis de peixes de água doce do Paleozóico (Devoniano) e Mesozóico (Jurássico Inferior) (EASTMAN, 1993). Esses peixes mostram afinidades biogeográficas com formas da Austrália, comprovando que a Antártica foi uma parte integrante do supercontinente Gondwana (EASTMAN, 1991).

Todavia, o Gondwana fragmentou-se no período Jurássico (190 a 135 milhões de anos atrás) e a 38 milhões de anos um dos fragmentos, o Continente Antártico, iniciou sua derivação para a posição polar atual e tornou-se isolado dos outros continentes entre aproximadamente 30-14 milhões de anos, quando a Passagem de Drake se abriu, formando o Oceano Circum-Antártico ou Oceano Austral (KENNETT, 1977 *apud* NORTH, 1991). Durante 20 milhões de anos sua temperatura diminuiu gradualmente, estimando-se que o ecossistema marinho antártico esteja abaixo de 0°C a 3 ou 5 milhões de anos (KENNETT, 1977; JOHNSTON et al., 1991).

Devido à deriva continental, a Antártica foi isolada climática e biologicamente pelo estabelecimento de correntes oceânicas circumpolares, que originaram uma frente oceânica tempestuosa e bem definida, a Convergência Antártica (DI PRISCO et al., 1991). A separação do assoalho marinho extinguiu qualquer conexão com as outras plataformas continentais (EASTMAN, 1993). Em sua maior extensão, o Oceano Austral possui entre 3000 e 5000 metros de profundidade e é caracterizado por um sistema circumpolar de correntes e frentes hidrográficas que provocam um grande transporte de massas d'água entre leste e oeste, mas reduzem os mecanismos de troca na direção norte-sul acima de 1000 metros na coluna d'água, estabelecendo uma grande barreira para organismos pelágicos, exceto aves e mamíferos (EKAU, 1991). A distribuição de animais bentônicos é limitada pela borda formada pelas bacias profundas (EASTMAN, 1993).

Atualmente, o Continente Antártico é uma massa de terra de 14 milhões de Km², localizado abaixo dos 60°S de latitude e isolado de todos os outros continentes por um grande oceano gelado, o Oceano Circum-Antártico. Essa extensa área oceânica que circunda a Antártica é constituída da porção sul dos oceanos Atlântico, Pacífico e Índico, sendo que entre 50° e 60°S existe a barreira natural denominada Convergência Antártica, que separa este dos outros oceanos. As importantes características oceanográficas do Oceano Austral influenciam diretamente a vida dos organismos polares que ali vivem (DeWITT, 1971; FOSTER, 1984).

As temperaturas continentais usualmente estão abaixo de 0°C durante todo o ano, tanto no interior como em algumas regiões costeiras. A neve acumulada há milênios cobriu o continente com uma espessa camada de gelo, que tem em média 2.160 metros de espessura. O peso do gelo tem afundado o continente e a plataforma continental em vários mil metros. Assim, uma considerável porção da massa de terra da Antártica encontra-se abaixo do nível do mar. Por outro lado, algumas altas montanhas projetam-se 2.000 metros acima da superfície de gelo (EASTMAN, 1993).

A temperatura das águas costeiras antárticas permanece em torno de 0°C durante a maior parte do ano (EASTMAN, 1991), decrescendo em direção ao sul e variando muito pouco em latitudes maiores, o que permite dizer que este é um ambiente bastante estável com relação à temperatura (DUHAME e HUREAU 1985 *apud* NORTH, 1991). O regime de luz é característico de regiões polares e, desse modo, no inverno há longos períodos sem luz enquanto que no verão a luz é praticamente constante, ocorrendo situações intermediárias na primavera e outono (RIVKIN e PUTT, 1987). A penetração de luz na água do mar pode ser atenuada pela presença de gelo e neve na superfície, podendo ser comparada com a encontrada em águas oceânicas profundas de outras áreas do mundo (KOCK, 1992). A luz é também atenuada pelas comunidades microbiais existentes neste ambiente (SULLIVAN et al., 1984 *apud* EASTMAN, 1993).

Além disso, pode-se observar um aumento da sazonalidade em relação à luminosidade e produtividade primária com o aumento da latitude (NORTH, 1991; EASTMAN, 1993). O regime de luz é um dos principais fatores responsáveis pela escassez de alimento nas regiões polares (CLARKE, 1983 apud JOHNSTON et al., 1991). A luz exibe flutuação marcante devido a diferenças na duração do dia ao longo do ano, e essa variação no fotoperíodo está intimamente relacionada com o aumento na produtividade

primária durante o verão, em contraste com a significativa queda dessa produtividade durante os meses de inverno, influenciando grandemente na biomassa (EASTMAN, 1993).

A salinidade da água também é afetada pela presença ou ausência de radiação solar. Durante os meses de inverno, a ausência de luz solar provoca o congelamento do oceano em torno do continente. Quando o gelo se forma muitos dos sais dissolvidos na água do mar são excluídos, aumentando a salinidade e, consequentemente, a densidade da água. Assim, sob baixas temperaturas, a água torna-se duas vezes mais viscosa do que a água dos mares temperados (FOSTER, 1984; EASTMAN, 1991). Essa combinação de características físicas das águas antárticas é única e certamente teve influência nas adaptações evolutivas da fauna marinha (EVERSON, 1984). Isso exigiu adaptações dos organismos aquáticos principalmente em relação à flutuabilidade, natação, circulação sanguínea, percepção sensorial, ventilação branquial e filtração alimentar (EASTMAN, 1993).

Todavia, as baixas temperaturas levaram os organismos antárticos a desenvolverem uma série de adaptações morfológicas e fisiológicas, tais como acúmulo de lipídios e síntese de proteínas tolerantes ao frio, que os tornam aptos para a vida em áreas geladas (DeVRIES, 1988). O isolamento hidrográfico e topográfico do Continente Antártico resultou em uma porcentagem muito grande de endemismo em diferentes grupos taxonômicos (EKAU, 1991).

A variedade de características do Oceano Austral, única em combinação, tem certamente influenciado a adaptação evolutiva dos peixes nesta região (CLARKE, 1983 apud JOHNSTON et al., 1991). Durante os últimos 25 milhões de anos os peixes permaneceram isolados ao Sul da convergência, onde o resfriamento progressivo do ambiente tornou-se um importante fator, capaz de influenciar sua evolução (DI PRISCO et al., 1991).

A moderna ictiofauna antártica é exclusivamente marinha e possui 1% das espécies de peixes do mundo em uma região correspondente a 10% dos oceanos, sendo menor e menos diversificada do que se poderia esperar, dada a considerável idade e grande área do ecossistema (EASTMAN, 1993). Como comparação, LLANO (1978) *apud* EASTMAN (1985) observaram que a fauna de peixes antárticos é muito menos diversificada que a do Ártico. Noventa e cinco por cento dos peixes existentes nessa região são endêmicos (KOCK, 1985b) e as adaptações que permitem sua existência nesse ambiente têm sido

amplamente estudadas. Pode-se citar a dominância em número e biomassa da subordem perciforme Notothenioidei, que representa 34,5% das espécies de peixes da região (GON e HEEMSTRA, 1990 *apud* EASTMAN, 1993) e na qual de 90 a 97% das espécies são endêmicas (EVERSON, 1984; EKAU, 1991; KOCK, 1985b, 1992; EASTMAN, 1993).

É tentador atribuir esse grande endemismo na composição da ictiofauna antártica à baixa temperatura da água, pois este é um fator limitante para os processos biossintéticos. Porém, existem outros fatores ecológicos como a limitação do habitat e oscilação sazonal do suprimento alimentar que podem, em conjunto com a temperatura, ter contribuído para a restrição da diversidade (EASTMAN e GRANDE, 1989 *apud* KOCK, 1992; CLARKE e NORTH, 1991 *apud* KOCK, 1992; EASTMAN, 1991).

Das mais de 20.000 espécies de peixes modernos, aproximadamente 300 espécies de peixes demersais e pelágicos (1,5%) são encontradas ao sul da Convergência Antártica, sendo que a maior parte é encontrada exclusivamente nessa área (GROHSLER, 1994).

O grupo dominante de peixes antárticos pertence à Subordem Notothenioidei, a qual consiste de seis famílias, sendo a família Nototheniidae dominante (EASTMAN, 1993). A radiação adaptativa desse grupo pode sugerir que a fauna anterior foi quase totalmente extinta e que os nototenióides emergiram em um "vácuo ecológico", sendo considerado um grupo monofilético (IWAMI, 1985; EASTMAN, 1993). Essa radiação provavelmente ocorreu numa longa escala de tempo.

Nas águas costeiras, nototenióides ocupam todos os habitats bentônicos e da coluna d'água, e constituem 50% das espécies (GON e HEEMSTRA, 1990; HUBOLD, 1991) e 90-95% da biomassa (DeWITT, 1971; EKAU, 1990). Esse grupo, especialmente a espécies da família Nototheniidae, manifestam considerável diversidade ecológica (EASTMAN e DeVRIES, 1997). A maioria das espécies é sedentária demersal, embora algumas tenham se adaptado a viver no ambiente pelágico e outras rigorosamente associadas ao gelo na superfície (EVERSON, 1984 *apud* DeVRIES, 1988).

Atualmente, os nototenióides constituem um grupo de peixes com grande variedade morfológica (GON e HEEMSTRA, 1990 apud EASTMAN, 1993). Adaptaram-se muito bem às condições do Oceano Circum-Antártico e foram hábeis a ocupar um grande número de diferentes nichos ecológicos (EKAU, 1991; KOCK, 1992). Em outros lugares do mundo, o alto grau de variação na forma do corpo e a ocupação de diferentes nichos

ecológicos entre espécies intimamente relacionadas são encontrados somente em ambientes extremamente isolados, tais como os grandes lagos africanos (EKAU, 1991). Em outros ecossistemas, os habitats principais para diversificação e aumento da biomassa dos peixes correspondem a estuários, recifes, zonas intertidais e plataformas continentais rasas (EASTMAN, 1993). Dada a indisponibilidade destes habitas, é surpreendente que as águas antárticas suportem tantas espécies costeiras, mas acredita-se que a diversificação foi possível devido à ausência de especialização trófica extrema e baixa competição, o que possibilitou a utilização de uma variedade de habitats usualmente não preenchidos por peixes derivados de comunidades bentônicas (EASTMAN, 1993). Entretanto, ainda não está claro porque os nototenióides adaptaram-se melhor que os outros grupos ao ambiente gelado e isolado do Oceano Austral (EASTMAN e GRANDE, 1989 apud EKAU, 1991). A hipótese sustentada por KIEST (1993) sugere que a tolerância dos nototenióides a águas profundas propiciou refúgio durante a glaciação.

Os nototenióides são geralmente mais densos que a água e, tipicamente, alimentamse e desovam próximo ao substrato (KOCK, 1985b; EASTMAN, 1993). Embora não tenham bexiga natatória, há uma tendência para a especialização secundária de espécies pelágicas, um fenômeno denominado "pelarização" (KOCK, 1985b, 1992) e esta tendência pode ser influenciada por fatores tróficos, especialmente pelo krill antártico, *Euphasia superba* (PERMITIN, 1970). Muitos peixes antárticos bentônicos e bento-pelágicos são capazes de explorar a alta produtividade secundária durante os meses de verão, uma vez que eles são mais leves que os outros teleósteos sem bexiga natatória e são capazes de realizar "migração vertical" para se alimentarem (EASTMAN e DeVRIES, 1982). Em algumas espécies que se alimentam no fundo, a composição dietética tem sido usada para deduzir o nível vertical no qual ele se alimenta (CHAO e MUSICK, 1977).

Os peixes, em geral, ocupam as áreas mais rasas do Oceano Circum-Antártico (HUBOLD, 1985), sendo que a maioria das espécies está restrita à costa continental ou à costa das ilhas próximas ao continente. Entretanto, enquanto a maior diversidade de espécies é encontrada entre 100-200 metros em águas de regiões temperadas, no Oceano Austral isto é observado entre 300-600 metros de profundidade (DeWITT, 1971 *apud* EASTMAN, 1993). Isso decorre do fato de a profundidade da água na costa continental antártica ser muito maior do que em outros oceanos (EVERSON, 1984; DeWITT, 1971), e

não existir uma comunicação contínua de águas rasas entre a Antártica e os continentes ao norte. Uma conseqüência desse fato é um alto grau de endemismo entre as espécies antárticas (EVERSON, 1984).

A presença do gelo na água e a erosão que as plataformas de gelo terrestres provocam no fundo marinho têm sido um importante fator de adaptação evolutiva para os peixes antárticos (EASTMAN, 1993). Diferente do que ocorre nas comunidades costeiras boreais, em algumas regiões costeiras da Antártica uma âncora de gelo contínua à camada superficial de mar congelado cobre o assoalho marinho (DAYTON et al., 1970). Isto perturba física e biologicamente o fundo marinho e até mesmo impede a existência de habitats intertidais, normalmente utilizados por espécies bentônicas de águas rasas e, por conseguinte, limita ainda mais a probabilidade de diversificação entre os peixes (EASTMAN, 1993). Como resultado do peso e do desgaste provocado pela lâmina de gelo, a plataforma continental antártica adquiriu relevo bastante irregular e sua profundidade média é de cerca de 500 metros, ou seja, duas vezes maior que a do Ártico e muitas vezes maior que as dos outros continentes, onde a profundidade média é de 130 metros (ANDERSON, 1991 *apud* EASTMAN, 1993).

Em adição a essas características típicas do ambiente marinho antártico, fatores hidrográficos como distribuição da água e padrões de corrente também afetam a vida dos peixes na Antártica. A hidrografia torna-se um fator ainda mais crítico quando estágios pelágicos são incluídos na história de vida desses animais (HUBOLD, 1991). Os peixes antárticos exibem uma variedade de adaptações para evitar o congelamento (DeVRIES, 1988) e possuem proteínas anticongelantes (SOMERO, 1991). Apesar dessas adaptações, processos fisiológicos como desenvolvimento e crescimento são relativamente lentos (JOHNSTON, 1990). Os peixes crescem lentamente e ocupam nichos ecológicos que envolvem um baixo fluxo energético (NORTH, 1991). Os adultos de muitas espécies são sedentários, nadam a baixas velocidades usando as nadadeiras pélvicas e têm uma limitada resistência à natação em alta velocidade (JOHNSTON, 1989).

Apesar de apresentarem taxas metabólicas relativamente baixas, peixes antárticos apresentam taxas mais altas que o esperado, caso fosse feita uma projeção do metabolismo dos peixes temperados para temperaturas próximas a 0°C (JOHNSTON et al., 1991), um fenômeno conhecido como *adaptação metabólica ao frio* (AMF). A aceitação do conceito

de AMF ainda encontra restrições por parte de vários pesquisadores, talvez devido a complicações técnicas para se determinar a taxa metabólica de peixes (EASTMAN, 1993). Os métodos empregados para se estimar seu metabolismo têm sido o consumo de oxigênio, a taxa de síntese protéica *in vitro*, a medida do metabolismo de tecidos isolados e o estudo das propriedades funcionais das enzimas que controlam o metabolismo (EASTMAN, 1993). Vários trabalhos têm demonstrado que algumas enzimas de peixes antárticos são mais ativas em temperaturas muito baixas, se comparado com as enzimas de animais de águas mais quentes (MACDONALD et al., 1987). Este fato indica a existência de AMF nos sistemas enzimáticos, em especial das enzimas relacionadas com o metabolismo lipídico (SOMERO et al., 1968; JOHNSTON e HARRISON, 1985; CROCKETT e SIDELL, 1990).

CLARKE (1983) enfatizou a extrema importância do conjunto de alterações na estrutura trófica do Oceano Circum-Antártico, limitando e modificando consideravelmente os hábitos alimentares de algumas espécies de peixes em seus habitats naturais, acarretando em uma grande mudança na ictiofauna da Antártica Paleogênica.

Crustáceos bentônicos, principalmente anfípodas, são mais as presas freqüentemente capturadas pelos peixes antárticos (EVERSON, 1984; DANIELS, 1982), seguido de poliquetas, isópodas, gastrópodas e bivalves, enquanto outros taxa são itens importantes na dieta apenas para espécies ou épocas do ano em particular (DANIELS, 1982). No ecossistema antártico não é necessária uma fina divisão de recursos alimentares dentro do habitat, pois a diversidade dos peixes é baixa e a competição presumivelmente pouco intensa (TARGETT, 1981). Em diferentes estações do ano e localidades, têm-se observado mudanças na dieta de peixes antárticos, essas mudanças geralmente estão relacionadas com uma utilização diferencial no tempo e no espaço do mesmo conjunto de itens alimentares. Assim, grande similaridade nos níveis tróficos e no tipo de presa ingerida são características da ecologia trófica na ictiofauna antártica (OJEDA, 1986; HUREAU, 1994).

Espécies coexistentes e ecologicamente similares tendem a evoluir no sentido de minimizar a competição interespecífica e, como a seleção aumenta as divergências ecológicas entre elas, a zona de sobreposição ecológica costuma ser reduzida (GUNN e MILWARD, 1985). Entretanto, o alto grau de similaridade de dietas observado entre espécies de peixes antárticos taxonomicamente próximas (ZARET e RAND, 1971;

PERMITIN e TARVERDIYEVA, 1972, 1978; DANIELS, 1982; McKENNA, 1991), não necessariamente implica em competição interespecífica por alimento, mas sugere uma complexa estrutura trófica normalmente associada com comunidades de altas latitudes (CUSHING, 1975 *apud* DANIELS, 1982). Isto normalmente implica em partilha dos recursos (LAMMENS et al., 1987; McKENNA, 1991; FANTA et al., 1994), que pode tornar estável a coexistência de certas espécies (SCHOENER, 1974) e pode, inclusive, causar especiação (MATTSON, 1990). De um modo geral, competição ocorre apenas quando o recurso de uso comum é limitado (LARKIN, 1963).

Vários autores observaram que a disponibilidade de presas varia de acordo com a época do ano em diversas regiões do mundo (EVERSON, 1970; GROSSMAN et al., 1986; BURCHETT, 1983b; AMUNDSEN, 1988; CLARKE e NORTH, 1991). A oscilação sazonal de suprimento alimentar, notável em algumas áreas da Antártica (EASTMAN, 1993; McKENNA, 1991), e a necessidade de acumular energia de reserva durante o verão podem governar o padrão de atividade sazonal que caracteriza a fauna das altas latitudes (HUBOLD, 1991). A estrutura trófica das comunidades de peixes pode mudar em resposta aos eventos sazonais (McKENNA, 1991), pois os peixes são capazes de alterar o tipo de presa de acordo com a sua disponibilidade (LAGLER et al, 1962; CARVALHO, 1980; GROSSMAN, 1986; MORENO e ZAMORANO, 1980; LINKOWSKI et al., 1983; WHITE e BRUTON, 1983; McKENNA, 1991; MOORE e MOORE, 1976; EGGOLD e MOTTA, 1992; MEZA et al., 1993; FANTA et al., 1994).

