

HÁBITOS E COMPORTAMENTO DE ROEBOIDES PROGNATHUS, UM PEIXE LEPIDÓFAGO (OSTEICHTHYES, CHARACOIDEI)

IVAN SAZIMA

Departamento de Zoologia, Uni
versidade Estadual de Campinas

FRANCISCO A. MACHADO

Departamento de Biologia, Fund.
Universidade Federal de Mato
Grosso (recebido em 30.XI.1981)

RESUMO - São descritos os hábitos, o comportamento de reti -
rar e ingerir escamas de peixes, bem como aspectos morfológi
cos e a dieta do peixe lepidófago *Roeboides prognathus* (Os
teichthyes, Characoidei), procedente do Rio Cuiabá, Estadõ
do Mato Grosso, Brasil.

ABSTRACT - General habits and scale-eating behavior, as well
as morphological aspects and diet, are described for the
scale-feeding characoid fish *Roeboides prognathus*. Individ
uals were observed and caught in the rio Cuiabá, Mato Gros
so State, Central Brazil. Scale-eating behavior was ob
served under aquarium conditions with tetragonopterine chara
cins as prey. *R. prognathus* inhabits calm waters, especially
inlets and backwater. It seems to be a diurnal fish, al
though its predatory activity increases at dusk. This pred
ator often stalks the intended victim very stealthily and
its translucency may be useful in escaping detection. It
usually aims at the flank of the prey from a more or less
perpendicular position and generally strikes with its mouth
closed. The foremost premaxillary and dentary teeth are
stout, external and directed forwards, making them very effi
cient in dislodging prey scales. These teeth are often worn
and sometimes missing. Strikes with an open mouth or involv
ing biting are less common. Most strikes are directed cau
dad, and these seem to remove scales more easily than
thrusts directed forward. The scales are swallowed immediate
ly if taken in the mouth, or gathered as they sink. Stom
ach contents of older fish consisted almost exclusively of
scales, a few insects providing the only exceptions. However,
very young individuals have more diversified habits, eating
insects and crustaceans, and progressively shift to an al
most strictly lepidophagous diet as they grow. A change in
the dentition accompanies this shift in feeding habits. *R.*

prognathus is a most successful scale-eater, but observations on its behavior (as well as that of *R. paranensis* and *R. bonariensis*) do not indicate how the lepidophagous habit might have originated. The origin of scale-eating in *Roeboides* can perhaps be envisioned as a modification of predatory behavior: the ingestion of scales detached during unsuccessful attacks on schools of prey fish.

INTRODUÇÃO

O hábito de retirar e ingerir escamas de peixes, lepidofagia, é um tipo de predação mutilante (Curio, 1976) conhecido em diversos peixes Characoidei, incluindo espécies do gênero *Roeboides* Guenther (Roberts, 1970; Géry, 1977). Embora o hábito lepidofágico de *Roeboides* seja conhecido desde, pelo menos, o relato de Breder (1927), pouco se sabe sobre os hábitos e o comportamento das espécies deste gênero.

Géry (1977) mencionou cerca de 15 espécies de *Roeboides*, com uma ou mais delas ocorrendo em quase todas as bacias fluviais de maior porte, da Guatemala à Argentina. As informações sobre os seus hábitos estão contidas, basicamente, nos estudos citados a seguir, por espécie. *R. guatemalensis* (Guenther): ambiente, dieta e reprodução, em dois riachos na zona do Canal, Panamá (Zaret & Rand, 1971; Kramer, 1978); *R. occidentalis* Meek & Hildebrand: ambiente e dieta, no rio Chucunaque, Panamá (Breder, 1927); *R. prognathus* (Boulenger): dieta, na bacia do rio Parnaíba, Brasil (Menezes & Oliveira e Silva, 1949). O comportamento lepidofágico (i.e., aproximação e ataque à presa, retirada e ingestão de escamas) foi descrito, sumariamente, apenas para *R. guatemalensis* (Roberts, 1970).

Descrevemos aqui aspectos de morfologia, ambiente, hábitos, comportamento lepidofágico e dieta, de *Roeboides prognathus* do rio Cuiabá, Mato Grosso, com o objetivo de fornecer uma visão inicial deste peixe lepidófago. Observações semelhantes, porém mais restritas, foram feitas com algumas outras espécies de peixes lepidófagos, como *Scomberoides lysan* (Forsk.) e *Oligoplites saurus* (Bloch & Schneider), Carangidae (Major, 1973; Sazima & Uieda, 1980); *Probolodus heterostomus* Eingenmann, Characidae (Sazima, 1977); *Terapon jarbua* (Forsk.), Teraponidae (Whitfield & Blaber, 1978). Estudos comparativos sobre os hábitos e comportamento das diversas espécies de peixes lepidófagos, juntamente com estudos filogenéticos dos vários grupos envolvidos, são importantes na elaboração de hipóteses sobre as origens e evolução da lepidofagia (Sazima, 1980) e outras especializações alimentares mutilantes.