O krill desempenha um importante papel nas interações tróficas da ictiofauna do hemisfério sul, pois é a fonte de alimento principal para várias espécies e adicional para um grande número de peixes antárticos, subantárticos e subtropicais (PERMITIN, 1970). Embora o krill seja consumido principalmente por peixes pelágicos, quando são abundantes também é consumido por peixes demersais (BARRERA-ORO e CASAUX, 1990). Alguns autores acreditam que o krill migra para o fundo ocasionalmente, sendo consumido por oportunistas (TARGETT, 1981); outros crêem que peixes demersais migram para a meia água para comer formas pelágicas (DANIELS, 1982; DUHAMEL e HUREAU, 1985; KOCK, 1985a).

Vários autores têm indicado que áreas com alta densidade de macroalgas mostram grande atividade de peixes (RICHARDSON, 1975; MORENO e ZAMORANO, 1980;

ZUKOWSKI, 1980; DUHAMEL, 1982; BURCHETT, 1983b; CASAUX et al., 1990), especialmente no ambiente marinho antártico. Ambientes com macroalgas oferecem grande diversidade de presas e abrigo contra predadores potenciais, como pingüins e alguns mamíferos marinhos (CASAUX et al., 1990).

Embora as taxas de crescimento e reprodução estejam diretamente correlacionadas com a temperatura, elas não se mantêm constantes ao longo do ano, havendo evidências de que a taxa de crescimento em peixes antárticos aumenta nos meses do verão e diminui no inverno, ocorrendo o inverso com a reprodução (CLARKE e NORTH, 1991). A existência de outros fatores, além da baixa temperatura, que reduzem a taxa de crescimento, foi então sugerida (JOHNSTON e BATTRAM, 1993). Um desses fatores é a diminuição da ingestão de comida durante o inverno, a qual não está relacionada com a disponibilidade de alimentos, uma vez que mesmo aumentando-se experimentalmente a oferta de alimento para peixes submetidos a condições simuladas de inverno, a taxa de crescimento e a captação de alimento não se alteram (CLARKE e NORTH, 1991). Segundo JOHNSTON e BATTRAM (1993), a alternância entre as atividades de ingestão alimentar, reprodução e crescimento deve-se mais às baixas taxas metabólicas e ao nível de energia metabólica disponível para ser despendida nestas atividades do que ao efeito direto da baixa temperatura. Assim, estes autores consideram que com o crescimento das gônadas durante o inverno o teto do poder metabólico disponível logo é atingido, resultando na redistribuição de energia, outrora empregada na busca de alimentos e crescimento, para a reprodução.

Apesar de muitas das características biológicas peculiares dos organismos antárticos serem atribuídas diretamente aos efeitos da baixa temperatura outras estão, de certa forma, relacionadas com a marcada sazonalidade encontrada nessa região (JOHNSTON e BATTRAM, 1993). As variações sazonais do período e da intensidade de luz a que se submetem as formas de vida no ecossistema antártico, levam a alterações na biomassa e produtividade primária no oceano, as quais estão limitadas pelas condições de luminosidade (EASTMAN, 1993). No inverno, a quantidade de luz é reduzida e toda a cadeia trófica sofre com a queda da biomassa no primeiro nível de produção e, segundo KOCK (1992) isso pode ter forçado a evolução de certos hábitos alimentares. Para se ajustarem a sazonalidade, os peixes antárticos desenvolveram hábitos alimentares e mecanismos

fisiológicos que lhes permitem aumentar o consumo de alimento e acumular lipídios durante os meses de verão, sendo que essa energia acumulada será direcionada durante o inverno para o crescimento das gônadas e produção de ovos (CLARKE, 1988; JOHNSTON e BATTRAM, 1993). Nos teleósteos em geral, as evidências encontradas indicam que os lipídios constituem a principal reserva interna e suprimento de energia (NAGAI e IKEDA, 1971; SARGENT, 1976; COWEY e SARGENT, 1977; BAUERMEISTER et al, 1979). Exercem papel preponderante na nutrição e no metabolismo energético, superando os carboidratos (ROBINSON e MEAD, 1973; MACHA et al., 1982; JEZIERSKA et al., 1982). Principalmente nos peixes antárticos, os lipídios são o combustível primário do metabolismo, implicando em intensa oxidação de ácidos graxos (CROCKETT e SIDELL, 1990; SIDELL, 1991). Estudos ao microscópio eletrônico demonstraram que no inverno aumenta a densidade volumétrica da gordura acumulada nas células musculares esqueléticas (EGGINTON e SIDELL, 1989; LONDRAVILLE e SIDELL, 1990; SIDELL, 1991).

Os peixes antárticos desenvolveram hábitos alimentares que estão intimamente relacionados ao comportamento alimentar (FANTA, 1998) e aspectos morfológicos e fisiológicos do trato digestório de cada espécie (DZHUMALIYEV, 1982; VIANNA et al., 2000). A análise das estratégias alimentares e da morfologia funcional do sistema digestório dos nototenídeos permite inferir sobre suas posições na cadeia alimentar e identificar adaptações radiativas e convergentes relacionadas com a alimentação (VIANNA et al., 2000).

O alimento é dos fatores determinantes da ecologia, morfologia, fisiologia e comportamento de um peixe (PERMITIN e TARVERDIYEVA, 1972). A alimentação de um animal depende mais do tamanho e natureza do alimento do que taxonomia ou nível de organização (WITHERS, 1992). Características anatômicas do aparelho digestório podem indicar o hábito alimentar de um peixe (GRAVITOL e MENIN, 1992), pois a relação entre a natureza do alimento ingerido e a estrutura e função do trato digestivo é íntima (WITHERS, 1992). O conhecimento específico da morfologia funcional dos órgãos relacionados com alimentação pode ser útil para a caracterização de diferentes tipos de presas (MATTSON, 1990).

Durante o processo evolutivo dos peixes, conforme a natureza do alimento ingerido e os hábitos alimentares da espécie, desenvolveu-se um mecanismo muito aprimorado para a obtenção do alimento, demonstrado no comportamento alimentar (FANTA, 1998; MEYER e FANTA, 1998; FANTA et al., 1994), associado às modificações morfológicas e fisiológicas do aparelho digestório (DZHUMALIYEV, 1982). A grande variação na estrutura do intestino e a falta de referências anatômicas para dividir esse órgão dificultam a correlação entre as estruturas observadas à microscopia de luz e eletrônica à região anatômica onde eles ocorrem e seu significado funcional (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996; OLIVEIRA RIBEIRO, 1991; VIANNA et al., 2000).

A morfologia de um organismo geralmente pode ser considerada como um reflexo das pressões ecológicas exercidas sobre ele (DELBEEK e WILLIANS, 1987). Os peixes, mais que outros vertebrados, respondem prontamente à complexidade ambiental devido à flexibilidade do tamanho do corpo, taxa de crescimento e biologia (SNORRASON et al., 1994). Limitações morfológicas impõe diferentes comportamentos alimentares (CHAO e MUSICK, 1977; NORTON, 1991). Assim é possível correlacionar adaptações morfológicas com condições ecológicas (WIENS e ROTENBERRY, 1980; CARVALHO, 1980; NORTON, 1991), tais como habitat, hábitos alimentares e composição da dieta (KEAST e WEBB, 1966; ALEXANDER, 1970; MOYLE e SENANAYAKE, 1984; GUNN e MILWARD, 1985; SAZIMA e CAMASHI, 1989; MATTSON, 1990; GUINEA e FERNANDEZ, 1992; MOODIE, 1985).

O estudo da biologia, principalmente a biologia alimentar, das espécies de peixes antárticos tem adquirido importância devido ao desenvolvimento da pesca comercial na região (TARVERDIYEVA e PINSKAYA, 1980). As grandes quantidades de biomassa, representadas por krill, peixes, focas e baleias atraem o interesse econômico para o Oceano Austral (HUBOLD, 1985). Apesar da proclamação de boas intenções da Convenção para a Conservação dos Recursos Vivos Marinhos Antárticos (CCAMLR) e do Protocolo do Tratado Antártico, essas atividades pesqueiras levam à exploração desenfreada de algumas espécies (SKÓRA e SOSINSKI, 1983; POLICANSKY, 1994). Assim, pesquisas ictiológicas são de grande importância, já que os resultados obtidos podem trazer informações práticas e econômicas para um manejo racional da atividade pesqueira (SKÓRA e SOSINSKI, 1983). Características biológicas específicas, assim como crescimento lento e baixa fecundidade, tornam os peixes antárticos particularmente susceptíveis à exploração em larga escala (KOCK, 1992).

A pesca na região antártica tem sido controlada pela CCAMLR (Commision for the Conservation of Antarctic Marine Living Resourses) e, em comparação com as águas da plataforma boreal e subártica, as quantidades de peixes capturados na Antártica são relativamente baixas (KOCK, 1992). Cerca de 100 a 120.000 toneladas de peixes são pescadas anualmente naquela região (HUBOLD, 1985; KOCK, 1992), mas esses números tendem a crescer de acordo com o desenvolvimento econômico dos países envolvidos nessas atividades (KOCK, 1992). Todavia, as comunidades de peixes de certas regiões da Antártica têm apresentado diminuição dos estoques, possivelmente em resposta à pressão causada pela pesca que vem sendo realizada nas duas últimas décadas (McKENNA e SAILA, 1991). Além disso, os estoques de krill têm sofrido exploração em larga escala, o que pode afetar a ictiofauna antártica (KOCK, 1985b).

A maioria dos peixes comercialmente valiosos pertencem às famílias Nototheniidae e Chaenichthydae e são geralmente formas bentônicas sedentárias (TARGETT, 1981). Estes peixes possuem vida longa, baixa fecundidade e geralmente crescem mais lentamente que outros peixes de águas frias (EVERSON, 1977 apud McKENNA e SAILA, 1991).

Notothenia rossii é considerada uma espécie importante para a indústria pesqueira, sendo capturada devido à sua carne e ovos. Mais de 400.000 toneladas foram capturadas no início dos anos 70, levando a espécie à quase extinção, o que exigiu a adoção de medidas particulares de conservação (FISHER e HUREAU, 1985); sua pesca comercial está proibida até que os estoques se recuperem.

Notothenia rossii é uma espécie largamente distribuída, conhecida desde a porção final da Península Antártica, Arco Scotia, ilhas Príncipe Edward, Corzet, Kerguelen, Heard e Macquarie, até os bancos Ob e Lena. É encontrada em profundidades de 0 a 550 metros, atinge um comprimento total de 92 cm e peso em torno de 10 kg (GON & HEEMSTRA, 1990). Os hábitos alimentares e habitats preferenciais de *N. rossii* variam ao longo dos estágios de crescimento de seu ciclo de vida (HUREAU 1970; TARVERDIYEVA 1972), sendo considerada uma espécie bastante voraz, predadora de grande quantidade e variedade de presas (GON & HEEMSTRA, 1990).

A composição do alimento de *Notothenia rossii marmorata* da Baía do Almirantado, nas diferentes estações do ano, foi marcadamente diferente. LINKOWSKI et al., (1983) observaram um considerável aumento na preferência alimentar por salpas durante o verão e poliquetos durante o inverno, sendo que os anfípodos foram o componente dominante na dieta dessa espécie tanto no verão quanto no inverno. Segundo os resultados de CASAUX et al. (1990) para essa mesma espécie coletada na Enseada Potter, anfípodos gamarídeos foram as principais presas, mas não dominaram como para outras espécies por eles estudadas. Durante alguns períodos específicos, outras presas tornaram-se o alimento principal, como bivalvas e eufasídeos no inverno, algas na primavera e início do verão e anfípodos hiperídeos no outono.

Atualmente se aceita que a estrutura do aparelho digestório em uma dada espécie de peixe está relacionada com a sua dieta, o que pode ser comprovado quando comparações da morfologia do intestino são feitas entre espécies de diferentes níveis tróficos, especialmente herbívoros e canívoros. Os herbívoros têm intestinos mais longos que os carnívoros, devido à dificuldade na digestão dos carboidratos vegetais e da quantidade de material não digerível (BRYAN, 1975). *N. rossii* exibe as principais características do trato digestório de peixes carnívoros, como estômago grande e intestino relativamente curto (KAPOOR et al., 1975).

Sugere-se que características do trato digestório estejam relacionadas com hábitos alimentares específicos (VIANNA et al., 2000), o que torna interessante analisar morfologicamente o intestino de *N. rossii* e relacionar os resultados obtidos com seus hábitos alimentares e aspectos ecológicos, o que proporcionaria um maior entendimento da biologia desse animal e dos mecanismos de adaptação dos nototenióides às condições encontradas nos mares antárticos. Tais investigações também podem colaborar para a compreensão do papel de cada espécie dentro das cadeias tróficas, para avaliar os efeitos de possíveis alterações antrópicas no equilíbrio ambiental.

Equilibrar as necessidades ecológicas com os de desejos econômicos é a tarefa mais importante da política antártica hoje, sendo que os cientistas devem fornecer as informações necessárias para as decisões político-administrativas (SKORA e SOSINSKI, 1983; HUBOLD, 1985). O estudo das variações naturais no ecossistema antártico é indispensável para se inferir tendências a longo prazo, constituindo a base para introduzir princípios razoáveis de proteção ambiental (RAKUSA-SUSZCZEWSKI, 1993). Para administrar efetivamente os estoques de peixes, é necessário entender o impacto da pesca sobre as comunidades. Isto inclui o entendimento das relações interespecíficas entre peixes e destes com outros organismos de seu ambiente. O conhecimento das relações tróficas é necessário para compreender tais elos ecológicos (McKENNA, 1991).

Dada a pobreza de dados a respeito das características histológicas, histoquímicas e ultraestruturais do intestino de peixes antárticos e sua relação com seus hábitos alimentares, existe a necessidade de desenvolver pesquisas que tenham como objetivo descrever a estrutura anatômica e ultraestrutural do trato digestório de peixes antárticos e relacionar os dados obtidos com os aspectos ecológicos e alimentares destes animais. Assim sendo, o presente trabalho tem como objetivo estudar a morfologia do intestino de *Notothenia rossii*, espécie pertencente à família Nototheniidae, e relacionar os resultados obtidos com seus hábitos alimentares e aspectos ecológicos.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Estudar a histologia e a ultraestrutura do intestino de *Notothenia rossii* e sua relação com os hábitos alimentares e aspectos ecológicos da espécie.

2.2 Objetivos Específicos

- 1. Descrever a morfologia do intestino de *Notothenia rossii*, identificando os tecidos que compõem o órgão e os tipos celulares da mucosa intestinal.
- **2.** Analisar, através de estudos histológicos, histoquímicos e ultraestruturais as diferenças morfológicas existentes ao longo do intestino de *Notothenia rossii*.
- **3.** Analisar, por meio de técnicas citoquímicas, a natureza dos produtos de secreção produzidos ao longo do intestino de *Notothenia rossii*.
- **4.** Analisar ultraestruturalmente os tipos celulares da mucosa intestinal de *Notothenia rossii* e relacioná-los com as funções exercidas pelo intestino.
- Relacionar os resultados obtidos com aspectos ecológicos e hábitos alimentares de *Notothenia rossii*.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 - Área de Estudo: Ilha Rei George – Baía do Almirantado

A Ilha Rei George é a maior das ilhas do Arquipélago das Shetland do Sul, um conjunto de 62 ilhas e 52 rochedos localizados a oeste da Península Antártica (Fig. 1). Situada entre 57° 35' - 59° 15' W e 62° S, a Ilha Rei George possui uma área aproximada de 1.300 km² e tem 90% de sua superfície coberta de gelo ao longo de todo o ano, sendo que as áreas de terras livres de gelo situam-se principalmente nas praias.

A Baía do Almirantado (Fig. 2) tem uma área superficial de 122,08 km², volume de água de 24 km³ e profundidade máxima de 530 metros, sendo a maior das baías da Ilha Rei George (RAKUSA-SUSZCZEWSKI, 1980). Suas águas estão em contato com o Estreito de Bransfield e com as águas vindas do Mar de Bellingshausen, a oeste (RAKUSA-SUSZCZEWSKI, 1993) (Fig. 1). A temperatura da água varia de -1,7 a 2,0 °C na superfície; a média anual de temperatura na coluna d'água é de -0,4 °C (KULENZ, 1994).

Em sua porção sul, a Baía do Almirantado abre-se para o estreito de Bransfield e em sua porção norte estão localizadas três enseadas: Ezcurra, Mackellar e Martel (Fig. 2). A parte central da baía tem formato de U, quando observada em corte transversal (PRUSZAK, 1980) e nessa região encontra-se a profundidade máxima de 530 metros. O fundo da parte central da baía é lodoso e inclinado, sendo caracterizado pela presença de muitas morainas e cumes que correspondem aos períodos de máxima glaciação (RAKUSA-SUSZCZEWSKI et al., 1993). A Enseada Ezcurra, por sua vez, é bastante diferenciada em sua geomorfologia e batimetria (MARSZ, 1983) sendo dividida por uma projeção subaquática de 100 – 130 metros de altura. A leste desta projeção, a bacia da enseada é tipicamente o sulco irregular de um vale, com profundidade entre 150 e 270 metros. A oeste, a profundidade varia de 50 a mais de 100 metros. Já as enseadas Mackellar e Martel apresentam fundos fortemente afetados pela erosão glacial e sua batimetria é muito diversificada. Na parte central da Enseada Mackellar a profundidade é pequena, variando entre 2 a 40 metros e seu fundo é principalmente rochoso e pedregoso. A Enseada Martel é bastante profunda e sua parte central tem de 70 a 270 metros de profundidade; apresenta

fundo principalmente lodoso, mas partes pedregosas e rochosas são espalhadas ao longo dos costões rochosos (ZIELINSKI, 1990).

A Estação Antártica Comandante Ferraz (EACF) está localizada na Península Keller, às margens da Enseada Martel, a 62°05' S e 58°23,5' W. A EACF (Fig. 3) está equipada com um módulo de triagem e estocagem dos exemplares após a coleta; dois módulos com temperatura controlada em torno de 0 °C, onde existem tanques e aquários para a realização de bioensaios (Fig. 3); e dois laboratórios de Biologia. Além destas instalações, a EACF possui botes infláveis Zodiac e uma lancha oceanográfica Skua, para a execução de trabalhos de campo.

A Estação Antártica Comandante Ferraz, assim como os projetos de pesquisa e monitoramento desenvolvidos na região antártica recebem o apoio logístico da SECIRM (Secretaria da Comissão Interministerial para os Recursos do Mar) e suporte financeiro do PROANTAR – Programa Antártico Brasileiro/CNPq.

3.2 - Material Biológico: Notothenia rossii Richardson, 1844

A identificação dos exemplares de *Notothenia rossii* usados no presente trabalho foi feita de acordo com FISHER e HUREAU (1985). A espécie estudada é um peixe teleósteo pertencente à Ordem Perciforme, Sub-Ordem Notothenioidei e Família Nototheniidae, a qual é predominante na região de estudo.

Notothenia rossii Richarson, 1844 (Fig. 4) apresenta cabeça e corpo levemente comprimidos lateralmente, boca obliqua e maxila estendendo-se posteriormente até a parte mediana ou posterior do olho; a maxila inferior é minimamente protusa. Apresenta duas nadadeiras dorsais, a primeira com 4 a 7 espinhos flexíveis, e a segunda com 32 a 36 raios moles; as nadadeiras peitorais são largas, com 21 a 24 raios, e muito maiores que as pélvicas. A coloração dos adultos é marrom clara, com o dorso mais escuro e pontos negros mais ou menos distintos distribuídos ao longo do corpo; os juvenis variam o padrão de coloração em amarelo a marrom ou laranja (FISHER e HUREAU, 1985).

Segundo GON e HEEMSTRA (1990), *Notothenia rossii* é uma espécie largamente distribuída, conhecida desde a porção final da Península Antártica, Arco Scotia, Ilhas

Príncipe Edward, Crozet, Kerguelen, Heard e Macquarie até os Bancos Ob e Lena (Fig. 4). Esta espécie é encontrada em profundidades de 0 a 550 metros, atinge comprimento total de 92 cm e peso máximo em torno de 10 kg.

Os hábitos alimentares e habitats preferenciais de *N. rossii* variam ao longo dos estágios de crescimento de seu ciclo de vida (HUREAU 1970; TARVERDIYEVA 1972). Os estágios mais jovens (pós-larva) são pelágicos e alimentam-se principalmente de larvas de crustáceos e outros zooplânctons pequenos. Pequenos juvenis ocupam bancos de algas costeiros e alimentam-se de pequenos copépodos planctônicos, anfípodos, larvas de peixes e larvas de decápodos. Juvenis maiores permanecem nos bancos de macroalgas e alimentam-se principalmente de peixes, eufasídeos, isópodos, anfípodos e algas, junto com pequenas quantidades de outros grupos demersais tais como poliquetas, gastrópodos e decápodos. Algas são um alimento regular e não são ingeridas acidentalmente. Quando estão presentes, peixes jovens são as presas preferidas. Adultos de *N. rossii* tornam-se semi-pelágicos e habitam áreas de alimentação na plataforma continental, alimentando-se principalmente de ctenóforos, hidrozoários, anfípodos, eufasídeos e peixes, dependendo da abundância dos organismos presas. Peixes e hidrozoários parecem ser mais importantes nas ilhas kerguelen, enquanto que ctenóforos podem ser o alimento dominante na Geórgia do Sul.

3.3 - Método de Coleta dos Espécimes

Exemplares de *Notothenia rossii* foram coletados em pontos amostrais situados ao longo da linha costeira da Baía do Almirantado, no verão de 2002/2003, durante a XXI Expedição Brasileira na Antártica. Foram utilizados nesse trabalho 22 exemplares de *N. rossii*, com comprimento padrão que variou de 20,5 a 32,0 cm.

Na obtenção dos espécimes foram utilizadas redes de espera trimalha, tipo feiticeira, lançadas a profundidades de 10 a 90 metros a partir dos botes infláveis Zodiac (Fig. 5). Os lançamentos foram executados no sentido terra-mar, e as redes fixadas através de um cabo em grandes pedras na praia. O tempo de permanência das redes foi de 24 horas na maioria dos lançamentos.

O recolhimento das redes foi feito no mesmo sentido dos lançamentos. Após soltar o cabo de fixação, as redes foram puxadas à mão para dentro do bote (Fig. 5). Os peixes capturados foram cuidadosamente retirados e colocados em tambores plásticos de 50 L contendo água do mar, os quais eram aerados manualmente e, desta forma, os peixes coletados foram transportados para a EACF.

Outra técnica utilizada para a captura dos exemplares de *Notothenia rossii* foi o uso de linha e anzol, lançados a partir da lancha oceanográfica Skua a profundidades entre 10 a 40 metros, usando como iscas pedaços de carne vermelha (Fig. 5). Os peixes coletados desta forma eram colocados nos tanques da lancha oceanográfica contendo água do mar constantemente renovada através de bombas e, assim, os espécimes coletados eram conduzidos até os laboratórios da estação.

3.4 - Obtenção do Material para Análises Morfológicas e Ultraestruturais

3.4.1 - Dissecção

Assim que os exemplares chegavam à EACF, os mesmos eram acondicionados em tanques de 500 ou 1000 L contendo água do mar. Imediatamente, seguia-se o sacrifício, dissecção e retirada de órgãos dos espécimes coletados.

Após secção medular, foi feita uma incisão no sentido ântero-posterior na região mediano-ventral para abertura da cavidade abdominal, expondo desta forma o trato digestório (Fig. 6). Após remover o trato digestório da cavidade abdominal, o intestino foi separado do estômago. As extremidades cárdica e pilórica dos estômagos foram amarradas com barbantes, e os estômagos e conteúdos estomacais foram fixados em formalina a 10% e reservados para posterior análise. As extremidades dos cecos pilóricos foram cortadas e, com auxílio de uma seringa estas peças (cecos pilóricos + intestino médio e posterior) foram lavadas internamente com solução fisiológica de Cortland (WOELF, 1963) com o objetivo de retirar o excesso de muco secretado e os restos alimentares presentes no tubo digestório.

O intestino foi então dividido em seis peças, cada uma correspondendo a uma região intestinal, a saber: cecos pilóricos, intestino médio proximal, intestino médio mediano, intestino médio distal, intestino posterior proximal e intestino posterior distal (Fig. 6). Essa divisão do intestino em seis regiões serviu como base para os estudos histológicos em microscopia de luz e ultraestruturais em microscopia eletrônica.

3.4.2 - Fixação e Processamento Histológico para Microscopia de Luz

Imediatamente após a lavagem em solução fisiológica de Cortland (WOELF, 1963), as amostras de intestinos foram fixadas por um período de 8 a 12 horas em Líquido de Bouin (CULLING et al., 1985). Passado o período de fixação, as amostras foram transferidas para álcool 70% e transportadas para o Brasil, permanecendo assim conservadas até o momento da inclusão.

No Laboratório de Estudos de Impacto Ambiental, Departamento de Biologia Celular da Universidade Federal do Paraná foi dada continuidade ao processamento. As peças conservadas em álcool foram lavadas mais algumas vezes em álcool 70%, para a retirada do excesso de fixador. Em seguida foram submetidas a uma desidratação gradual em série alcoólica crescente, diafanizadas em xileno e incluídas em Paraplast Plus[®].

Os blocos obtidos foram trimados e cortados em micrótomo da marca Wetzlar. Os cortes obtidos, variando entre 3 e 5 µm de espessura, foram dispostos em lâminas histológicas contendo albumina de Mayer (CULLING et al., 1985) e água e distendidos em placa aquecedora.

Várias técnicas de coloração foram utilizadas para descrever e analisar as características das células e tecidos que compõe o intestino. Com o objetivo de analisar e descrever a morfologia geral do órgão foi utilizada a coloração de rotina Hematoxilina-Eosina (BUCHERL, 1962). Esta técnica permite reconhecer e definir as diferentes camadas de tecido que compõem o intestino. Para identificar a secreção de mucossubstâncias neutras nas células caliciformes, fez-se uso do Ácido Periódico-Reativo de Schiff (CLARK, 1981); para detectar as mucossubstâncias ácidas e ácidas ricas em grupamentos sulfatados, foram utilizadas as colorações Alcian Blue pHs 2,5 e 1,0, respectivamente. Foi utilizada a

conjugação de PAS com Alcian Blue pH 2,5 (CULLING et al., 1985) para a detecção simultânea de secreções neutras e ácidas. Os cortes corados com estas técnicas foram contrastados com hematoxilina, ou permaneceram sem contra-coloração (BEÇAK e VANRELL, 1970; CLARK, 1981).

As lâminas histológicas confeccionadas foram analisadas em Microscópio Olympus PM 10AD do Departamento de Biologia Celular da UFPR, e documentadas em formato digital no Laboratório de Análise e Manipulação de Imagens do Departamento de Zoologia da UFPR.

3.4.3 - Fixação e Processamento para Microscopia Eletrônica de Varredura

As amostras coletadas para análise da ultraestrutura superficial da mucosa intestinal foram fixadas a 4 °C em Karnovisky modificado (KARNOWSKY, 1965), logo após terem sido coletadas tal como descrito acima. A solução fixadora tinha pH 7,2, osmolaridade 0,2 M e foi utilizado o tampão cacodilato. As peças permaneceram na solução fixadora, sob refrigeração, até o momento do processamento.

No Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná as peças foram desidratadas em série alcoólica crescente. A secagem foi alcançada com gás carbônico no aparelho de ponto crítico Balzers CDP 030[®], e a metalização ocorreu no aparelho Balzers SCD 050[®], com uma camada de 25 nm de ouro.

As análises e documentação do material foram feitas no microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 6360LV[®] do CEME – UFPR.

3.4.4 - Fixação e Processamento para Microscopia Eletrônica de Transmissão

Após a coleta e lavagem, as amostras destinadas para o estudo ultraestrutural através de técnicas de microscopia eletrônica de transmissão foram fixadas a 4 °C em Karnowsky modificado (KARNOWSKY, 1965), onde permaneceram sob refrigeração até o momento

do processamento. O pH da solução fixadora foi de 7,2, a osmolaridade de 0,2 M e utilizado o tampão cacodilato.

No Laboratório de Estudos em Impacto Ambiental o material foi colocado em tampão cacodilato 0,2 M pH 7,2 e pós fixado em tampão cacodilato/tetróxido de ósmio 2%, contrastado em solução aquosa de uranila 2%. As peças foram completamente desidratadas em solução alcólica crescente seguida de acetona, incluídas em resina Epon (LUFT, 1961), e permaneceram por 72 horas na estufa a 58 °C para a polimerização da resina.

Os blocos confeccionados foram trimados sob microscópio estereoscópico e, primeiramente, foram obtidos cortes semifinos (0,5 μ m) em ultramicrótomo da marca Leica. Esses cortes foram corados com Azul de Toluidina e usados para delimitar a área que foi trimada para se obter os cortes ultrafinos.

Os cortes ultrafinos (65-90 nm) obtidos foram dispostos em telas de níquel e contrastados com citrato de chumbo e acetato de uranila 2% (REYNOLDS, 1963). As observações e análises, bem como a documentação fotográfica desses cortes foram realizadas em microscópio eletrônico de transmissão JEOL JEM 1200 EXII[®] do CEME – UFPR.

3.5 - Análise do Conteúdo Estomacal

Com a finalidade de averiguar quais os itens alimentares ingeridos na natureza pelos exemplares de *Notothenia rossii* utilizados no presente trabalho, foram analisados os conteúdos estomacais de 22 indivíduos coletados durante o verão 2002/2003. Os espécimes analisados variaram em classes de tamanho de Comprimento Padrão (CP) máximo de 32,0cm e mínimo de 20,5cm, e peso variando entre 160 a 640 gramas, parâmetros que correspondem ao estágio juvenil de crescimento, segundo GON e HEEMSTRA (1990).

Foram identificados e contabilizados os itens alimentares encontrados no estômago de cada indivíduo, inclusive os materiais não identificados (já parcialmente digeridos) e contabilizados os estômagos vazios. Os dados obtidos foram analisados em relação à Quantidade (número total de cada item alimentar identificado) e Representatividade (porcentagem de cada item alimentar no total de itens identificados). Os materiais não identificados tiveram representatividade no total de itens alimentares contabilizados, e os estômagos vazios tiveram representatividade no total de indivíduos analisados.

4. RESULTADOS

4.1 - Análise do Conteúdo Estomacal

Através da análise dos conteúdos estomacais, ficou demonstrado que anfípodas representam o ítem alimentar mais frequente na alimentação desses indivíduos (66,07% do total), seguido por krill (17,86%) e algas (10,71%). Isópodos e peixes tiveram baixa representatividade no conteúdo estomacal dos peixes analisados, com 3,57% e 1,78% do total, respectivamente. Materiais não identificados corresponderam a 12,5% do total de itens alimentares contabilizados, enquanto que estômagos vazios somaram 18,2% do total de estômagos analisados (04 indivíduos). Na Tabela 1, temos os itens alimentares identificados, sua quantidade na soma total de conteúdos analisados e representatividade (%) no total de itens alimentares identificados.

Tabela 1: Análise do Conteúdo Estomacal

Na tabela abaixo é possível observar a representatividade (%) do total de ítens alimentares identificados (n = 56) nos conteúdos estomacais de indivíduos de *Notothenia rossii* (n = 22) coletados na Baía do Almirantado, na Ilha Rei George, durante o verão austral 2002/2003.

Itens Alimentares	Quantidade	Representatividade (%)
Krill	10	17,86%
Anfipodas	37	66,07%
Peixes	01	1,78%
Isópodas	02	3,57%
Algas	06	10,71%
TOTAL	56	100%

Material não identificado	08	12,5%*
Estômagos vazios	04	18,2%**

*Representatividade no total de itens alimentares contabilizados (n = 64).

**Representatividade no total de indivíduos analisados (n = 22).

4.2 - Descrição Geral do Trato Digestório

O intestino de *Notothenia rossii* inicia-se a partir do esfíncter pilórico, de onde se abrem 6 a 7 projeções digitiformes conhecidas como cecos pilóricos. Após os cecos pilóricos extende-se o intestino médio, constituído por três alças intestinais (Fig. 6). O intestino médio termina na valva íleo-retal, que separa o intestino médio do intestino posterior, que se estende até o ânus. *N. rossii* possui um intestino relativamente curto e estômago bem desenvolvido, características comuns aos peixes com hábito alimentar carnívoro. O intestino de *N. rossii* dobra-se em formato de "S" ou "zig-zag", sendo que a alça proximal se dobra para a direita do esôfago.

O intestino desta espécie é constituído, ao longo de toda a sua extensão, por quatro camadas distintas de tecido: mucosa, submucosa, muscular e serosa (Fig. 7). As camadas mucosa e muscular apresentam variações na sua espessura ao longo do intestino.

A mucosa intestinal de *N. rossii* é constituída pelo epitélio, que está em contato com a luz do tubo digestivo e abriga as células absortivas e secretoras e, logo abaixo dele, pela membrana basal, uma camada delgada de tecido conjuntivo frouxo que se projeta junto com o epitélio e a submucosa para formar as vilosidades intestinais (Fig. 7).

A membrana basal apresentou reação positiva ao PAS, sendo visualizada em MET como uma banda eletrodensa que corresponde à lâmina basal, abaixo da qual é possível visualizar fibras reticulares delgadas, a lâmina reticular (Fig. 8). As lâminas basal e reticular, visualizadas na MET, correspondem à membrana basal na microscopia de luz. Nela estão assentadas as células que constituem o epitélio intestinal.

A submucosa, encontrada logo abaixo da lâmina basal, é constituída por tecido conjuntivo frouxo ricamente vascularizado que cora intensamente em PAS e HE (Fig. 8). Ela é caracterizada por conter numerosos vasos sanguíneos, grande quantidade de fibras colágenas e de glicoproteínas neutras e ácidas (Fig. 8). Não foi observada a presença de nenhuma glândula na submucosa, ao longo de toda a extensão do intestino da espécie estudada.

A camada muscular é dividida em dois feixes musculares ao longo de todo o intestino, a camada circular interna e a longitudinal externa. Ambas são constituídas por fibras musculares lisas, de contração involuntária controlada pelo sistema nervoso

parassimpático. Entre essas duas camadas de músculo liso existe uma pequena quantidade de tecido conjuntivo, onde estão presentes gânglios entéricos do parassimpático (Fig. 9).

A serosa é uma membrana constituída por uma camada de células epiteliais pavimentosas, conhecida como mesotélio, e por uma pequena quantidade de tecido conjuntivo adjacente que apresentou reação positiva ao PAS (Fig. 9).

No epitélio intestinal desta espécie de nototenídeo foram identificados, a partir de análises histológicas e ultraestruturais, cincos tipos celulares: enterócitos, células caliciformes, células com grânulos em bastonete ("rodlet cells"), linfócitos e células endócrinas (Figs. 10, 11 e 12).

O epitélio é composto basicamente por uma camada simples de células absortivas ou enterócitos, que são o tipo celular dominante na mucosa intestinal (Fig. 10). São células poliédricas que, em corte longitudinal, caracterizam-se por serem altas e cilíndricas, além de apresentarem núcleo eucromático em posição central ou ligeiramente basal. Contém numerosas microvilosidades na superfície apical, voltada para o lúmen intestinal, formando estrutura conhecida como "borda estriada". Na região apical da célula encontra-se a trama terminal, constituída por filamentos de actina que dão suporte as microvilosidades, e complexos juncionais responsáveis pela coesão entre células vizinhas. No citoplasma são encontradas numerosas mitocôndrias, aparelho de Golgi e retículo endoplasmático granular desenvolvido.

Entre os enterócitos são encontradas as células caliciformes, também conhecidas como "células secretoras de muco" (Fig. 11). As células caliciformes secretam mucossubstâncias neutras e ácidas, além das secreções ácidas sulfatadas, as quais foram detectadas pela reação positiva ao PAS e Alcian Blue pHs 2,5 e 1,0, respectivamente. Em microscopia eletrônica de transmissão esta célula caracteriza-se pela grande quantidade de vesículas de muco no citoplasma apical, secretadas por um poro em contato com a luz do tubo, e por uma reduzida região basal do citoplasma onde se encontram o núcleo, mitocôndrias, retículo endoplasmático granular e aparelho de Golgi bastante desenvolvidos.

As células com grânulos em bastonete ("rodlet cells") são caracterizadas por possuírem forma oval e envoltório celular espessado, presença de grânulos no citoplasma e núcleo basal (Fig. 12). Esses grânulos, quando corados pela técnica do Ácido Periódico-Reativo de Schiff (PAS) apresentaram fraca reação positiva. Ultraestruturalmente, é
possível observar que as "rodlet cells" possuem uma "cápsula" formada pelo citoplasma periférico, onde não há presença de organelas. Esta cápsula envolve grânulos eletrodensos que têm uma região amorfa em seu interior. Entre os grânulos pode-se observar a presença de retículo endoplasmático bem desenvolvido. Este tipo celular foi observado ao longo de toda a extensão do intestino, tanto na porção luminal do epitélio como na porção mais basal. A freqüência dessas células no epitélio intestinal variou significativamente nos diferentes exemplares estudados.

As células endócrinas encontram-se entre as células epiteliais e caracterizam-se ultraestruturalmente por possuírem citoplasma com a presença de muitos grânulos secretores redondos, alguns possuindo um centro eletrodenso e outros contendo material granular fracamente eletrodenso (Fig. 12).

Os linfócitos apresentam-se como pequenas células arredondadas, encontradas entre as células absortivas em vários níveis da camada epitelial. Estas células coram fortemente com Hematoxilina-Eosina (HE), sendo visualizadas sob microscopia de luz como pequenos pontos escuros entre as células epiteliais. Desempenham função imunológica nos tecidos intestinais (Fig. 12).

Foram observadas variações no padrão geral, descrito acima, nas diferentes regiões do intestino da espécie em questão.