PROCEDIMENTO

As observações de campo foram feitas na localidade de Volta Grande, Faz. Conceição, rio Cuiabá, Santo Antonio de Leverger, Mato Grosso (15°53' S, 56°06' W), totalizando 9 di-

as, em julho de 1979 e janeiro e abril de 1981. Às mesmas épocas, foi também feito o estudo de indivíduos cativos. As observações em laboratório foram feitas com peixes capturados com redes e mantidos em aquários (40 a 110 l), ou tanques de cimento amianto (50 a 500 l), com água do próprio ambiente, sem aeração. Particular atenção foi dada ao comportamento lepidofágico. Onze indivíduos de *Roeboides prognathus* com 51 a 82 mm (comprimento-padrão) foram observados, isolados ou em grupos de dois a quatro indivíduos, em sessões intermitentes com duração de 15 a 60 min, num total aproximado de 41 horas. Como presas potenciais, foram principalmente usadas espécies de Characidae, sintópicas com *R. prognathus* no rio Cuiabá: *Tetragonopterus argenteus* Cuvier, de 63 a 115 mm; *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus), de 54 a 102 mm e *Moenkhausia dichroura* (Kner), de 71 a 82 mm. As três espécies tem hábitos diurnos e vivem em cardumes. As presas foram oferecidas isoladas ou em grupos de três a cinco indivíduos; em alguns casos, foram oferecidos peixes recém-mortos. Em dois experimentos, a água do aquário foi totalmente turvada por adição de lama de rio e agitada periodicamente, resultando em visibilidade não maior que 20 mm (profundidade em que um objeto branco, de 50 mm, não era mais visível). Este procedimento visava verificar o sucesso predatório de *Roeboides* em água turva.

O conteúdo estomacal foi analisado em 42 espécimes de *R. prognathus* (25 a 116 mm) e 14 de *R. paranensis* (45 a 68 mm), mortos em seguida à coleta e injetados com formol a 10%. De três exemplares de *R. prognathus* foi também examinado o conteúdo intestinal, para verificar o modo e o grau de digestão das escamas. Quatro exemplares de *R. prognathus* foram depositados, como espécimes-testemunho, na Coleção de Peixes, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP 14737-14740).

Além de *R. prognathus*, foi também observado, de modo semelhante, *R. paranensis* Pignalberi, tendo sido obtidos diversos dados comparativos entre estas duas espécies afins e sintópicas. Parece oportuno mencionar aqui que os exemplares de *R. paranensis* capturados no rio Cuiabá diferem dos espécimes da descrição original (Pignalberi, 1975), provenientes do rio Paraná. Os 10 parátipos examinados, de *R. paranensis*, diferem dos espécimes do rio Cuiabá por terem premaxilar menos projetado, formato diverso do focinho e gibosidade menos acentuada, além de terem mais escamas na linha lateral e mais raios nas nadadeiras ventrais. A população de *R. paranensis* do rio Cuiabá parece estar ligeiramente diferenciada daquela do rio Paraná, tendo sido denominada de "*Roeboides* sp. n." por Sazima (1980). Exemplares de *R. paranensis* foram também depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (lote MZUSP 16222). Alguns dados obtidos com outra espécie sintópica no rio Cuiabá, *R. bonariensis* (Steindachner), são também discutidos no presente trabalho.

RESULTADOS

1. Morfologia

Roeboides prognathus tem perfil baixo e corpo alongado (Fig. 1), lateralmente comprimido. Gibosidade pouco acentuada e nadadeira anal longa. Escamas pequenas e firmemente implantadas. Colorido em vida: dorso cinza-claro, com tons esverdeados e reflexos iridescentes; flancos e ventre prateados. Mancha umeral pouco acentuada e caudal nítida. Nadadeiras hialinas, com pigmentação difusa. Nos espécimes examinados, particularmente os menores (até 60-80 mm), o corpo era translúcido em vida.