4.3 - Cecos Pilóricos

Os cecos pilóricos projetam-se a partir da porção proximal do intestino médio e são adjacentes ao esfíncter pilórico do estômago. Em microscopia de luz, os cecos pilóricos de *Notothenia rossii* se caracterizam por possuírem longas vilosidades primárias, que se projetam para o lúmen e chegam a praticamente fechar a luz do tubo (Fig. 13). Estas vilosidades primárias possuem poucas ramificações em vilosidades secundárias nesta região do intestino.

Em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), é possível observar que as vilosidades dos cecos pilóricos de *N. rossii* apresentam um padrão digitiforme alargado,

28

com pequenos dobramentos superficiais. Esses dobramentos correspondem às pequenas ramificações das vilosidades observadas em microscopia de luz (Fig. 13).

As camadas submucosa e muscular são bastante delgadas nos cecos pilóricos de *N*. *rossii*. São encontrados pequenos gânglios entéricos entre as camadas musculares. A mucosa é relativamente espessa nessa região do intestino (Fig. 13).

Os enterócitos presentes na mucosa intestinal de *N. rossii* são células altas e cilíndricas, que possuem microvilosidades longas e retilíneas quando analisadas sob MET (Fig. 14). As microvilosidades podem ser observadas sob microscopia de luz, na forma de uma borda estriada bem aparente, que corou intensamente em HE. Linfócitos foram observados em diversas alturas do epitélio intestinal e também coraram intensamente em HE e PAS (Fig. 14).

Através de MET, observou-se que os enterócitos dos cecos pilóricos apresentam numerosas mitocôndrias, principalmente no citoplasma apical, as quais têm formas alongadas. São observados também complexos juncionais, os quais parecem manter os enterócitos em íntimo contato, e desmossomos bastante evidentes. No citoplasma apical também são observados corpúsculos multivesiculares, que aparecem próximos à região onde se encontram as mitocôndrias (Fig. 14).

No epitélio intestinal de *N. rossii* foram observadas células com grânulos em bastonete ("rodlet cells") com seus grânulos de secreção bastante evidentes, além de células endócrinas, localizadas em meio aos enterócitos e junto a um vaso sanguíneo, o que caracteriza a função secretora dessa região do intestino (Fig. 15).

As células caliciformes foram relativamente pouco abundantes no epitélio intestinal dos cecos pilóricos (Fig. 16). A maioria das células caliciformes apresentou reação negativa ao PAS, porém aquelas que coraram positivamente tiveram reação de intensidade média (Tabela 2). As células de muco apresentaram reação positiva ao Alcian Blue pH 1,0, evidenciando secreção de mucossubstância ácida sulfatada; e reação positiva, de intensidade média a forte, ao Alcian Blue pH 2,5 evidenciando a predominância de secreção de mucossubstância ácida (Tabela 2). Isso ficou evidente quando se analisa os cortes corados com a conjunção PAS/Alcian Blue pH 2,5 onde é possível observar que a maioria das células secreta muco ácido. Quando analisadas em MET, as células caliciformes dos cecos pilóricos apresentam grânulos eletrodensos no interior das vesículas

de muco, além de retículo endoplasmático granular e aparelho de Golgi bastante desenvolvidos (Fig. 16).

4.4 - Intestino Médio

As vilosidades intestinais de *Notothenia rossii* apresentam-se longas e pouco ramificadas na região do intestino médio proximal; todavia, elas diminuem de tamanho e aumentam as ramificações ao longo do intestino médio mediano, e esta mesma tendência é observada ao longo do intestino médio distal. Assim, na porção final do intestino médio, na região da valva íleo-retal, as vilosidades são curtas e bastante ramificadas (Fig. 17).

Através da MEV é possível observar as diferenças morfologia das vilosidades ao longo das regiões proximal, mediana e distal do intestino médio; no intestino médio proximal, as vilosidades são altas, apresentam muitas dobras e sulcos em suas superfícies; no intestino médio mediano, elas são mais alargadas, apresentando padrão foliáceo e têm sulcos menos profundos; na região do intestino médio distal as vilosidades são menores, mais largas e numerosas e bastante próximas umas das outras. A superfície das vilosidades ao longo de todo o intestino médio é bastante irregular, apresentando dobramentos superficiais (Fig. 17).

A submucosa manteve-se bastante delgada ao longo de toda a extensão do intestino médio; a camada muscular do intestino médio proximal, todavia, apresenta um leve espessamento quando comparada com a muscular dos cecos pilóricos, e este leve espessamento se mantém em direção a região do intestino médio distal (Fig. 17).

Os enterócitos do epitélio intestinal do intestino médio apresentam microvilosidades longas e retilíneas, que podem ser observadas em microscopia de luz através da forte reação da borda em escova ao HE e PAS. Em MET, além das microvilosidades é possível visualizar a trama terminal, que sustenta a borda em escova (Fig. 18). Complexos juncionais e desmossomos estão presentes entre os enterócitos e são bastante evidentes em MET. Mitocôndrias estão presentes em grande quantidade nessas células e têm formas alongadas. O REG é evidente e bastante desenvolvido, principalmente nos enterócitos do

intestino médio distal. Foram observados numerosos linfócitos em vários níveis do epitélio intestinal, ao longo de todo o intestino médio de *N. rossii* (Fig. 18).

Através de MET foi possível observar, no citoplasma dos enterócitos do intestino médio, corpúsculos multivesiculares e partículas osmiofílicas (vesículas contendo material fortemente eletrodenso em seu interior, provavelmente partículas lipídicas) principalmente nos enterócitos do intestino médio distal (Fig. 18).

Através de análises histoquímicas observa-se que as células caliciformes do intestino médio proximal secretam pouca mucossubstância neutra, já que a maioria das células apresentou reação fraca ao Ácido Periódico-Reativo de Shiff (PAS), e poucas apresentaram reação de intensidade média (Fig. 19). No intestino médio mediano, a maioria das células caliciformes apresentou reação de intensidade média e algumas reação forte ao PAS, evidenciando um aumento na secreção de muco neutro; o mesmo foi observado no intestino médio distal, onde a maioria das células de muco apresentou reação média a forte ao PAS (Tabela 2).

A mesma tendência é observada em relação à secreção de mucossubstância ácida sulfatada, onde as células caliciformes do intestino médio proximal apresentaram reação fraca ao Alcian Blue pH 1,0 e as células das regiões mediana e distal apresentaram reação média a forte, evidenciando um aumento na secreção deste tipo de muco. Em relação ao Alcian Blue pH 2,5 observa-se que ao longo de todas as regiões do intestino médio as células caliciformes apresentam reação de intensidade forte, evidenciando a grande quantidade de mucossubstância ácida secretada por essas células. Este fato pode ser comprovado quando se analisa os cortes corados com a conjunção Alcian Blue pH 2,5/PAS, sendo possível observar que há predominância de secreção de muco ácido pelas células caliciformes (Tabela 2). Todavia, no intestino médio proximal e distal, é possível observar ambos os tipos de muco (neutro e ácido) sendo secretado em algumas células, porém em vesículas diferentes (Fig. 19). No intestino médio mediano, observa-se algumas células com forte reação ao PAS, mostrando que nessa região do intestino o muco ácido e neutro pode ser secretado em células diferentes (Tabela 2). Com a conjunção Alcian Blue pH 2,5/PAS também foi possível constatar a forte reação da borda estriada, membrana basal e submucosa ao PAS. Existe maior quantidade de células caliciformes intestino médio proximal, se comparado com a quantidade de células de muco nos cecos pilóricos.

Observa-se também um sensível aumento na quantidade de células de muco ao longo do intestino médio mediano e distal.

Em MET, é possível observar que as células caliciformes do intestino médio também apresentam grânulos eletrodensos no interior de suas vesículas de muco, os quais são secretados através dos poros na membrana do epitélio (Fig. 19). Células com grânulos em bastonete ("rodlet cells") e células endócrinas foram observadas dispersas ao longo do intestino médio.

4.5 - Intestino Posterior

O intestino posterior proximal de *Notothenia rossii* apresentou vilosidades altas, que apresentam certo grau de ramificação. Em MEV, observa-se que essas vilosidades são contorcidas e têm muitos dobramentos superficiais, além de estarem dispostas em lamelas. No intestino posterior distal essas vilosidades tornam-se menores e mais espessas, e ainda muito contorcidas e com muitos sulcos na superfície. Na proximidade do esfíncter anal as vilosidades tornam-se ainda menores e mais espessas, e apresentam poucos sulcos na superfície, conforme é possível constatar em MEV (Fig. 20).

Após a valva íleo-retal, a camada muscular do intestino posterior sofre um espessamento bastante evidente, e este espessamento das camadas muscular aumenta nas proximidades do esfíncter anal. Entre a camada muscular interna e externa, encontram-se gânglios do parassimpático bastante desenvolvidos. A submucosa apresenta um sensível espessamento no intestino posterior, onde passa a abrigar vasos sanguíneos calibrosos. Além disso, nas proximidades do esfíncter anal a submucosa apresenta enclaves de fibras musculares, a muscular da mucosa. A serosa também se torna mais evidente no intestino posterior, corando intensamente em HE e PAS (Fig. 20).

Os enterócitos do intestino posterior de *N. rossii* são células cilíndricas e altas, que têm um núcleo bastante evidente ocupando posição ligeiramente basal na célula (Fig. 21). Apresentam microvilosidades altas e retilíneas, além de complexos juncionais bastante evidentes. Em MET é possível observar que os enterócitos do intestino posterior proximal apresentam uma quantidade relativamente alta de mitocôndrias no citoplasma apical, as quais têm formas alongadas e apresentam plasticidade mitocondrial. Observa-se também a

presença de corpúsculos multivesiculares no citoplasma apical, além da interiorização de material eletrodenso (provavelmente partículas lipídicas) entre as microvilosidades. Essas partículas aparecem no citoplasma em pequenas vesículas contendo apenas uma partícula, ou em grandes vesículas contendo material granular fracamente eletrodenso, ou ainda no interior de corpúsculos multivesiculares (Fig. 21).

Os enterócitos do intestino posterior distal apresentam uma quantidade ainda maior de mitocôndrias no citoplasma apical, mas estas são bastante alongadas e não apresentam muita plasticidade. Corpúsculos multivesiculares estão presentes em grande quantidade, porém é menor a incidência de partículas lipídicas (eletrodensas) nessa região intestinal. Nas proximidades do esfíncter anal, os enterócitos passam a apresentar microvilosidades bem menores, além de mitocôndrias com formas arredondadas. Corpúsculos multivesiculares ainda estão presentes em grande quantidade, porém não foram observadas partículas lipídicas na porção próxima ao esfíncter anal (Fig. 21).

As células caliciformes foram encontradas em grande quantidade no intestino posterior de *N. rossii*. Houve um aumento na quantidade de células caliciformes no intestino posterior, quando comparado com o intestino médio. Esse aumento é bastante significativo no intestino posterior distal, nas proximidades do esfíncter anal, onde as células de muco são muito abundantes no epitélio intestinal (Fig. 23).

Ao longo de todo o intestino posterior as células caliciformes tiveram reação média a forte ao Ácido Periódico-Reativo de Schiff (PAS), evidenciando a secreção regular de mucossubstâncias neutras (Fig. 23). A borda em escova, submucosa e serosa também apresentaram afinidade ao PAS. No intestino posterior proximal as células de muco apresentaram reação fraca a média ao Alcian Blue pH 1,0 e a reação aumentou para média a forte no intestino posterior distal, mostrando um aumento na secreção de muco ácido sulfatado em direção ao esfincter anal. Assim como se observou no intestino médio, as células de muco do intestino posterior apresentaram forte reação ao Alcian Blue pH 2,5 evidenciando a grande quantidade de mucossubstância ácida que é secretada (Tabela 2). A análise dos cortes corados com a conjunção Alcian Blue pH 2,5/PAS mostra a predominância de secreção de muco substância ácida, porém observa-se que algumas células têm predominância de secreção de muco neutro. Provavelmente, a secreção dos diferentes tipos de muco aconteça em vesículas diferentes (Fig. 23). Em MET, é possível observar que as células caliciformes do intestino posterior são bastante desenvolvidas e têm grande quantidade de muco no citoplasma, dentro de vesículas de secreção (Fig. 23). Dentro dessas vesículas são observados grânulos eletrodensos, que são secretados pelas células.

Foram observados numerosos linfócitos, em várias alturas do epitélio, ao longo de todo o intestino médio. Células com grânulos em bastonete e células endócrinas também foram observadas com certa freqüência, através de MET.

Tabela 2: Análise da secreção de muco pelas células caliciformes.

Intensidade de secreção de mucossubstâncias pelas células caliciformes, ao longo do intestino de *Notothenia rossii*, para cada uma das colorações histoquímicas utilizadas. A reação positiva ao corante é representada pelo sinal "+" e reação negativa pelo sinal "-"; reação fraca ao corante é representada por (+), reação intermediária por (++) e reação intensa por (+++).

	Cecos	Intestino	Intestino	Intestino	Intestino	Intestino
	Pilóricos	Médio	Médio	Médio	Posterior	Posterior
		Proximal	Mediano	Distal	Proximal	Distal
Ácido						
Periódico-	(-) a (++)	(+) a (++)	(++) a (+++)	(++) a (+++)	(+++)	(++) a (+++)
Reativo de						
Shiff (PAS)						
Alcian Blue						
pH 1,0	(++)	(+) a (++)	(++) a (+++)	(++) a (+++)	(+) a (++)	(++) a (+++)
41.1						
Alcian Blue						
pH 2,5	(++)	(+++)	(+++)	(+++)	(+++)	(+++)
PAS/Alcian						
Blue pH 2,5	(++)	(+++)	(+++)	(+++)	(+++)	(+++)

5. FIGURAS

FIGURA 1

Mapas do Área de Estudo – Península Antártica, South Shetland Islands

A) Mapa da Península Antártica. Notar a localização da Ilha Rei George, a maior ilha do arquipélago das South Shetland Islands, a oeste da Península Antártica (62° S).



Mapas do Área de Estudo – Ilha Rei George, Baía do Almirantado

- A) Mapa da Ilha Rei George. A área tracejada corresponde a Baía do Almirantado, local de coleta dos espécimes utilizados no presente trabalho.
- B) Mapa da Baía do Almirantado, onde é possível observar a localização das enseadas Martel, Mackellar e Ezcurra, além da Península Keller, onde está localizada a Estação Antártica Comandante Ferraz (EACF).





Local de Estudo – Estação Antártica Comandante Ferraz (EACF)

- A) Foto da Estação Antártica Comandante Ferraz no verão 2002/2003. A EACF está instalada às margens da Enseada Martel, a 62°05' S e 58°23,5' W.
- B) Foto dos tanques de 1000 L do Módulo de Triagem da EACF.
- C) Foto dos tanques de 500 L do Módulo Aquário da EACF.
- D) Foto dos espécimes coletados e armazenados nos tanques do Módulo Aquário.



Material Biológico – Notothenia rossii Richardson, 1844

A) Notothenia rossii em vista lateral, segundo GON e HEEMSTRA (1990).

B) Exemplar adulto de N. rossii fotografado em um dos aquários da EACF.

C) Vista frontal de N. rossii.

D) Vista lateral de *N. rossii*.

E) Mapa de distribuição de N. rossii, segundo GON e HEEMSTRA (1990).







Métodos de Coleta dos Espécimes

- A) Bote inflável Zodiac, usado para o lançamento de redes de espera para captura dos exemplares de *N. rossii*.
- B) Rede de espera trimalha, tipo feiticeira, sendo lançada a partir de um bote inflável Zodiac.
- C) Lancha oceanográfica Skua, usada para a prática de pesca com linha e anzol.
- D) Coleta de espécimes usando linha de mão e anzol, a partir da lancha Skua.



Trato Digestório de Notothenia rossii Richardson, 1844

- A) Trato digestório exposto, após incisão na região abdominal. Notar o estômago bem desenvolvido, ocupando grande volume na cavidade celomática (*).
- B) Estômago e intestino de *N. rossii*. É possível observar o estômago (e), cecos pilóricos (cp) e as alças intestinais proximal (p), mediana (m) e distal (d).
- C) Divisão do intestino em seis regiões intestinais, segundo a metodologia empregada no presente trabalho: cecos pilóricos (cp), intestino médio proximal (mp), intestino médio mediano (mm), intestino médio distal (md), intestino posterior proximal (pp) e intestino posterior distal (pd).







FIGURA 7 Histologia do Trato Digestório

- A) Corte transversal do intestino médio de *N. rossii*. É possível observar as quatro principais camadas de tecido que constituem esse órgão: mucosa (mc), submucosa (sm) muscular (mm) serosa (s). Coloração: Hematoxina-Eosina (HE). Aumento de 100x.
- B) Detalhe das camadas mais externas de tecido do trato digestório de *N. rossii*. Nota-se a presença da serosa (**s**), camada muscular longitudinal externa (**le**), camada muscular circular interna (**ci**), submucosa (**sm**) e vasos sanguíneos (**vs**) na submucosa. Coloração em HE. Aumento de 200x.
- C) Detalhe da camada muscular. Nota-se que a serosa (S) cora-se intensamente em HE, sendo possível observar claramente as camadas longitudinal externa (le) e circular interna (ci) de tecido muscular. Coloração em HE. Aumento de 400x.



FIGURA 8 Histologia do Trato Digestório

- A) Corte transversal do intestino médio de *N. rossii*, sendo possível visualizar que a membrana basal (mb) é reativa ao PAS. Coloração em PAS. Aumento de 400x.
- B) Eletromicrografia do intestino posterior de *N. rossii*. É possível visualizar a lâmina basal (↓) adjacente a região basal do epitélio intestinal. Feixes de fibras do tecido conjuntivo frouxo da submucosa (*) são visualizadas em corte transversal. Aumento de 30.000x.
- C) Corte transversal do intestino médio corado em PAS. Notar a afinidade da submucosa (sm) pela coloração, sendo possível visualizar dois vasos sanguíneos (vs) calibrosos. Coloração em PAS. Aumento de 200x.
- D) Detalhe da submucosa (**sm**), sendo possível visualizar o tecido conjuntivo frouxo e a presença de vasos sanguíneos (**vs**). Coloração em HE. Aumento de 1.000x.



Histologia do Trato Digestório

- A) Corte transversal do intestino, sendo possível observar um gânglio do parassimpático (gp) entre as camadas musculares. A serosa (s) está bastante evidente e corou intensamente em PAS. Camadas musculares circular interna (ci) e longitudinal externa (le). Coloração em PAS. Aumento de 400x.
- B) Corte transversal, sendo possível observar a serosa (s) bastante evidente, e gânglios do parassimpático (gp) entre as camadas musculares interna (ci) e externa (le). Coloração em HE. Aumento de 200x.





FIGURA 10 Tipos Celulares da Mucosa Intestinal - Enterócitos

- A) Corte transversal de uma vilosidade intestinal, mostrando que os enterócitos (↓) constituem o tipo celular dominante no epitélio intestinal. A borda estriada (*) é visível na região apical dos enterócitos. Coloração em HE. Aumento de 200x.
- C) Eletromicrografia mostrando a região apical dos enterócitos dos cecos pilóricos de *N. rossii*, onde é possível observar as microvilosidades (*), complexos juncionais (←) e desmossomos (◄). Aumento de 25.000x.
- D) Corte transversal das microvilosidades dos enterócitos (*), em MET. Aumento de 100.000x



Tipos Celulares da Mucosa Intestinal – Células Caliciformes

- A) Célula caliciforme do intestino medio de *N. rossii*, evidenciada pela reação positiva ao PAS, devido à secreção de mucossubstância neutra. Aumento de 1.000x.
- B) Eletromicrografia de uma célula de muco do intestino médio de *N. rossii*, onde é possível observar a liberação de muco no epitélio intestinal, através de um poro (◄) na região apical da célula. Aumento de 5.000x.
- C) Secreção conjunta de mucossubstância ácida e neutra por células caliciformes do intestino posterior de *N. rossii*. Coloração em PAS/Alcian Blue pH 2,5. Aumento de 1.000x.
- D) Células caliciformes do intestino posterior de *N. rossii* secretando muco ácido, o que é evidenciado pela reação ao Alcian Blue pH 2,5. Aumento de 1.000x.



Tipos Celulares da Mucosa Intestinal Células com Grânulos em Bastonete (Rodlet Cells), Células Endócrinas e Linfócitos

- A) Célula com grânulos em bastonetes (rodlet cell) no epitélio intestinal (♥), vista em Microscopia Óptica. Coloração em HE. Aumento de 400x.
- B) Rodlet cell vista em MET. Notar a cápsula formada pelo citoplasma periférico espessado (▼). Aumento de 10.000x.
- C) Detalhe dos grânulos eletrondensos (◄) presentes na extremidade apical das rodlet cells. Aumento de 25.000x.
- D) Célula endócrina (↓) vista em MO, no epitélio intestinal do intestino médio de N.
 rossii. Coloração em HE. Aumento de 400x.
- E) Corte transversal de uma célula endócrina, vista em MET. Notar o grande número de grânulos eletrondensos (◄) presentes no citoplasma dessas células. Intestino médio de *N. rossii*. Aumento de 30.000x.
- F) Linfócitos (←) presentes entre as células do epitélio intestinal de *N. rossii*.
 Coloração em HE. Aumento de 400x.



Topografia dos Cecos Pilóricos

- A) Corte transversal dos cecos pilóricos de *N. rossii*, sendo possível observar as longas vilosidades (♥) e a delgada camada muscular (►) dessa região do intestino. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- B) Vilosidades dos cecos pilóricos vistas em MEV. Observar o padrão digitiforme alargado das vilosidades.
- C) Região apical de uma vilosidade, vista em MEV. Observar os dobramentos superficiais (▼) presentes nessas vilosidades.



FIGURA 14 Cecos Pilóricos – Enterócitos

- A) Corte transversal da mucosa intestinal dos cecos pilóricos de *N. rossii*. A borda estriada (*) dos enterócitos (◄) é bastante evidente em HE. Linfócitos (←) aparecem em vários níveis do epitélio. Coloração em HE. Aumento de 400x.
- B) Região apical das células absortivas (enterócitos) em MET. Observar as longas microvilosidades (▼) bastante retilíneas, e os complexos juncionais (←) e desmossomos (◄) presentes entre essas células. Aumento de 25.000x.
- C) Detalhe dos desmossomos (▼) presentes entre os enterócitos dos cecos pilóricos. Aumento de 100.000x.
- D) Corpúsculo multivesicular (▼) presente no citoplasma apical de uma célula absortiva dos cecos pilóricos, próximo a mitocôndrias alongadas (↓). Aumento de 60.000x.



Cecos Pilóricos – Células Endócrinas e Rodlet Cells

- A) Eletromicrografia de uma célula endócrina (ce) em corte transversal, com seus grânulos eletrondensos (◄) no citoplasma. Notar que ela está adjacente a um vaso sanguíneo (vs) e cercada de células absortivas (ca). Aumento de 20.000x.
- B) Eletromicrografia de um célula com grânulos em bastonete (gb), ou "rodlet cell", em corte longitudinal. Aumento de 10.000x.
- C) Corte transversal de uma célula com grânulos em bastonete (gb) em MET. Aumento de 20.000x.
- D) Corte longitudinal da região basal de uma célula com grânulos em bastonete (gb), onde está evidenciado seu núcleo (◄) e retículo endoplasmático (▼) bem desenvolvido. Aumento de 25.000x.


FIGURA 16 Cecos Pilóricos – Células Caliciformes

- A) Corte longitudinal de uma célula caliciforme do epitélio intestinal dos cecos pilóricos, em MET. Observa-se que o Golgi (◄) e REG (←) são bastante desenvolvidos, e a presença de grânulos fortemente eletrondensos (▼) no interior das vesículas de muco. Aumento de 12.000x.
- B) Corte transversal da região basal de uma célula de muco, onde é possível observar o REG (←) ao redor das vesículas de muco, além da presença de grânulos eletrondensos (▼) no interior dessas vesículas. Aumento de 15.000x.
- C) Corte transversal da região apical de uma célula de muco, mostrando vesículas de muco portando grânulos eletrondensos (▼) em seu interior. Aumento de 25.000x.
- D) Células caliciformes secretando mucossubstância ácida sulfatada no epitélio intestinal dos cecos pilóricos, evidenciadas pela reação positiva ao Alcian Blue pH 1,0. Aumento de 1.000x.
- E) Secreção simultânea de muco ácido e neutro nos cecos pilóricos, o que é evidenciado pela reação positiva a conjunção PAS/Alcian Blue pH 2,5.
 Aumento de 1.000x.



Topografia do Intestino Médio

- A) Corte transversal do intestino médio proximal de *N. rossii*, mostrando as vilosidades longas e pouco ramificadas dessa região do intestino. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- B) Vilosidades do intestino médio proximal, vistas em MEV. Notar o padrão de vilosidades altas e apresentando dobramentos na superfície.
- C) Vilosidades do intestino médio mediano de *N. rossii*, em corte transversal. Notar como as vilosidades diminuem de tamanho nessa região do intestino. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- D) Vilosidades do intestino médio mediano, em MEV. Notar que as vilosidades são mais alargadas, apresentando padrão foliáceo.
- E) Vilosidades do intestino médio distal, em corte transversal. Observa-se que as vilosidades apresentam mais ramificações nessa região do intestino. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- F) Vilosidades do intestino médio distal, em MEV. Observar que as vilosidades são menores, mais largas e bastante próximas umas das outras.



FIGURA 18 Intestino Médio – Enterócitos

- A) Corte transversal de uma vilosidade do intestino médio, onde é possível observar a borda estriada (→) bastante evidente. Coloração em HE. Aumento de 200x.
- B) Eletromicrografía da região apical de uma célula absortiva do intestino médio distal. É possível observar a trama terminal (▼) logo abaixo das microvilosidades (*), além de complexos juncionais (↓) e desmossomos (◄) na membrana dos enterócitos. Aumento de 50.000x.
- C) Enterócitos do intestino médio mediano em corte transversal, vistos em MET.
 Notar a presença de muitas mitocôndrias alongadas (♥) no citoplasma dessas células. Aumento de 25.000x.
- D) Corpúsculo multivesicular ($\mathbf{\nabla}$) visualizado no citoplasma subapical de um enterócito do intestino médio distal de *N. rossii*. Aumento de 80.000x.
- E) Partículas lipídicas (osmiofilicas) presentes no citoplasma subapical de enterócitos do intestino médio distal de *N. rossii*. Aumento de 80.000.



Intestino Médio – Células Caliciformes

- A) Corte longitudinal de uma célula caliciforme do intestino médio, em MET. Notar que a célula está secretando muco através de um poro na membrana (◄). Aumento de 5.000x.
- B) Região apical de uma célula caliciforme, onde ocorre secreção do muco para o epitélio intestinal, sobre as microvilosidades. Observa-se que grânulos eletrondensos (▼) são secretados junto com as vesículas contendo mucossubstâncias. Aumento de 30.000x.
- C) Detalhe de uma vesícula de muco de célula caliciforme, repleta de grânulos eletrondensos (▼) que serão secretados pela célula. Aumento de 80.000x.
- D) Células caliciformes do intestino médio proximal, coradas com a conjunção PAS/Alcian Blue pH 2,5. Notar a predominância de mucossubstância ácida nessas células. Aumento de 1.000x.
- E) Células caliciformes do intestino médio mediano apresentando forte reação ao Alcian Blue pH 2,5 evidenciando a secreção de mucossubstâncias ácidas. Aumento de 1.000x.
- F) Secreção de mucossubstância neutra por célula caliciforme do intestino médio distal. Coloração em Ácido Periódico-Reativo de Shiff (PAS). Aumento de 1.000x.



Topografia do Intestino Posterior

- A) Vilosidades longas e pouco ramificadas do intestino posterior proximal. Nota-se um espessamento da camada muscular nessa região do intestino, quando comparada ao intestino médio. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- B) Vilosidades do intestino posterior proximal, vistas em MEV. As vilosidades estão dispostas em lamelas e apresentam dobramentos superficiais nessa porção do intestino.
- C) Corte transversal do intestino posterior distal, onde se observa que as vilosidades são menores, mais espessas e apresentam algumas ramificações. Nota-se que a camada muscular também sofre um espessamento. Coloração em HE. Aumento de 40x.
- D) Vilosidades do intestino posterior distal, apresentando formas menores e mais espessas, mas com muitos sulcos na superfície quando analisadas em MEV.
- E) Corte transversal do intestino posterior distal, nas proximidades do esfíncter anal. Nota um espessamento evidente da camada muscular nessa porção do intestino, além da presença de enclaves de tecido muscular na submucosa, a muscular da mucosa (<). Coloração em HE. Aumento de 40x.
- F) Vilosidades do intestino posterior distal, próximo ao esfíncter anal. As vilosidades são menores e ainda mais espessas nessa porção intestino, além de apresentarem poucos sulcos na superfície.





Intestino Posterior – Enterócitos do Intestino Posterior Proximal

- A) Eletromicrografia dos epitélio do intestino posterior proximal, mostrando enterócitos que apresentam mitocôndrias (↓) no citoplasma. Material granular contendo partículas osmiofílicas (◄) está presente no citoplasma dessas células. Aumento de 8.000x.
- B) Detalhe da região apical das células absortivas do intestino posterior proximal, onde observa-se a interiorização de partículas lipídicas (◄) e a presença de corpúsculos multivesiculares (▼) no citoplasma subapical dessas células. Aumento de 25.000x.
- C) Vesícula de material granular fracamente eletrondenso contendo um par de partículas lipídicas (▼), no citoplasma de enterócito do intestino posterior proximal. Aumento de 25.000x.
- D) Corpúsculo multivesicular contendo uma partícula lipídica (♥), presente no citoplasma subapical de uma célula absortiva do intestino posterior proximal. Aumento de 60.000x.



Intestino Posterior – Enterócitos do Intestino Posterior Distal

- A) Enterócitos do intestino posterior distal, apresentando grande quantidade de mitocôndrias (←) no citoplasma subapical e borda em escova (*) com microvilosidades longas e retilíneas. Aumento de 8.000x.
- B) Eletromicrografia da região subapical do citoplasma dos enterócitos, mostrando a grande quantidade de mitocôndrias (←) e a presença de muitos corpúsculos multivesiculares (▼). Aumento de 10.000x.
- C) Detalhe da região apical dos enterócitos do intestino posterior distal. Observa-se a presença de muitos corpúsculos multivesiculares (▼) no citoplasma subapical dessas células. Aumento de 20.000x.
- D) Eletromicrografía da região apical dos enterócitos do intestino posterior distal, nas proximidades do esfíncter anal. Notar que a borda em escova apresenta microvilosidades menores (*) e ainda aparecem corpúsculos multivesiculares (◄) nessa porção do intestino. Aumento de 25.000x.



Intestino Posterior – Células Caliciformes

- A) Eletromicrografía de uma célula caliciforme do intestino posterior, em corte transversal. Notara grande quantidade de vesículas de muco (◄) presentes no citoplasma dessa célula. Aumento de 8.000x.
- B) Célula caliciforme do intestino posterior secretando muco no epitélio intestinal, através de um poro (♥) na região apical da célula. Aumento de 15.000x.
- C) Corte transversal do intestino posterior distal, nas proximidades do esfíncter anal. Notar a grande quantidade de células caliciformes presentes nessa porção do intestino. Coloração em PAS/Alcian Blue pH 2,5. Aumento de 100x.
- D) Células caliciformes secretando mucossubstância ácida, no epitélio do intestino posterior, evidenciadas pela forte reação positiva ao Alcian Blue pH 2,5. Aumento de 1.000x.
- E) Células caliciformes secretando mucossubstância ácida rica em grupamentos sulfatados, evidenciadas pela reação positiva ao Alcian Blue pH 1,0. Aumento de 1.000x.
- F) Secreção conjunta de mucossubstâncias ácida e neutra por células caliciformes do intestino posterior, evidenciada pela reação positiva a conjunção PAS/Alcian Blue pH 2,5. Aumento de 1.000x.



6. DISCUSSÃO

A morfologia do canal alimentar está intimamente relacionada com as características do alimento ingerido, bem como com os hábitos alimentares (OJEDA, 1986; SIRE e VERNIER, 1992; SCOCCO et al., 1997), podendo-se concluir que a dieta influencia o número e os tipos celulares específicos (KUPERMAN E KUS'MINA, 1994; MURRAY et al., 1996). Desse modo, *Notothenia rossii* exibe as principais características do trato digestivo de peixes carnívoros, como estômago bem desenvolvido e um intestino relativamente curto (KAPOOR et al., 1975). Em contraste, peixes herbívoros possuem intestinos muito mais longos, ultrapassando de duas a várias dezenas de vezes o comprimento do corpo (BOND, 1979).

A posição dos distintos segmentos gastrointestinais na cavidade peritonial configura o modelo de tubo digestivo (MOK, 1980). Segundo esse autor, o modelo padrão vem determinado pelo comprimento do intestino, que normalmente está relacionado com os hábitos alimentares, o volume e a forma da cavidade peritoneal, assim como por fatores filogenéticos. O intestino de *N. rossii* dobra-se em formato de "S" ou "zig-zag", um arranjo típico do intestino de peixes carnívoros (SUYEHIRO, 1942). Este arranjo está de acordo com o tipo B de MOK (1980), onde o tubo digestivo possui duas alças intestinais, e a alça proximal se dobra para a direita do esôfago. Essa conformação é considerada um padrão entre os nototenídeos (EASTMAN e DeVRIES, 1997a).

Embora os nototenídeos sejam ecologicamente diversos, pesquisas sobre os aspectos da anatomia e histologia do sistema digestivo destes peixes mostram pouca variação interespecífica (EASTMAN e DeVRIES, 1997). Segundo OJEDA (1986) há uniformidade de algumas características do canal alimentar (p. ex. a forma do estômago, comprimento do intestino e número de cecos pilóricos) em peixes antárticos, e o autor sugere que sejam adaptações comuns e exclusivas dessas espécies a suas dietas carnívoras similares.

Apesar de trabalhos anteriores revelarem certa homogeneidade no tubo digestivo dos nototenióides, no que diz respeito ao número de cecos pilóricos e ao comprimento relativo do estômago e intestino, bem como a histologia do canal alimentar (OJEDA, 1986; MATALLANAS, 1988; EASTMAN e DeVRIES, 1997a), no presente trabalho foi possível observar, histológica e ultraestruturalmente, sensíveis diferenças ao longo do canal alimentar da espécie de nototenídeo estudada.

O intestino dos teleósteos pode ser, de um modo geral, histofisiologicamente dividido em: segmento proximal, com células especializadas na absorção de lipídios; segmento médio, responsável pela absorção de proteínas; segmento distal, cuja função é a absorção de água e eletrólitos (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976, 1979; STROBAND e DEBRETS, 1979; STROBAND et al., 1979). Sendo assim, características estruturais específicas estão associadas com esses segmentos, principalmente em relação à mucosa intestinal (VERNIER, 1990).

A divisão do intestino adotada na metodologia do presente trabalho está de acordo com essa divisão histofisiológica, e nessas regiões foram observadas diferenças em relação à distribuição de células caliciformes, variações no tipo e intensidade de secreção das células de muco e diferenças na espessura das camadas muscular interna e mucosa, ao longo do intestino de *N. rossii*. Diferenças também foram encontradas entre outros nototenídeos, como *Notothenia neglecta* e *Trematomus newnesi* (VIANNA et al., 2000).

O número de cecos pilóricos no intestino de *N. rossii* é relativamente baixo (6-7) e a relação entre eles e o hábito alimentar da espécie ainda não está completamente esclarecida. A importância dos cecos pilóricos como um fator de aumento da superfície intestinal absortiva foi relatada por BERGOT et al. (1975) e, segundo BUDDINGTON e DIAMOND (1987), o desenvolvimento de cecos pilóricos é uma estratégia evolutiva para aumentar a superfície de absorção intestinal sem aumentar o comprimento do intestino. O complexo de vilosidades intestinais da mucosa nos cecos pilóricos e da porção anterior do intestino médio da espécie em questão, gerando um aumento da área superfícial pode auxiliar na mistura do alimento com os sucos hepático e pancreático, assim como com o muco secretado pelas células caliciformes. Assim, a existência de vilosidades grandes e numerosas, de longas microvilosidades na superfície dos enterócitos e a presença de mucossubstâncias neutras pode estar relacionada com uma possível função absortiva dessa porção do intestino, como já foi proposto por OJEDA (1986) e FANGE e GROVE (1979).

A mucosa intestinal é considerada de grande importância nos processos digestivo, absortivo e metabólico em teleósteos (KUPERMAN e KUS'MINA, 1994) e é composta pela camada epitelial e lâmina própria (HIBIYA, 1982; GRAU et al., 1992). O epitélio é

composto por células epiteliais colunares altas, chamadas de células absortivas ou enterócitos, entre os quais são encontradas células caliciformes (HIBIYA, 1982), as quais são morfológica e histologicamente comparáveis às encontradas nos mamíferos (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976). Além disso, tem sido demonstrada a presença de células com grânulos em bastonete ou "rodlet cells" (LEINO, 1974; MORRISON e ODENSE, 1978), linfócitos e células endócrinas (GRAU et al., 1992) entre as células epiteliais da mucosa intestinal.

Muitos linfócitos foram encontrados entre as células epiteliais da mucosa intestinal, sendo chamados de linfócitos intraepiteliais. Esses linfócitos provavelmente têm função regulatória, suprimindo a resposta do sistema imune para antígenos intestinais e induzindo simultaneamente uma resposta imune na lâmina própria (PABST, 1987). Assim, o grande número de linfócitos na mucosa intestinal de peixes sugere a existência de um sistema imune local, o mucoso (ROMBOUT et al., 1989).