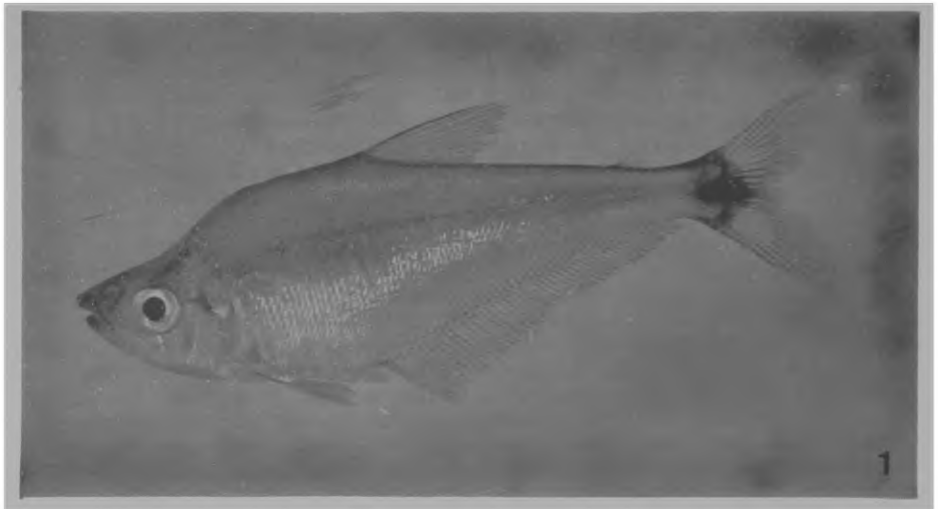
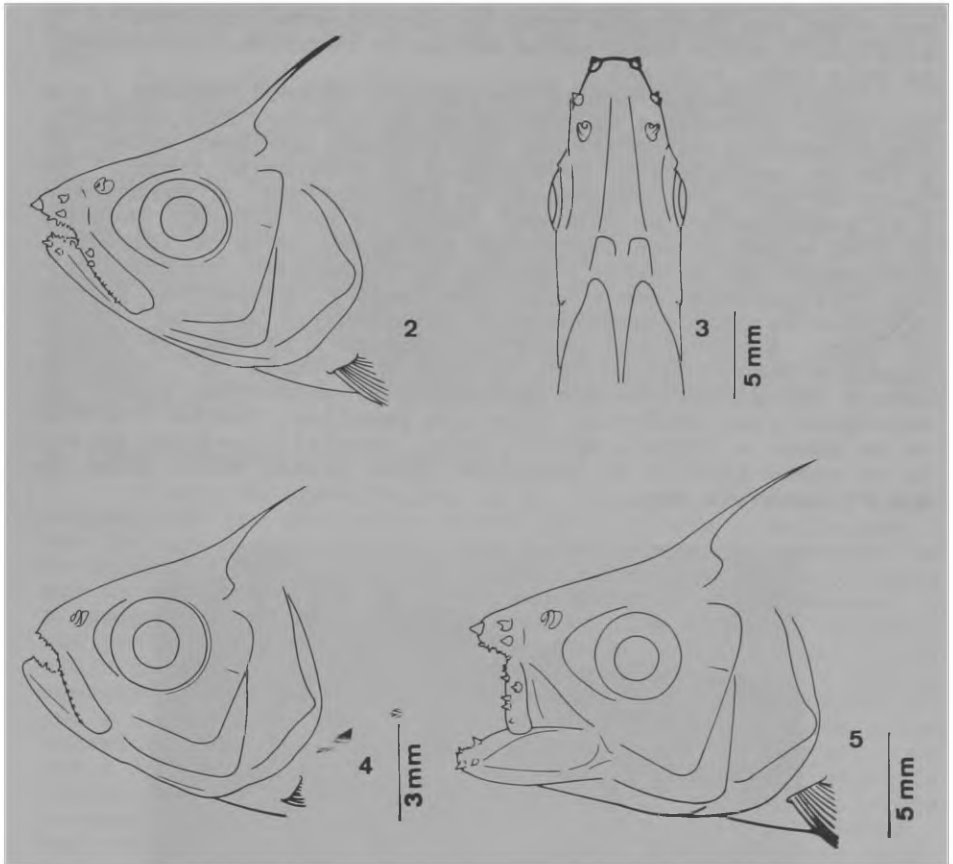


Figura 1 - *Roeboides prognathus*, indivíduo com 72 mm (MZUSP 14737)

A boca é ampla, oblíqua, com maxila superior mais longa que a inferior, sobressaindo nitidamente (Fig. 2) Maxilas com diversos dentes exteriorizados, com formato mamilar, desenvolvidos e com base reforçada. Os dentes anteriores são dirigidos para a frente (Fig. 3) Com freqüência, os dentes mamilares mais externos estão com a extremidade desgastada, em particular o primeiro da série premaxilar, o maior. Em alguns espécimes, um destes dentes pode faltar por completo. Além dos dentes mamilares, há numerosos dentes menores, aproximadamente cônicos, dispostos em séries irregulares, alguns deles recurvos e dirigidos para a frente.