As células com grânulos em bastonete ou "rodlet cells" estão presentes no epitélio de numerosos órgãos de teleósteos marinhos e de água doce. Análises da ultraestrutura dessas células demonstraram que elas possuem função secretora (MORRISON e ODENSE, 1978; LEINO, 1982; SMITH et al., 1995). Embora a microscopia eletrônica tenha mostrado que as células com grânulos em bastonete têm morfologia de células secretoras, pouco se sabe a respeito de sua função ou da composição de seus grânulos secretores. Estudos citoquímicos realizados por LEINO (1982) concluíram que um dos produtos dessas células é, provavelmente, uma glicoproteína neutra com afinidade pelo PAS, tal como foi observado no presente trabalho. Estudos ultraestruturais conduzidos por SMITH et al. (1995) mostraram que os grânulos contidos nessas células apresentaram uma região externa amorfa e centro fusiforme denso, e LEINO (1982) propõe que os grânulos das células com grânulos em bastonete são ricos em proteínas e carboidratos, provavelmente na forma de glicoproteínas neutras.

A presença de células endócrinas na mucosa intestinal de peixes teleósteos foi descrita por vários autores (READ e BURNSTOCK, 1968; ROMBOUT, 1977; NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1982; TAGLIAFIERRO et al., 1995). ELBAL et al. (1988) classificaram as células endócrinas do trato digestivo de *Mugil saliens* em nove tipos, de acordo com as características ultraestruturais de seus grânulos. Segundo sua

83

descrição, a célula endócrina encontrada com mais freqüência no intestino de *N. rossii*, caracterizada pela presença de grânulos secretores redondos, contendo uma região central densa ou um material fracamente granular no seu interior poderia estar relacionada com a célula endócrina do tipo IX, encontrada entre as células epiteliais dos cecos pilóricos e intestino médio de *M. saliens*. TAGLIAFIERRO et al. (1995) detectaram histoquimicamente a presença de substâncias bioativas, chamadas de peptídeos regulatórios, nas células endócrinas e nos elementos nervosos. Seus estudos sugerem que essas substâncias controlam a absorção, secreção, motilidade e fluxo sanguíneo no trato gastrointestinal. Os seus resultados mostraram também que os peptídeos regulatórios são estruturalmente similares ou idênticos aos dos mamíferos. No entanto, foram observadas diferenças na presença, distribuição e localização dos peptídeos regulatórios entre peixes antárticos e outros teleósteos. O significado dessas diferenças ainda é difícil de ser compreendido.

A ocorrência de células caliciformes é uma característica comum do trato digestivo de teleósteos (KAPOOR et al., 1975). A abundância dessas células, bem como seus produtos de secreção podem variar dependendo das condições ambientais (BURKHARDT-HOLM et al., 1989). Diferentes mucossubstâncias têm sido correlacionadas com as funções digestivas. A presença de mucossubstâncias ácidas, secretadas pelas células caliciformes, indica uma função secretória para o epitélio intestinal. Além disso, as mucossubstâncias ácidas ricas em grupamentos sulfatados são inibidoras das proteases pépticas, previnem infecções bacterianas e protegem as mucosas de ações mecânicas que possam sofrer (ULIBARRIE, 1982). Mucossubstâncias neutras combinadas com fosfatase alcalina estão envolvidas na digestão e emulsificação do alimento ao quimo (CLARKE e WITCOMB, 1980). Além disso, mucossubstâncias também podem prover cofatores requeridos para a quebra enzimática do alimento (ANDERSON, 1986) e ajudar na liberação de energia (ATP), essencial para uma efetiva absorção e para a ação das enzimas (ULIBARRIE, 1982). Segundo SINHA (1975), as espécies exclusivamente herbívoras possuem mais células caliciformes que as espécies carnívoras. Além disso, é possível que não somente a quantidade, mas também a composição química do muco possa refletir a natureza do alimento ingerido (BURKHARDT-HOLM et al., 1989). Essa possivelmente seria uma explicação para as diferenças no tipo e na intensidade de secreção de muco observadas nas células caliciformes, ao longo do intestino médio e posterior de *N. rossii*.

Foi observado um aumento gradual no número de células caliciformes em direção ao reto. Esse aumento já foi descrito anteriormente para outros teleósteos (GRAU et al., 1992; MURRAY et al., 1996). O maior número de células caliciformes no reto pode implicar na necessidade de aumento de proteção para a mucosa e sua lubrificação para a expulsão do bolo fecal (GRAU et al., 1992; MURRAY et al., 1996).

O enterócito é o tipo celular dominante no epitélio intestinal. O núcleo está localizado na região central ou ligeiramente basal da célula, e sua estrutura é relativamente constante ao longo do intestino (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976). Na superfície livre, voltada para o lúmen intestinal, são encontradas microvilosidades que formam a chamada borda estriada dos enterócitos (HIBIYA, 1982). Sabe-se que as microvilosidades aumentam a superfície digestiva e de transporte dos enterócitos e são a base estrutural dos processos de digestão (KUPERMAN e KUS'MINA, 1994).

O aspecto ultraestrutural dos enterócitos ao longo do intestino médio e posterior de *N. rossii* é o de células que absorvem intensamente, devido à presença de longas microvilosidades e processo ativo de endocitose observado na base dessas estruturas, além da rede túbulo-vesicular subapical, podendo-se dizer que essas células possuem todos os meios estruturais e requisitos morfológicos necessários para absorver e transportar macromoléculas (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996). A borda estriada, na espécie estudada, apresenta reação positiva ao Ácido Periódico-Reativo de Schiff (PAS), o que evidencia a grande quantidade de mucopolissacarídeos presentes no glicocálix dessas células (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976). Estudos mostraram que essas células podem variar em tamanho, dependendo da região do intestino em que se encontram (GRAU et al., 1992). Esse fato se reflete na variação da espessura da mucosa intestinal ao longo do intestino, tal como foi observado no presente trabalho.

De acordo com trabalhos anteriores (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976, 1979; MURRAY et al., 1996), após a hidrólise intraluminal, os lipídios alimentares podem aparecer nos enterócitos como dois tipos de inclusões: partículas lipídicas e gotículas lipídicas. As observações ultraestruturais indicam que as partículas lipídicas são a principal forma de transporte da gordura alimentar em peixes, e que elas desempenham o mesmo papel que os quilomícrons em mamíferos. NOAILLAC-DEPEYRE e GAS (1976) sugerem que os lipídios da dieta são hidrolizados por lipases pancreáticas no lúmen intestinal em ácidos graxos livres e monoglicerídeos, os quais são combinados com sais biliares para formar micelas que, dessa forma, atravessam a membrana plasmática apical das células absortivas.

Os lipídios absorvidos podem ser encontrados no citoplasma dos enterócitos sob a forma de partículas osmiofilicas, no interior de vesículas (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996). A osmiofilia deve-se à ligação do ósmio com ácidos graxos insaturados, gerando partículas eletrodensas. As partículas lipídicas são caracteristicamente encontradas no interior de vesículas, como resultado da interiorização no citoplasma apical dos enterócitos, entre as microvilosidades. Em MET é possível visualizar que cada vesícula contém uma partícula, raramente sendo encontradas duas partículas lipídicas por vesícula (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996). Tais partículas foram observadas ao longo de todo o intestino médio e posterior. A função de absorção de gorduras pode ser sugerida, devido à presença de vesículas contendo material eletrodenso, possivelmente monoglicerídeos e ácidos graxos, no citoplasma apical e supranuclear dos enterócitos do intestino médio e posterior.

A absorção de gorduras ao longo de praticamente todo o intestino se justifica pelo fato que, mais ainda que em peixes temperados e tropicais, a gordura tem um papel central no metabolismo energético, respiratório e até mesmo no comportamento de peixes antárticos. Nesses animais, os lipídios são o combustível primário do metabolismo, implicando intensa oxidação de ácidos graxos (CROCKETT e SIDELL, 1990; SIDELL, 1991). Verificou-se que peixes aclimatados a condições que simulam o verão austral acumulam grande quantidade de triglicerídeos no figado (JOHNSTON e BATTRAM, 1993). Observou-se também que os músculos aeróbicos dos nototenídeos utilizam o metabolismo lipídico em grande escala (JOHNSTON e HARRISON, 1985).

O intestino de *N. rossii*, ao apresentar capacidade de absorção de lipídios em grande extensão de seu comprimento, está de acordo com a preferência dos peixes antárticos pelo metabolismo de gorduras, o que revela que o sistema digestório dessa espécie sofreu uma adaptação evolutiva que o habilita a absorver gorduras de forma bastante eficiente, inclusive em regiões intestinais que peixes de climas mais quentes não empregam para a

absorção desses nutrientes. Provavelmente, o fato de poderem absorver gorduras com mais eficiência que os outros peixes tenha sido um dos fatores que favoreceu os nototenióides em sua adaptação ao ambiente permanentemente frio (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996). Tais dados estão de acordo com os resultados de HERNANDEZ-BLAZQUEZ (1996) e VIANNA et al. (2000) em relação à absorção de gorduras no intestino de *Notothenia neglecta*, espécie bastante próxima a *Notothenia rossii*.

As proteínas alimentares estão sujeitas à ação de secreções gástricas e pancreáticas, sofrendo hidrólise no lúmen do trato digestivo e fornecendo aminoácidos e dipeptídeos que serão absorvidos por células intestinais especializadas através de pinocitose, na membrana das microvilosidades (SIRE e VERNIER, 1992). Entretanto, alguns peptídeos são absorvidos e decompostos no interior da célula, o que parece estar relacionado com a falta de digestão extracelular completa. Dessa forma, a ultraestrutura dos enterócitos que desempenham a função de absorver proteínas revela que essas células possuem um sistema túbulo vesicular de transporte e numerosos lisossomos de tamanho variável (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1976, 1979; EZEASOR e STOKOE, 1981; STROBAND e VAN DER VEEN, 1981; NACHI, 1993).

A absorção de proteínas se dá através de pequenas vesículas globulares, que se formam na superficie basal e lateral das microvilosidades. Essas vesículas sofrem pinocitose, se desprendem e formam os corpúsculos multivesiculares (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996). ROMBOUT et al. (1989) e GEORGOPOULOU et al. (1985) consideram que esses corpúsculos são fagolisossomos, devido à presença de hidrolases ácidas no seu interior. HERNANDEZ-BLAZQUEZ (1996) constatou que esses corpúsculos podem se fundir a lisossomos, formando os fagolisossomos. Em *Notothenia rossii*, os corpúsculos multivesiculares são provavelmente vesículas formadas pela captura de moléculas protéicas nas microvilosidades, através de pinocitose. A presença de corpúsculos multivesiculares foi constatada nos cecos pilóricos e ao longo de todo o intestino médio e posterior, inclusive nas proximidades do esfíncter anal. Houve um aumento significativo na quantidade de corpúsculos multivesiculares nas células absortivas do intestino posterior distal, o que sugere a reabsorção de moléculas nas proximidades do esfíncter anal de *Notothenia rossii*.

Dois grupos de moléculas podem ser supostamente reabsorvidas na porção final do intestino posterior de Notothenia rossii. O primeiro grupo são as enzimas secretadas pelo pâncreas, estômago e intestino ao alimento. O processo de reabsorção de suas próprias enzimas foi sugerido por HOFER (1982) em peixes, e a recirculação de enzimas pancreáticas através do epitélio intestinal de mamíferos foi ressaltada por DIAMOND (1976). O outro grupo de substâncias são os peptídeos anticongelantes, que estão presentes em grande quantidade exclusivamente no intestino de peixes antárticos. Para evitar o congelamento do fluido intestinal, os peixes secretam o anticongelantes junto com a bile. Tais glicopeptídeos não são digeridos e tampouco reabsorvidos ao longo de seu trajeto no trato intestinal, sendo que sua concentração relativa aumenta no conteúdo do intestino à medida que a água, sais e nutrientes são retirados (O'GRADY et al., 1982). A concentração de anticongelantes no reto dos peixes foi comprovada pela constatação de que o fluido intestinal coletado nesse segmento se congela a -2,2 °C, uma temperatura inferior a do ambiente (DeVRIES, 1988). Para este autor, a perda de glicopeptídeos anticongelantes pelo reto seria energeticamente dispendiosa, em vista das reduzidas taxas metabólicas em baixas temperaturas e seria indispensável para evitar o congelamento do conteúdo intestinal. O reto também é o único local do intestino onde essa reabsorção pode ocorrer sem que o nível de anticongelantes desça a níveis muitos baixos ou perigosos (HERNANDEZ-BLAZQUEZ, 1996).

A mucosa do intestino posterior de *N. rossii*, profundamente pregueada e altamente vascularizada sugere transporte ativo através da mucosa, indicando a entrada pinocítica de proteínas exógenas pelo epitélio retal. Esse processo provavelmente aumenta a eficiência da digestão protéica quando o esvaziamento gástrico é muito freqüente para a completa hidrólise no estômago (EZEASOR e STOKOE, 1981). Nesse caso, a pinocitose retal completaria a função do estômago, o que seria importante no caso de *N. rossii*, espécie que se alimenta de grandes quantidades de alimento ou de presas ingeridas inteiras, especialmente durante o verão austral.

A absorção de lipídeos e proteínas ao longo de praticamente todo o intestino médio e intestino posterior está em concordância com os resultados das análises de conteúdo estomacal dos indivíduos utilizados neste trabalho, pois ficou demonstrada a grande quantidade e variedade de presas ingeridas, dieta rica em proteínas e gorduras consumida principalmente durante o verão austral.

Sugere-se que essa capacidade absortiva esteja também relacionada com o crescimento dos indivíduos, já que os exemplares de *N. rossii* utilizados no presente trabalho tinham parâmetros de comprimento que correspondiam ao estágio juvenil de desenvolvimento, segundo GON e HEEMSTRA (1990). GUILLAME (1987) mostrou que a porcentagem diária de proteína alimentar necessária para assegurar o crescimento ótimo é alta. Assim como os lipídios, as proteínas da alimentação são usadas para suprir as necessidades basais de energia em preferência à glicose nos processos metabólicos envolvidos com o crescimento, o qual é contínuo nos teleósteos (SIRE e VERNIER, 1992). As proteínas alimentares são ingeridas principalmente durante o verão austral, já que BURCHETT (1983a) concluiu que exemplares de *Notothenia rossii* comem menos durante os meses de inverno, mesmo que as presas permaneçam abundantes.

Essa alternância entre alimentação, reprodução e crescimento deve-se, principalmente, às baixas taxas metabólicas e ao baixo nível de energia metabólica disponível para ser despedida nessas atividades. Assim, JOHNSTON e BATTRAM (1993) consideram que com o desenvolvimento das gônadas durante o inverno, o teto do poder metabólico disponível logo é atingido, resultando na redistribuição de energia, que antes era empregada na busca de alimentos, para a reprodução.

Alguns autores consideram que lipídios, carboidratos e proteínas em larvas de teleósteos são digeridos no lúmen intestinal e absorvidos no intestino médio e, até mesmo, no intestino posterior. Foi demonstrado por vários autores que o segundo segmento do intestino médio, assim como o intestino posterior, de algumas espécies de teleósteos sem estômago podem absorver macromoléculas (GAUTHIER e LANDIS, 1972; NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1973, 1976; ROMBOUT, 1977; STROBAND e VAN DER VEEN, 1981). Essa capacidade pode ser extendida para teleósteos adultos com um estômago diferenciado (NOAILLAC-DEPEYRE e GAS, 1979, 1983; STROBAND e KROON, 1981; GEORGOPOULOU et al., 1985).

Pode-se sugerir que *N. rossii*, considerada uma espécie generalista, está melhor adaptada às condições de variação sazonal da disponibilidade de alimento, reduzindo a competição principalmente entre as espécies que utilizam a mesma fonte quando o alimento

89

usual é escasso. O aspecto de grande adaptabilidade de hábitos alimentares às condições locais de alimentação também foi sugerido por LINKOWSKI et al. (1983), FANTA (1998) e FANTA e MEYER (1998). A mudança de hábitos alimentares ao longo do ciclo de vida também pode contribuir para diminuir a competição interespecífica, entre indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento.

A fim de coexistirem, é necessário reduzir a sobreposição através da partição dos recursos ou pela segregação do habitat (LAMMENS et al., 1987). Mudanças ontogenéticas no habitat e dieta, nas quais os peixes que utilizavam recursos alimentares planctônicos passam a utilizar recursos bentônicos e epibentônicos podem indicar algum partilhamento da coluna d'água (GUNN e MILWARD, 1985) e podem estar relacionadas com alterações na morfologia (LAMMENS et al., 1987). À medida que o peixe cresce, sua capacidade de captura, manuseio e ingestão de presas móveis aumenta, permitindo uma variabilidade adicional na dieta (KEENLEYSIDE, 1979). A rápida seleção através de mudanças nos caracteres morfológicos certamente é possível em ambientes rigorosos (BOAG e GRANT, 1981).

O reto dessa espécie apresentou um espessamento da camada muscular, o que tem sido correlacionado com o armazenamento temporário e expulsão do material fecal nessa área (GRAU et al., 1992; VIANNA et al., 2000). A muscular da mucosa, presente no reto de *N. rossii* entre as fibras do tecido conjuntivo frouxo da submucosa, provavelmente funcione como um suporte extra da parede intestinal, sendo uma adaptação à capacidade que essa espécie tem de ingerir quantidades grandes e irregulares de alimento. Segundo VIANNA et al. (2000) ela aumenta a motilidade intestinal e facilita a expulsão das fezes. O fato de *N. rossii* apresentar uma camada muscular relativamente espessa ao longo do intestino pode ser uma adaptação morfológica a grande quantidade e variabilidade de presas ingeridas, de modo a facilitar a movimentação do bolo alimentar no trato digestório.

Analisando-se os resultados obtidos pode-se propor que o hábito alimentar é um dos fatores mais importantes que afetam a evolução dos órgãos do sistema digestivo. A porção anterior do trato digestivo é particularmente afetada pela dieta consumida e, por outro lado, o intestino médio recebe o alimento significativamente digerido e difere basicamente em composição química e volume (KOROVINA et al., 1991). Sugere-se que as características morfológicas e funcionais observadas ao longo dos segmentos intestinais possam estar

relacionadas aos hábitos alimentares e ao metabolismo energético; assim, a morfologia funcional do sistema digestório pode refletir uma utilização diferenciada dos itens alimentares em espécies ecologicamente distintas, ou uma utilização diferenciada dos nutrientes alimentares entre indivíduos da mesma espécie, porém em diferentes fases de desenvolvimento e ao longo das estações do ano.

7. CONCLUSÕES

- Notothenia rossii exibe as principais características do trato digestório de peixes carnívoros, como um estômago bem desenvolvido e um intestino relativamente curto.
- O intestino de *Notothenia rossii* dobra-se na cavidade peritoneal em formato de "S" ou "zig-zag", um arranjo típico de intestino de peixes carnívoros, considerado padrão entre os nototenídeos.
- O intestino da espécie estudada é constituído por quatro camadas de tecido: mucosa, submucosa, muscular e serosa.
- O epitélio da mucosa intestinal é composto basicamente por cinco tipos celulares: enterócitos, células caliciformes, células com grânulos em bastonete, células endócrinas e linfócitos.
- 5. As células caliciformes secretam, ao longo de toda a extensão do intestino, mucossubstâncias neutras, ácidas e ácidas ricas em grupamentos sulfatados.
- 6. A absorção de proteínas é sugerida ao longo dos cecos pilóricos, intestino médio e intestino posterior, na forma de corpúsculos multivesiculares encontrados no citoplasma subapical das células absortivas.
- A absorção de lipídeos é sugerida ao longo do intestino médio e intestino posterior proximal, na forma de vesículas contendo partículas lipídicas, encontradas no citoplasma subapical das células absortivas.

- A proporção do intestino do peixe antártico *Notothenia rossii* que supostamente possui a capacidade de absorver lipídeos e proteínas é comparativamente maior do que a de teleósteos temperados e tropicais.
- A capacidade absortiva observada em *Notothenia rossii* provavelmente decorre de um processo de adaptação evolutiva ao ambiente permanentemente frio e a sazonalidade do ambiente antártico.
- 10. A camada muscular desenvolvida, a presença da camada muscular da mucosa no intestino posterior distal e a complexa topografia da mucosa ao longo do intestino de *N. rossii* podem estar relacionadas com adaptações do trato digestório à capacidade dessa espécie de ingerir grande quantidade e variedade de itens alimentares.
- 11. As características morfológicas e ultraestruturais observadas ao longo do intestino de Notothenia rossii podem estar relacionadas com fatores como o metabolismo energético e os hábitos alimentares da espécie, que decorrem de fatores ambientais determinantes como as variações sazonais na luminosidade, temperatura e produção primária no Oceano Austral.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, R. M. Functional design in fishes. London: Hutchinson Univ. Lib. P. 89-114, 1970.
- AMUNDSEN, P. Habitat and food segregation of two sympatric populations of whitefish (*Corenus lavaretus*) in Stuorajavri, Northern Norway. Nord. J. Freshw. Res., Drottningholm, v. 64, p. 67-73, 1988.
- ANDERSON, T. A. Histological and cytological structure of the gastrointestinal tract of the luderick, *Girella tricuspidata*, in relation to diet. J. Morphol., New York, v. 190, p. 109-119, 1986.
- ANDERSON, J. B. The Antarctic continental shelf: results from marine geological and geophysical investigations. In: TINGEY, R. J. The geology of Antarctica. Oxford: Oxford University Press, 1991. p. 285-334.
- BARRERA-ORO, E. R.; CASAUX, R. J. Feeding selectivity in *Notothenia neglecta* from Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. Antarct. Sci., Oxford, v. 2, n. 3, p. 207-213, 1990.
- BAUERMEISTER, A. E. M.; PIRIE, B. S. S.; SARGENT, J. R. Na electron microscopic study of lipid absorption in the piloric caeca of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fed wax esters rich zooplankton. Cell Tissue Res. v. 200, p. 475-486, 1979.
- BEÇAK, W. Y.; VANRELL, J. P. Técnicas de citologia e histologia. São Paulo: Nobel, 1970. 470 p.

- BERGOT, P.; SOLARI, A.; LUQUET, P. Comparasion des surfaces absorbantes des caeca pyloriquess et de l'intestin chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnierii*, Rich.). Annales de Hydrobiologie, v. 6, p. 27-43, 1975.
- BOAG, P. T.; GRANT, P. R. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. Science (Wash. D. C.), Washington, D. C., v. 214, p 82-85, 1981.
- BRYAN, P. G. Food habits, finctional digestive morphology and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces, Siganidae) on Guam. Pac. Sci., Honolulu, v. 29, p. 269-277, 1975.
- BUCHERL, W. Técnica Microscópica. São Paulo: Polígono, 1962. 164 p.
- BUDDINGTON, R. K.; DIAMOND, J. M. Pyloric caeca of fish: a "new" absortive organ.Am. J. Physiol., Bethesca, v. 252, n. 15, p. G65-G76, 1987.
- BURCHETT, M. S. Age and growth of the antarctic fish *Notothenia rossii* from South Georgia. **Br. Antarct. Surv. Bull.**, Cambridge, v. 60, p. 45-61, 1983a.
- BURCHETT, M. S. Food, feeding and behavior of *Notothenia rossii marmorata* nearshore at South Georgia. **Br. Antarct. Surv. Bull.** Cambridge, v. 61, p.45-51, 1983b.
- BURKHARDT-HOLM, P.; SCHUMACHER, U.; WELSCH, U.; STORCH, V.
 Carbohydrate-histochemistry of the intestine of teleosts with different dietary habits.
 Z. Mikrosk. Anat. Forsh., Leipzig, v. 103, n. 3, p. 476-494, 1989.
- CARVALHO, F. M. alimentação do Mapará (*Hypophthalmus edentatus* Spix, 1829) do lago do Castanho, Amazonas (Siluriformes, Hypophthalmidae). Acta Amazônica, Manaus, v. 10, n. 3, p. 545-555, 1980.

- CASAUX, R. J.; MAZZOTA, A. S.; BARRERA-ORO, E. R. Seasonal aspects of the biology and diet of nearshore nototheniid fish at Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. Polar Biol., Berlin, v. 11, p. 63-72, 1990.
- CHAO, L. N.; MUSICK, J. A. Life history, feeding habits and functional morphology of juvenile scianidae fishes in the York River Estuary, Virginia. U. S. Fish. Bull., v. 75, p. 657-702, 1977.
- CLARKE, A. J.; WITCOMB, D. M. A study of histology and morphology of the digestive tract of the commom ell (*Anguilla anguilla*). J. Fish Biol., London, v. 16, p. 159-170, 1980.
- CLARK, G. (Ed). Staining procedures. 4. ed. Baltimore: Willians & Wilkins, 1981. 512 p.
- CLARKE, A. Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. Oceanogr. Mar. Biol. Anuu. Rev., Winchester, v. 21, p. 341-453, 1983.
- CLARKE, A. Seasonality in the antarctic marine. **Comp. Biochem. Physiol.**, Oxon, v. 90b, n. 3, p 461-473, 1988.
- CLARKE, A. J.; NORTH, A. W. Is the growth of polar fish limited by temperature? In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. Biology of Antartic Fish. Berlim: Springer-Verlag, 1991. p. 54-69.
- COWEY, C. B.; SARGENT, J. R. Lipid nutrition in fish. **Comp. Biochem. Physiol.** v. 578, p. 269-273, 1977.
- CROCKETT, E. L.; SIDELL, B. D. Some pathways of energy metabolism are cold adapted in antarctic fishes. **Physiol. Zool.** V. 63, p. 472-488, 1990.

- CULLING, C. F. A.; ALLISON, R. T.; BARR, W. T. Cellular pathology technique. 4. ed. London: Butterworth, 1985. 642 p.
- CUSHISNG, D. H. Marine ecology and fisheries. Cambridge: Camb. Univ. Press, 1975. 278 pp.
- DANIELS, R. A. Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish. Bull.U. S. V. 80, p. 575-588, 1982.
- DAYTON, P. K.; ROBILLIARD, G. A.; PAINE, R. T. Benthic faunal zonation as a result of anchor ice at McMurdo Sound, Antarctica. In: HOLDGATE, M. W. Antarctic Ecology. London: Academic Press, 1970. p. 244-258.
- DELBEEK, J. C.; WILLIANS, D. D. Morphological differences among females of four species of stickleback (Gasterosteidae) from New Brunswick and their possible ecological significance. Can. J. Zool., Ottawa, v. 65, p. 289-295, 1987.
- DE VRIES, A. L. The role of antifreeze glycopeptides in the freezing avoidance of Antarctic fishes. **Comp. Biochem. Physiol.**, Oxon, v. 90A, p. 611-621, 1988.
- DE WITT, H. Coastal and deep-water benthic fishes of the Antarctic. In: BUSHNELL, V.C. Antarctic Map Folio Series, Folio 15, New York: American Geographical Society, 1971. p. 1-10.
- DIAMOND, J. M. Reabsorption of digestive enzimes: playing with poison. **Nature**, v. 211, p. 111-112, 1976.
- DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. **Biology of Antarctic Fish.** Berlim: Springer-Verlag. 1991. 292 p.

- DUHAMEL, G. Biology and population dynamics of *Notothenia rossii* from the Kerguelen Islands (Indian Sector of Southern Ocean). Polar Biol., Berlin, v. 1, p. 141-151, 1982.
- DUHAMEL, G.; HUREAU, J. C. The role of zooplankton in the diets of certain subantarctic marine fish. In: SIEGFRIEF, W. R.; CONDY, P. R.; LAWS, R. M. Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Berlim: Springer-Verlag, 1985. p. 421-429.
- DZHUMALYEV, M. K. The structure of the epithelium in fishes from different taxonomic groups. **Biol. Nauki.**, Kazakh, v. 1, p. 65-75, 1982.
- EASTMAN, J. T. The evolution of neutrally buoant notothenioid fishes: their specializations and potencial interactions in the antarctic marine food web. In: SIEGFRIEF, R. W.; CONDY, P. R. & LAWS, R. M. Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Berlim: Springer-Verlag, 1985, p. 430-436.
- EASTMAN, J. T.; GRANDE, L. Evolution of the antarctic fish fauna with emphasis on the recent notothenioids. In: CRAME, J. A. Origins and eovolution of the antarctic biota. Geol. Soc. Spec. Publ. v. 47, 1989. p. 241-252.
- EASTMAN, J. T. Evolution and diversification of antarctic notothenioid fishes. Am. Zool., Lawrence, v. 31, n. 1, p. 93-109, 1991.
- EASTMAN, J. T. Antarctic Fish Biology: Evolution in a Unique Environment. London: Academic Press, 1993. 322 p.
- EASTMAN, J. T.; DeVRIES, A. L. Morphology of the digestive system of antarctic nototheniid fishes. **Polar Biol.**, Berlin, v.17, p. 1-13, 1997a.

- EASTMAN, J. T.; DeVRIES, A. L. Buoyancy studies of notothenioid fishes in McMurdo Sound, Antarctica. **Copeia**, Carbondale, v. 2, p. 385-393, 1997b.
- EGGINTON, S.; SIDELL, B. D. Thermal aclimation induces adaptive changes in subcellular structure of fish skeletal muscle. **Am. J. Physiol.**, v. 256, 1989.
- EGGOLD, B. T.; MOTTA, P. J. Ontogenetic dietary shifts and morphological correlates in striped mullet, *Mugil cephalus*. Environ. Bil. of Fish., Dordrecht, v. 34, p. 139-158, 1992.
- EKAU, W. Demersal fish fauna of the Weddell Sea, Antarctica. Antarct. Sci., Oxford, v. 2, p. 129-137, 1990.
- EKAU, W. Morphological Adaptations and Mode of Life in High Antarctic Fish. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. Biology of Antarctic Fish. Berlim: Springer-Verlag, 1991. p; 23-39.
- ELBAL, M. T.; LOZANO, M. T.; AGULLEIRO, B. The endocrine cells in the gut of *Mugil saliens* Risso, 1810 (Teleostei): an immunocytochemical and ultrastructural study. Gen. Comp. Endocrinol., Orlando, v. 70, n. 2, p. 231-246, 1988.
- EVERSON, I. The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. Br. Antarct. Surv. Bull., Cambridge, v. 23, p. 25-50, 1970.
- EVERSON, I. The living resourses of the Southern Ocean. FAO/UN Development Programme, 1977. GLO/SO/77/1, 156p.
- EVERSON, I. Fish Biology. In: LAWS, R. M. Antarctic Ecology. London: Academic Press, 1984. v. 2, p. 491-532.
- EZEASOR, D. N.; STOKOE, W. M. Light and electron microscopic studies on the absortive cells of the intestine, caeca, and rectum of the adult rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Fish Biol., London, v. 18, p. 527-544, 1981.
- FANGE, R.; GROVE, D. Digestion. In: HOAR, W. S.; RANDALL, D. J.; BRETT, J. R.Fish Physiology. London: Academic Press, v. III, p. 161-260, 1979.
- FANTA, E.; MEYER, A. A.; GROTZNER, S. R.; LUVIZOTTO, M. F. Comparative study on feeding strategy and activity patterns of two Antarctic fish: *Trematomus newnesi* Boulenger, 1902 and *Gobionotothen gibberifrons* Lonnberg, 1905 (Pisces, Nototheniidae) under diferent light conditions. Tokyo: Antarct. Rec., Tokio, v. 38, n. 1, p. 13-29, 1994.
- FANTA, E. Laboratory tests on feeding interactions of some Antarctic fish from Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands). **Polish Polar Res.**, 1998.
- FANTA, E.; MEYER, A. A. Behavioural strategies for feeding of the Antarctic fishes Notothenia neglecta, Notothenia coriiceps, Trematomus bernachii, Pagothenia borchgrewinki, Lepidonotothen nudifrons and Pleuragrama antarctica (Pisces, Nototheniidae). Nankioku Shiriô (Antarctic Record), Tokio, 1998.
- FOSTER, T. D. The marine environment. In: LAWS, R. M. Antarctic Ecology. London: Academic Press, 1984. v. 2, p. 345-371.
- FISHER, W.; HUREAU, J.C. (Eds). FAO Species identification sheets for fishery purposes: Southern Ocean. Food and Agriculture Organization of United Nations. Rome, 1985. v. 2.
- GAUTHIER, G. G.; LANDIS, S. C. The relationship of ultrastructural and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine. **Anat. Rec.**, v. 172, p. 675-701, 1972.

- GEORGOPOULOU, U.; SIRE, M. F.; VERNIER, J. M. Macromolecular absorption of proteins by epithelial cells of the posterior intestine segment and their intracellular digestion in the rainbow trout. Ultrastructural and biochemical study. Biol. Cell., New York, v. 53, p. 269-282, 1985.
- GON, O. & P. C. HEEMSTRA. Fishes of the Southern Ocean. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, 1990. 462 pp.
- GRAVITOL, A. D.; MENIN, E. Anatomia comparativa da cavidade bucofaringeana de Astyanax fasciatus (Cuvier, 1819) e Triportheus guenteri (Garman, 1890). Ver. Ceres., Viçosa, v. 39, n. 226, p. 564-583, 1992.
- GRAU, A.; CRESPO, S.; SARAQUESTE, M. C.; GONZÁLEZ de CANALES, M. L. The digestive tract of the amberjack *Seriola dumerili*, Risso: a light and scanning electron microscope study. J. Fish. Biol., London, v. 41, p. 287-303, 1992.
- GROHSLER, T. Feeding habits as indicators of ecological niches: investigations of Antarctic fish conducted near Elephant Island in late autumn/winter 1986. Arch. Fish. Mar. Res., Stuttgart, v. 42, n. 1, 1994.
- GROSSMAN, G. D. Food resourse partioning in a rocky interdidal fish assemblage. J. Zool. (Lond.), Oxford, v. 1, p. 317-355, 1986.
- GUILLAUME, J. C. Nutrition des poisson marins: données et tendances recentes. Océanis., v. 13, p. 89-104, 1987.
- GUINEA, J.; FERNANDEZ, F. Morphological and biometrical study of the gill rakers in fouur species of mullet. Journal of Fish Biology, v. 41, p. 381-397, 1992.

- GUNN, J. S.; MILWARD, N. E. The food, feeding habits and feeding structures of the whiting species Sillago sihama (Forsskal) and Sillago analis Whitley from Townsville, North Queensland, Australia. J. Fish. Biol. V. 26, p. 411-427, 1985.
- HERNANDEZ-BLAZQUEZ, F. J. Absorção de lipídios e proteínas no intestino do peixe antártico Notothenia neglecta: ultraestrutura. São Paulo, 1996. 123 p. Tese (Professor Livre-Docente). Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo.
- HIBIYA, T. An Atlas of Fish Histology: Normal and Patological Features. Tokio: Kodansha Ltd., 147pp, 1982.
- HOFER, R. Protein digestion and proteolytic activity in the digestive tract of an omnivorus cyprinid. **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 72A, p. 55-63, 1982.
- HUBOLD, G. Krill e peixes nos ecossistemas antárticos. Jornal do IOUSP. v. 3, n. 8-11, p. 2-4, 1985.
- HUBOLD, G. Ecology of Notothenioid Fish in the Weddell Sea. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. Biology of Antarct Fish. Berlim: Springer-Verlag, 1991. p. 3-22.
- HUREAU, J. C. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae).Bull. Inst, Océanogr., Monaco, v. 68, p. 1-244, 1970.
- HUREAU, J. C. The significance of fish in the marine Antarctic ecossystems. **Polar Biol.**, Berlim, v. 14, p. 307-313, 1994.
- INOUÉ, T. High resolution scanning elétron microscopic cytology. Science of Biological Specimen Preparation. SEM Inc., AMF O'Hare, Chicago, p. 245-256, 1985.

- IWAMI, T. High resolution scanning electron microscopic cytology: science of biological specimen preparation. SEM Inc., AMF O'Hare, Chicago, p. 245-256, 1985.
- JEZIERSKA, B.; HAZEL, J. R.; GERKING, S. D. Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acids. J. Fish Biol., v. 21, p. 681-692, 1982.
- JOHNSTON, I. A.; HARRISON, P. Contractile and metabolic characteristics of muscle fibres from antarctic fishes. J. Exp. Biol., v. 116, p. 223-236, 1985.
- JOHNSTON, I. A. Antarctic fish muscles: structure, function and physiology. Antarct. Sci., Oxford, v. 1, p. 97-108, 1989.
- JOHNSTON, I. A. Cold adaptation in marine organisms. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci., London, v. 326, p. 655-667, 1990.
- JOHNSTON, I. A; CLARKE, A; WARD, P. Temperature and metabolic rate in sedentary fish from the Antartic, North Sea and Indo-West Pacific Ocean. **Mar Biol.**, Berlin, v. 191, p. 191-195, 1991.
- JOHNSTON, I. A.; BATTRAM, J. Feeding energetics and metabolism in demersal fish species from Antarctic, temperate and tropical environments. Mar. Biol., New York, v. 115, n. 1, p. 7-14, 1993.
- KAPOOR, B. G.; SMIT, H.; VERIGHINA, I. A. The alimentary canal and digestion in teleost, Adv. in Mar. Biol., v. 13, p. 109-139, 1975.
- KEAST, A.; WEBB, D. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. J. Fish. Res. Can., v. 23, p. 1845-1847, 1966.

- KEENLEYSIDE, M. H. A. Diversity and adaptation in fish behaviour. Berlin: Springer-Verlag, 208pp, 1979.
- KENNETT, J. P. Cenozoic evolution of antarctic glaciation, the circum-antarctic ocean and their impact on global paceoceanography. J. Geophys. Res., v. 82 p. 3843-3876, 1977.
- KIEST, K. A. A relationship of diet to prey abundance and the foraging behavior of *Trematomus bernacchi*. Polar Biol., Berlin, v. 13, p. 291-296, 1993.
- KOCK, K. H. Krill Comsumption by Antarctic Notothenioid Fish. In: SIEGFRIEF, R. W.; CONDY, P. R.; LAWS, R. M. Antarctic nutrient cycles and food webs, Berlim: Springer-Verlag, 1985a. p. 437-444.
- KOCK, K. H. Marine Habitas Antarctic Fishes. In: BONNER, W. N.; WALTON, D. W.
 H. Key Environments of Antarctica, New York: Pergamon Press, p. 173-192, 1985b.
- KOCK, K. H. Antartic Fish and Fisheries. Cambridge: University Press, 1992. 359 p.
- KOROVINA, V. M.; NEYELOV, A. V.; BONDARENKO, Y. P. Intestinal anatomy and histology of the marbled notothenia *Notothenia rossii marmorata*. J. Ichthyol. Bethesca, v. 31, p. 79-90, 1991.
- KULENZ, J. Seasonal biology of Notothenia gibberifrons, N. Rossii and Trematomus newnesi, as well as respiration of young fish from Admiralty Bay (King George, South Shetland Islands). Pol. Arch. Hydrobiol., Lamianki, v. 41, n. 1, p. 79-102, 1994.