Há mudanças ontogenéticas nas proporções das maxilas e nas dimensões e disposição dos dentes. Indivíduos com 25-30 mm tem maxilas sub-iguais, ou a superior pouco maior que a inferior. Os dentes são semelhantes entre si, nas dimensões e disposição, exceto alguns poucos, das séries externa do premaxilar e dentária, que são ligeiramente maiores e mais inclinados para fora da boca (Fig. 4) No decorrer do desen-

volvimento do animal, a maxila superior se alonga (crescimento do premaxilar) e os dentes maiores, mais inclinados, tomam aspecto mamilar e ficam mais exteriorizados. A mudança deve ser rápida, pois espécimes com 35-40 mm já possuem aspecto semelhante ao da Fig. 2.



Figuras 2 a 5 - Aspectos lateral e dorsal da cabeça de *Roeboides prognathus*. Fig. 2: indivíduo com 76 mm, mostrando a proporção entre as maxilas e a posição dos dentes exteriorizados (MZUSP 14738); fig. 3: o mesmo indivíduo, na mesma escala, mostrando o desenvolvimento e a posição dos dentes mamilares (vista dorsal da cabeça); fig. 4: indivíduo com 30 mm (jovem), mostrando a proporção entre as maxilas, o desenvolvimento e a posição dos dentes (MZUSP 14740); fig. 5: indivíduo mostrando o grau de abdução das maxilas.

2. Hábitos

Na época seca (abril, julho), encontramos *R. prognathus* em remansos e trechos calmos do rio (Fig. 6), com fundo areno-lodoso ou areno-pedregoso, sem vegetação. Nestes locais, a visibilidade na água variou entre 10 e 100 cm. Na época das chuvas (janeiro), esta espécie foi novamente encontrada em trechos calmos do rio, em zonas marginais alagadas, por vezes com vegetação total ou parcialmente submersa. A visibilidade nesta época podia ser muito reduzida, praticamente nula (máx. 5-10 cm)

R. prognathus parece ter hábitos diurnos, embora a sua atividade predatória se acentue ao entardecer. Habitualmente era encontrado em locais com profundidade variável entre 50 e 150 cm, permanecendo a meia-água ou próximo ao fundo. Em julho de 1979, foi encontrado em sintopia com *R. paranensis* e *R. bonariensis*, em diversos locais do rio Cuiabá, podendo as três espécies ser capturadas num mesmo lance de tarrafa, juntamente com diversas espécies de Characidae, em particular Tetragonopterinae e Cheirodontinae. *R. prognathus* parece deslocar-se pouco, permanecendo estacionário uma boa parte do tempo. À noite, foi observado próximo à margem, em locais calmos e rasos (ca. 50 cm), em meio a cardumes de diversos outros Characidae. Ao ser manuseado, *R. prognathus* emite um estríduo característico. Este som peculiar, também ouvido ao se puxar a tarrafa após o lance, permitiu predizer se esta ou outra espécie de *Roeboides* ficou presa, mesmo antes da sua retirada da água.



Figura 6 - Remanso no rio Cuiabá, habitat de *Roeboides prognathus*.

Em aquário, *R. prognathus* permanece estacionário boa parte do tempo, a meia-água ou próximo ao fundo, adotando posição ligeiramente oblíqua, com a cabeça voltada para baixo (Fig. 1). Em certas condições de iluminação, *R. prognathus* é difícil de localizar, mesmo em aquário pequeno, devido a sua

imobilidade e translucidez. O seu deslocamento habitual é lento, com movimentos principalmente das nadadeiras pares. Este tipo de nado é intercalado com períodos em que o animal permanece estacionário a meia-água. Os indivíduos geralmente permanecem isolados entre si, não tendo sido observada tendência a se deslocarem juntos, exceto em ocasiões em que eram perturbados por movimentos ou toques no recipiente. À noite, ficam próximos ao fundo e se tornam pouco mais escuros.