KUPERMAN, B. I.; KUZ'MINA, V. V. The ultrastructure of the intestinal ephitelium in fishes with different types of feeding. J. Fish Biol., London, v. 44, n. 2, p. 181-193, 1994.

LAGLER, K. F.; BARDACH, J. E.; MILLER, R. R. Ichthyology. New York: Wiley, 1962.

- LAMMENS, E. H.; GEURSEN, J.; MacGILLAVRY, P. J. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*) and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lakes. In: KULLANDER, S. O.; FERNHOLM, B.
 Proceedings of Fifth Congress of European Ichthyologists. Stockholm: Swedish Museum of Natural History, p. 153-162, 1987.
- LARKIN, P. A. Interespecific competition and exploitaion. J. Fish. Res. Board. Can., Ottawa, v. 20, p. 647-678, 1963.
- LEINO, R. L. Ultrastructure of immature, developing and secretory rodlet cells in fish. Cell Tissue Res., Berlin, v. 155, p. 367-381, 1974.
- LEINO, R. L. Rodlet cells in the gill and intestine of *Catostomus commersoni* and *Perca flavescens*: a comparison of their light and electron microscopic cytochemistry with that of mucous and granular cells. **Can. J. Zool.**, Ottawa, v. 60, p. 2768-2782, 1982.
- LINKOWSKI, T. B.; PRESLER, P.; ZUKOWSKI, C. Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar. Res., Warsaw, v. 4, n. 1-4, p. 79-95, 1983.
- LLANO, G. A. Polar research: a syntesis with special reference to biology. In: McWINNIE, M. A. Polar research: to the present and the future (AAAS selected symp ser No 7), Westview: Boulder, 1978. p. 27-61.

- LONDRAVILLE, R. L.; SIDELL, B. D. Ultrastructure of aerobic muscle in antarctic fish may contribute to maintenance of diffusive fluxes. J. Exp. Biol., v. 150, p. 205-220, 1990.
- LUFT, L. H. Improvement in epoxi resin embebding-methods. J. Biophysic Cytol. 9:409, 1961.
- MACDONALD, J. A.; MONTGOMERY J. C.; WELLS, R. M. G. Comparative physiology of Antarctic fishes. Adv. Mar. Biol. V. 24, p. 321-388, 1987.
- MACHA, N.; FERRI, S.; GEORGE, L.L. Alteration cytochimiques des hepatocytes ds teleósteens sous léffect du jeun prolongé. **Cell. Mol. Biol.**, v. 28, p. 183-186, 1982.
- MARSZ, A. From surveys of the geomorphology of the shores and bottom of the Ezcurra Inlet. **Oceanologia**, Wroclau, v. 15, p. 209-220, 1983.
- MATTSON, S. Food and feeding habits of fishes species over a soft sublitoral bottom in the northeast Atlantic. 1. Cod (*Gadus morhua*) Gadidae. Bergen: Sarcia, Moscow, v. 75, p. 247-260, 1990.
- MATALLANAS, J. Datos morfológicos y morfométricos del tracto alimentario de peces del canal de Beagle. **Misc. Zool.**, v. 12, p. 237-243, 1988.
- McKENNA, J. E. Trophic relationships within the Antarctic demersal fish community of South Georgia Island. U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Bull., Seattle, v. 89, n. 4, p. 643-653, 1991.
- McKENNA, J. E.; SAILA, S. B. Shifts in the Antarctic demersal fish community of South Georgia Island. Fish. Rese., Amsterdam, v. 12, p. 109-124, 1991.

- MEYER, A. A.; FANTA, E. Morphofunctional study of chemosensorial structures of the Antarctic fish *Trematomus newnesi*, used for food detection and selection. **Pesquisa** Antártica Brasileira, v. 3, 1998.
- MEZA, M. S. C.; BONILLA, F. L.; HERRERA, A. E. Desarollo morfométrico del primer arco branquial de la macarela del Pacífico *Scomber japonicus* (Houttuyn) y sus implicaciones ecológicas. Invest. Mar. CICIMAR, La Paz, v. 8, n. 1, p. 39-44, 1993.
- MOK, H. K. Notes on the classification of actinopterygian intestinal patterns. Jpn. J. Ichthyol., Tokio, v. 27, p. 29-40, 1980.
- MOODIE, G. E. E. Gill raker variation and the feeding niche of some temperate and tropical freshwater fishes. Environ. Biol. of Fish., Dordrecht, v. 13, n. 1, p. 71-76, 1985.
- MOORE, J. W.; MOORE, I. A. The basis of food selection in some estuarine fishes: eels Anguilla anguilla (L.), witing Merlangus merlangus (L.), sprat, sprattus spratus (L.) and stickleback, Gasterosteus aculeatus (L.). J. Fish Biol., London, v. 9, p. 375-390, 1976.
- MORENO, C. A.; ZAMORANO, J. H. Selección de los alimentos em *Notothenia coriiceps* neglecta del cinturón de macroalgas de Bahía South Antarctica. INACH Serie Científica. n. 25-26, p. 33-43, 1980.
- MOYLE, P. B.; SENANAYAKE, F. R. Resourse partioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. J. Zool. (Lond.), Oxford, v. 202, p. 195-223, 1984.
- MURRAY, H. M.; WRIGHT, G. M.; GOFF, G. P. A comparative histological and histochemical study of the post-gastric alimentary canal from three species of pleuronectid, the atlantic halibut, the yellowtail flounder and the winter flounder. J. Fish Biol., London, v. 48, p. 187-206, 1996.

- MORRISON, C. M.; ODENSE, P. H. Distribution and morphology of the rodlet cell in fish. J. Fish. Res. Board Can., Ottawa, v. 35, p. 101-116, 1978.
- MURPHY, J. A.; ROOMANS, G. M. (Eds). Preparation of Biological Specimens for Scanning Electron Microscopy. Scanning Electron Microscopy, Inc., AMF O'Hare, II. 1984.
- NACHI, A. M. Absorção de macromoléculas e atividade fagocitária no epitélio intestinal de *Prochilodus scrofa*. São Paulo, 1993. 163p. Tese (Doutorado). Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo.
- NAGAI, M.; IKEDA, S. Carbohydrate metabolism in fish: effects of starvation in dietary composition on the blood glucose level and the hepatopancreatic glycogen and lipid contents in carp. **Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.**, v. 37, p. 404-409, 1971.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Electron microscopic study on the gut epithelium of the tench (*Tinca tinca* L.) with respect to its absorptive functions. **Tissue Cell,** Edinburgh, v. 8, n. 3, p. 511-530, 1976.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Structure and function of intestinal epithelial cells in the perch (*Perca fluviatus* L.). **Anat. Rec.**, New York, v. 195, p. 621-640, 1979.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Ultrastructure of endocrine cells in the stomach of two teleost fish, *Perca fluatilis* and *Ameiurus nebulosus*. Cell Tissue Res., Berlin, v. 221, p. 657-678, 1982.
- NOAILLAC-DEPEYRE, J.; GAS, N. Estude cytophysiologique de l'epitelium intestinal du poisson-chat *Ameiurus nebulosus*. **Can. J. Zool.** v. 61, p. 2556-2573, 1983.

- NORTH, A. W. Review of the early life history of Antarctic notothenioid fish. In: DiPRISCO, G; MARESCA, B; TOTA, B. Fish Biology of Antarctic. Berlin: Springer-Verlag, 1991. p. 71-86.
- NORTON, S. F. Capture success and diet of cottid fishes: the role of predator morphology and attack kinematics. **Ecology**, v. 72, n. 5, p. 1807-1819, 1991.
- O'GRADY, S. M.; CLARKE, A.; DeVRIES, A. L. Protein and glycoprotein antifreezes in the intestinal fluid of polar fishes. J. Exp. Biol., v. 98, 429-438, 1982.
- OJEDA, F. P. Morphological characterization of the alimentary tract of antarctic fishes and its relation to feeding habits. **Polar Biol.**, Berlim, v. 5, p. 125-128, 1986.
- OLIVEIRA RIBEIRO, C. A. Histologia, histoquímica de carboidratos e ultraestrutura superficial do trato digestivo de *Trichomycterus sp.* (Pisces, Siluroidei). Curitiba, 1991. 239 p. Tese (Mestrado em Biologia Celular). Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
- PABST, R. The anatomical basis for the immune function of the gut. Anato. Embryol., Berlin, v. 176, p. 135-144, 1987.
- PERMITIN, Y. E. The comsumption of krill by antactic fishes. In: HOLDGATE, N. W. Antarctic Ecology. London: Academic Press, p. 177-182, 1970.
- PERMITIN, Y. Y.; TARVERDIYEVA, M. I. The food of some Antarctic fish in the South Georgia area. J. Ichthyol., Bethesda, v. 12, p. 104-114, 1972.
- PERMITIN, Y. Y.; TARVERDIYEVA, M. I. The feeding of fish of the family Nototheniidae and Chaenichthyidae of the South Orkneys. Biol. Morya (Vladivost), Vlaadivostok, v. 2, p. 75-81, 1978.

- POLICANSKY, D. History and atlas of the fishes of the Antarctic Ocean. Science (Washington DC), v. 2, p. 1002-1004, 1994.
- PRUSZAK, Z. Currents circulation in the waters of Admiralty Bay (region of Arctowski Station on King George Island). **Pol. Polar Res.**, Warsaw v.1, n. 1, p. 55-74, 1980.
- RAKUSA-SUSZCZWESKI, S. Environmental conditions and the functioning of Admiralty Bay (South Shetland Island) as part of the near-shore Antarctic ecosystem. Pol. Polar Res., Warsaw v. 1, n. 1, p. 11-27, 1980.
- RAKUSA-SUSZCZWESKI, S. The structureand functioning of the nearshore ecosystem. In: **The maritime antarctic coastal cosystem os the Admiralty Bay.** Warsaw: Polish Academy of Sciences, 1993. p. 27-30.
- RAKUSA-SUSZCZWESKI, S.; BATTKE, Z.; CISAK, J. Morphometry of the Admiralty Bay shores and basin. In: **The maritime antarctic coastal ecosystem os the Admiralty Bay.** Warsaw: Polish Academy of Sciences, 1993. p. 27-30.
- READ, J. B.; BURNSTOCK, G. Fluorescent histochemical studies on the mucosa of the vertebrate gastrointestinal tract. **Histochemie**, Berlin, v. 16, p. 324-332, 1968.
- REYNOLDS, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., v. 17, p. 208, 1963.
- ROBINSON, J. S.; MEAD, J. F. Lipid absorption and deposition in rainbow trout (Salmo gardneri). Can. J. Biochem., v. 51, p. 1050-1058, 1973.
- RICHARDSON, M. G. The dietary composition of some Antarctic fish. Br. Antarct. Surv. Bull., Cambridge, n. 41/42, p. 113-120, 1975.

- ROMBOUT, J. H. W. M. Enteroendocrine cells in the digestive tract of *Barbus conchonius* (Ciprinidae). Cell Tissue Res., Berlin, v. 185, p. 435-450, 1977.
- ROMBOUT, J. H. W. M.; BOT, H. M. TAVERNE-THIELE, J. J. Immunological importance of the second gut segment of carp: characterization of mucosal leucocytes. J. Fish Biol., London, v. 35, p. 167-178, 1989.
- RIVKIN, R. B.; PUTT, M. Diel periodicity of photosyntesis in polar phytoplankton: influence on primary production. Science (Washington DC), v. 238, p. 1285-1288, 1987.
- SARGENT, J. R. The structure, metabolism and function of lipids in marine organisms. In: MALINS, D. C.; SARGENT, J. R. Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology. Londres, Academic Press, v. 3, p. 194-212, 1976.
- SAZIMA, I.; CAMASHI, E. P. Comportamento alimentar de duas espécies de Curimatá, sintrópicas no Pantanal de Mato Grosso (Osteichthys, Characiformes). Ver. Bras. Biol., Rio de Janeiro, v. 49, n. 2, p. 325-333, 1989.
- SCHOENER, T. E. Resource partioning in ecological communities. Science (Wash. D. C.) Washington, D. C., v. 185, p. 27-38, 1974.
- SCOCCO, P.; MENGUI, G. CECARELLI, P. Histochemical differentiation of glicoconjugates occuring in the tilapine intestine. J. Fish Biol., v. 51, p. 848-857, 1997.
- SIDELL, B. D. Physiological roles of high lipid contend in tissues of antarctic fish species. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. Biology of Antarctic Fish. New York, Springer-Verlag, p. 220-231, 1991.

- SINHA, G. M. a histochemical study of the mucous cells in the bucco-pharyngeal region of four Indian freshwater fishes in relation to their origin, development, occurrence and probable functions. Acta histochem., Jena, v. 53, p. 217-233, 1975.
- SIRE, M. F.; VERNIER, J. M. Intestinal absorption of protein in teleost fish. Comp. Biochem. Physiol., v. 103A, n. 4, p. 771-781, 1992.
- SKÓRA, K.; SOSINSKI, J. Observations on the ichthyofauna distribution in the regions of the Scotia Sea and Antarctic Peninsula. Pol. Polar Res., Warsaw, v. 4, n. 1-4, p. 49-55, 1983.
- SMITH, S. A.; CACETI, T.; MAREI, H. E. S.; EL-HABBACK, H. A. Observations of rodlet cells found in the vascular system and extravascular space of angelfish. J. Fish Biol., London, v. 46, p. 241-254, 1995.
- SNORRASON, S. S.; SKÚLASON, S.; JONSSON, B.; MALMQUIST, H. J.; JÓNASSON,
 P. M.; SANDLUND, O. T.; LINDEM, T. Trophic specialization in Artic charr Salvelinus alpinus (Pisces, Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts. Biol. J. Linn. Soc., London, v. 52, p. 1-18, 1994.
- SOMERO, G. N.; GIESE, A. C.; WOHLSCHLAG, D. D. Cold adaptation of the antarctic fish *Trematomus bernacchii*. **Comp. Bioch. and Phys.** V. 26 p. 223-233, 1968.
- SOMERO, G. N. Biochemical mechanisms of cold adaptation and stenothermality in Antarctic Fish. In: DI PRISCO, G.; MARESCA, B.; TOTA, B. Biology of Antarctic Fish. Berlim: Springer-Verlag, 1991. p. 232-247.
- STROBAND, H. W. J.; DEBRETS, F. M. H. The ultrastructure and renewal of the intestinal epithelium of the juvenile grasscarp *Ctenopharyngodon idella*. Cell. Tissue Res., Berlin, v. 187, p. 181-200, 1979.

- STROBAND, H. W. J.; MEER, H. V. D.; TIMMERMANS, L. P. M. Regional functional differentiation in the gut of the grasscarp *Ctenopharyngodon idella*. Histochem. J., London, v. 64,p. 235-249, 1979.
- STROBAND, H. W. J.; KROON, A. G. The development of the stomach in *Clarias lazera* and the intestinal absorption of protein macromolecules. Cell. Tissue Res., v. 215, p. 397-415, 1981.
- STROBAND, H. W. J.; VAN DER VEEN, F. H. Localization of protein absorption during transport of food in the intestine of grasscarp *Ctenopharyngodon idella*. Histochem. J., London, v. 64, p. 235-249, 1981.
- SUYEHIRO, Y. A study of the digestive system and feeding habits of fish. Jpn. J. Zoo., 10 (1): 1-303, 1942.
- SULLIVAN, C. W.; PALMISANO, A. C.; SOOHOO, J. B. Influence of sea ice biota on downwelling irradiance and spetral composition of light in McMurdo Sound. In: BLIZARD, M. A. Proceedings of the SPIE The International Society for Optical Engineering, v. 489, Ocean Optics VII, Washington: SPIE The International Society for Optical Engineering 1984, p. 159-165.
- TAGLIAFIERRO, G.; FARALDI, G.; DELÚ, M; MORESCALCHI, M. A. Gut regulatory peptides in some Antarctic notothenoids. **Polar Biol.**, Berlin, v. 15, p. 429-435, 1995.
- TARGETT, T. E. Trophic ecology and structure of coastal Antarctic fish comunities. Mar. Ecol. Prog. Ser. Luhe, v. 4, p. 243-263, 1981.
- TARVERDYIEVA, M. I. Daily food consumption and feeding pattern of the South Georgian cod (*Notothenia rossii marmorata*) and the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*) in the South Georgia area. J. Ichthyol., Bethesda, v. 12, n. 4, p. 684-692, 1972.

- TARVERDIYEVA, M. I.; PINSKAYA, I. A. The feeding of fishes of the families Nototheniidae and Chaenichthyidae on the Shelves of the Antarctic Península ad the South Shetlands. Journal of Ichthyology. v. 20, n. 4, p. 50-60, 1980.
- ULIBARRIE, L. S. Histoquímica de las mucinas epiteliales gastrointestinales de Serrasalmus spilopleura Kner, 1860 (Pisces, Characidae). Rev. Assoc. Cienc. Nat. Litoral, v. 13, p. 1-4, 1982.
- VERNIER, J. M. Intestine ultrastructure in relation to lipid and protein absorption in teleost fish. **Comp. Physiol. Basel. Karger.,** v. 5. p. 166-175, 1990.
- VIANNA, A. C. C.; FANTA, E.; HAAPALAINER, E. Comparative morphofunctional study of the intestine in the Antarctic fish *Notothenia coriiceps* and *Trematomus newnesi* (Nototheniidae): histology and ultrastructure. Naukyoku Shiryô (Antactic Racord) Tokyo, 2000. 44 (2): 61-82.
- WIENS, J. A.; ROTENBERRY, J. T. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. Ecol. Monogr., Temp, v. 50, p. 287-308, 1980.
- WHITERS, P. C. Comparative Animal Physiology. Orlando: Saunders College Publishing, p. 892-897, 1992.
- WHITE, P. N.; BRUTON, M. N. Food and feeding mecanisms of *Gilchristella aestuarius* (Pisces, Clupeide). S. Afr. Tydskr. Dierk. v. 18, n. 1, p. 31-36, 1983.
- ZIELINSKI, K. Bottom macroalgae of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands, Antarctica). **Pol. Polar Res.**, Warsaw, v. 11, n. 1-2, p. 95-131, 1990.
- ZARET, T. M.; RAND, A. S. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. **Ecology.**, v. 52, p. 336-342, 1971.

ZUKOWSKI, C. Catches of fishes of the genus *Notothenia* and *Trematomus* at Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands) in the winter-spring season, 1977.Pol. Polar . Res., Warsaw. V. 1, n. 2-3, p. 163-167, 1980.