Interações agonísticas foram raramente observadas. De um modo geral, a distribuição espacial, dos indivíduos nos recipientes, reduz os encontros intra-específicos. Relações entre dois indivíduos de *R. prognathus* podem ser iniciadas por inspeção mútua, em nado lento, um próximo do outro. Na maioria das vezes, os animais afastam-se um do outro, em seguida à inspeção. Por vezes um dos indivíduos pode tocar, com o focinho, a região cefálica do outro sem, entretanto, desferir mordidas ou golpes, na maioria dos encontros. Quando mantidos em recipientes reduzidos (baldes, p. ex.), os animais ficam mais agressivos. Nestes casos, um indivíduo investe contra outro, menor, sendo estas investidas acompanhadas por golpes de focinho e mordidas, que desprendem escamas do indivíduo atingido.

3. Comportamento lepidofágico

O modo de aproximação, de *R. prognathus* à presa, é caracterizado por movimentos pouco perceptíveis e deslocamentos lentos. A aproximação a uma presa potencial, introduzida no aquário, é precedida por manobra lenta que coloca o predador voltado em direção à presa. No decorrer desta manobra, *R. prognathus* movimenta quase imperceptivelmente as nadadeiras peitorais, mantendo-se praticamente no mesmo local. Seus olhos se movem com certa frequência nestas ocasiões e aparentemente acompanham os movimentos da presa, inspecionando. Após a manobra, o predador aproxima-se da presa em nado lento, cauteloso, podendo interromper a aproximação de quando em vez e ficar estacionário a meia-água por curtos períodos. Os movimentos das nadadeiras peitorais são de pequena amplitude, acompanhados de ocasional ondulação das nadadeiras ímpares. Uma vez nas proximidades, *R. prognathus* pode postar-se oblíqua ou paralelamente em relação ao outro peixe, ficando ambos com a cabeça voltada na mesma direção. No caso da presa permanecer estacionária, ou realizar deslocamentos de pequena amplitude, o predador mantém-se estacionário por um curto período ou então nada lentamente, volteando nas proximidades da presa. Em seguida, ataca. No caso da presa deslocar-se amplamente pelo aquário, o predador aproxima-se de modo cauteloso, parecendo acompanhar visualmente a presa e mudando ocasionalmente de posição. De quando em vez, permanece estacionário a meia-água, por curtos períodos. Após acercar-se, acompanha a presa por curta distância, emparelhado ou volteando na sua proximidade, atacando em seguida. Nas ocasiões em que *R. prognathus* foi introduzido num aquário onde já houvesse uma ou mais presas potenciais, as maneiras de aproximação foram semelhantes às acima descritas, passada a fase de aco-

modação ao novo ambiente.

Os modos de ataque de *R. prognathus* variam, possivelmente em função da mobilidade e da posição da presa, da posição do predador e do local visado no corpo da presa. Em presença de presas estacionárias ou em deslocamento lento, o predador coloca-se em posição perpendicular ou oblíqua em relação ao flanco do peixe visado, com a cabeça voltada em sua direção. Em seguida curva ligeiramente a parte caudal, lateralmente, e arremete contra a presa (Fig. 7) golpeando o seu corpo. A investida é feita com um movimento brusco da parte caudal. Em geral, o predador realiza um volteio rápido, concomitante ao golpear, no qual restabelece aproximadamente a sua posição antes da arremetida. A sequência toda dura frações de segundo.

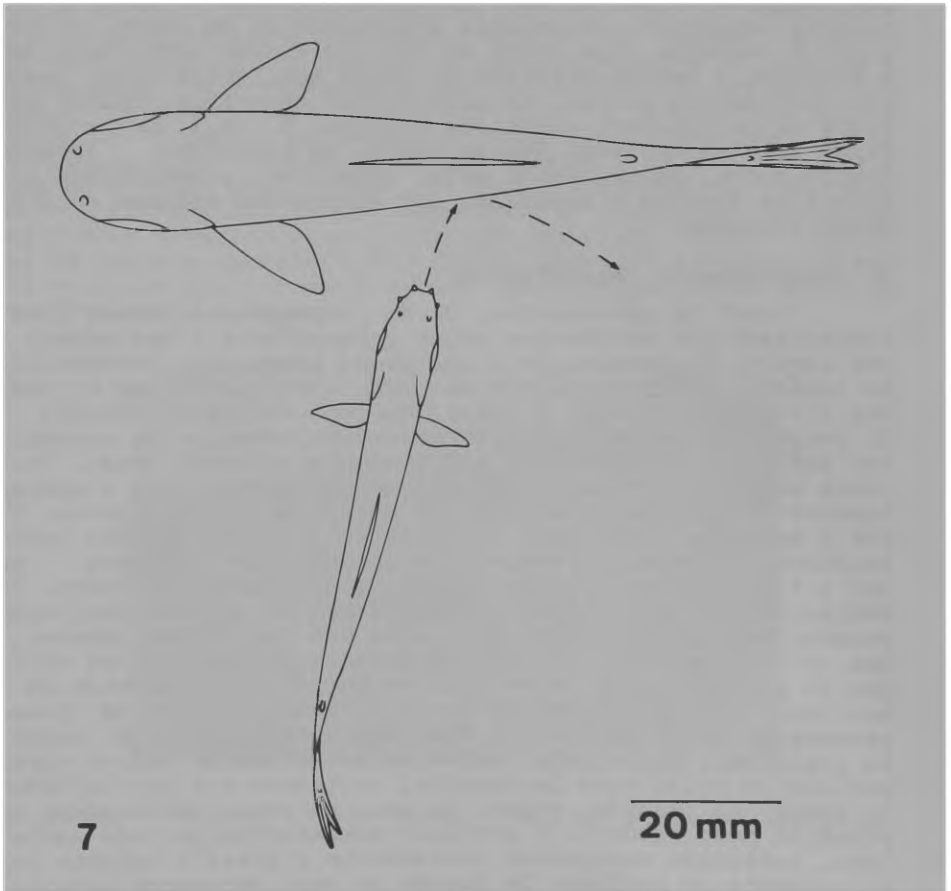


Figura 7 - Modo habitual de ataque de *Roeboides prognathus*, ao destacar escamas do flanco da presa. As setas indcam o sentido da arremetida e do golpe.

Os golpes, desferidos por *R. prognathus* no corpo da presa, podem ser efetuados estando o predador com a boca fechada ou com as maxilas abduzidas. Observamos que cerca de 70% dos golpes (83 em 116), sejam desferidos com a boca fechada ou aberta, foram dirigidos no sentido da cabeça para a cauda da presa, i.e., "a favor" das escamas. Em geral, um golpe com a boca fechada é desferido com a porção anterior ou antero-lateral do focinho, podendo ser dirigido a diversas regiões do corpo da presa. Este modo de destacar escamas é vigoroso e pode deslocar a presa com o impacto contra o seu corpo. O ataque com a boca fechada destaca uma ou mais escamas, que são recolhidas e ingeridas enquanto afundam, em seguida ao volteio feito pelo predador. O golpe com a boca aberta é desferido com a porção anterior do focinho, as maxilas abduzidas, sendo dirigido ao flanco ou ao dorso da presa. Em algumas ocasiões, é possível perceber movimentos laterais da cabeça, seguidos e de pequena amplitude, no decorrer deste tipo de golpe. Geralmente as escamas assim destacadas são abocadas no decorrer do golpe e ingeridas em seguida. O comportamento de recolher escamas é caracterizado por deslocamentos curtos, em diversas direções, acompanhados de abocar. A localização, pelo predador, das escamas soltas é visual. Este comportamento pode ser provocado, em seguida a um ataque à presa, aspergindo gotas de água na parede externa do aquário ou jogando, no recipiente, objetos com aspecto e dimensões semelhantes a escamas.

R. prognathus pode também retirar escamas mordendo o dorso da presa (Fig. 8) Este morder, ou roer, difere do golpe com a boca aberta por ser mais demorado, sendo possível perceber movimentos das maxilas. No decorrer deste modo de destacar escamas, uma sequência de até seis abduções de maxilas pôde ser observada. No entanto, a rapidez e o modo de ataque não diferem substancialmente das demais investidas aqui descritas, embora o contato predador-presa seja pouco mais demorado (mesmo assim, geralmente durando frações de segundo). Nas investidas com o roer, a abdução das maxilas é ampla (Fig. 5) e diversas escamas são destacadas e ingeridas no ato. Neste tipo de investida, a presa é mordida no dorso, pouco antes ou após a nadadeira dorsal.

Em presença de presa em deslocamento amplo pelo aquário, *R. prognathus* pode acompanhá-la quase alinhado, ou seguindo a curta distância. Nesta fase, pode se afastar, aproximar-se novamente e seguir a presa até arremeter, geralmente golpeando o flanco no sentido da cabeça para a cauda. Em geral, o golpe é desferido com a boca fechada e as escamas são recolhidas em seguida. Após cada uma destas investidas, o predador permanece estacionário ou se desloca muito lentamente. Os ataques a presas em deslocamento amplo parecem não ter tanto sucesso como nos casos em que a presa se desloca pouco e lentamente, ou permanece estacionária. Um outro modo de ataque, a peixes em deslocamento, consiste em permanecer estacionário num dado local e arremeter quando a presa esteja em posição e ângulo aparentemente favoráveis. *R. prognathus* por vezes investe contra uma presa pouco acessível, sem chegar a tocá-la. Este tipo de comportamento pode fazer a

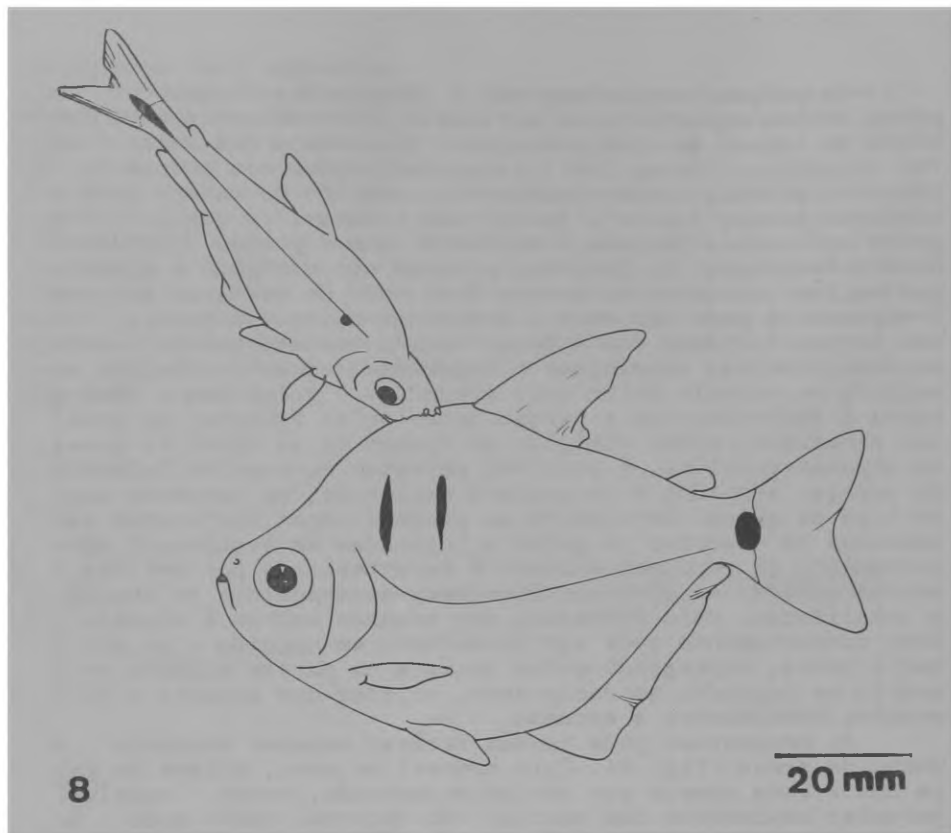


Figura 8 - *Roeboides prognathus*, ao morder o dorso de *Tetragopterus argenteus*, para retirar escamas.

presa mudar de local ou posição, sendo então golpeada. À aproximação brusca das presas potenciais, o predador afasta-se.

De um modo geral, *R. prognathus* ataca com maior frequência as presas que se deslocam lentamente, como *T. argenteus*, seguindo-as por distância e períodos curtos. A sua tática mais comum consiste em se postar, furtivamente, a distância e posição adequadas à arremetida, aproximando-se lenta e quase imperceptivelmente, ou então esperando a presa chegar ao seu alcance. Raras vezes um ataque foi iniciado de uma distância maior que 5 cm da presa, sendo a maior parte dos golpes bem sucedida, com retirada e ingestão de escamas. Após um insucesso no ataque, o predador geralmente não persegue a presa, porém ataca novamente em ocasião favorável. Uma representação esquemática da sequência dos principais eventos, no comportamento lepidofágico de *R. prognathus*, pode ser vista na Fig. 9.

Os peixes atacados por *R. prognathus* variaram, quanto a dimensões, desde os pouco menores que o predador, até aque

les com cerca do dobro de seu comprimento. Peixes com cerca da metade do comprimento do predador, ou menores, não foram molestados. As regiões mais visadas, no corpo das presas, são o flanco e o dorso, não tendo sido observados golpes na região ventral. Parece haver uma certa preferência por presas que permanecem próximas ao fundo, as na superfície não sendo atacadas com sucesso. *R. prognathus* não foi observado retirando escamas de peixes recém-mortos, colocados sobre o substrato ou flutuantes. Escamas colocadas no aquário são, em geral, abocadas enquanto afundam ou recolhidas no fundo, após breve inspeção no substrato.

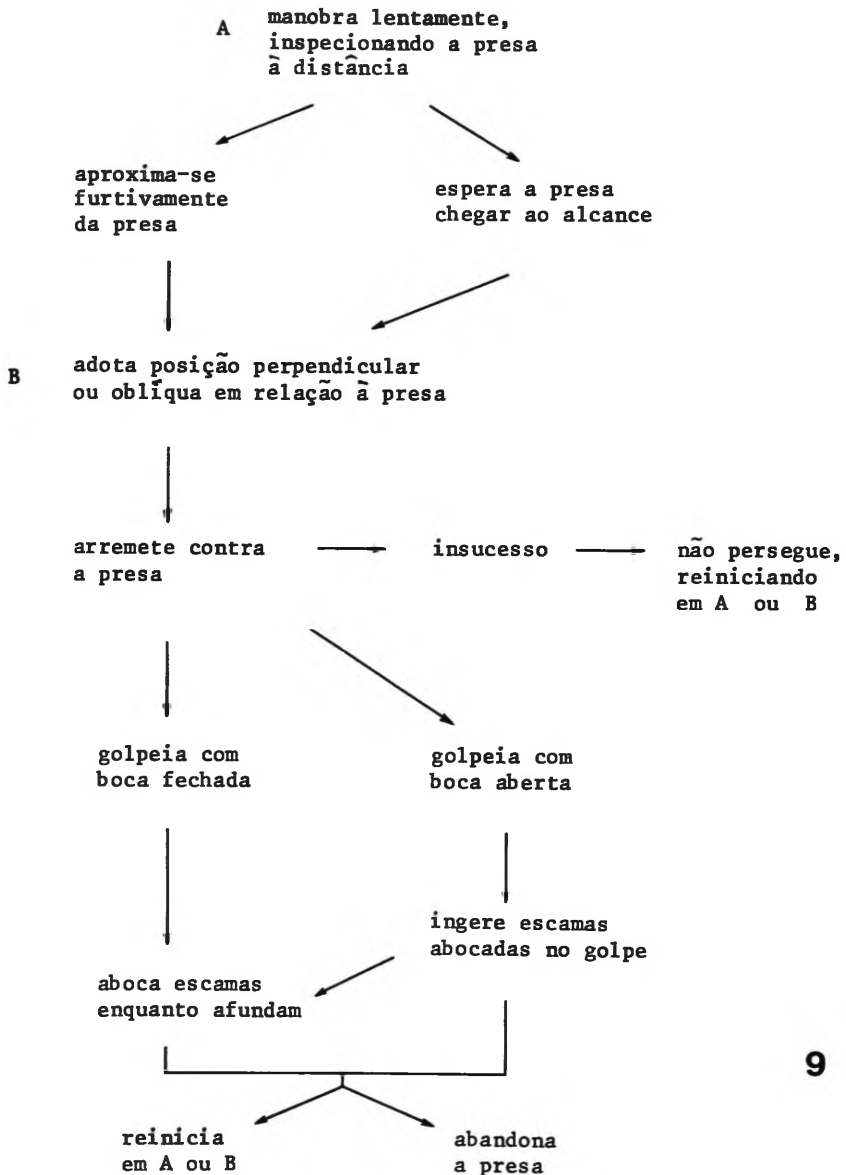
Observamos que o comportamento lepidofágico de *R. prognathus* não se modificou substancialmente em presença de dois ou três indivíduos da sua espécie, juntos com um pequeno grupo de presas. Dois indivíduos de *R. prognathus* atacaram presas diferentes, na maioria destes casos, mas também observamos investidas conjuntas à mesma presa. Nas duas vezes em que isto ocorreu, a investida foi interrompida e os dois indivíduos se encontraram, uma vez nadando próximos um do outro por instantes, e a outra, afastando-se de imediato.

Nos experimentos de predação com *R. prognathus* em água turva, os predadores foram mortos e fixados após o período de observação. O *Roeboides* mantido por 9 h com dois *Astyanax* ingeriu 31 escamas das presas. Os dois *Roeboides* colocados juntos por 6 h com um *Astyanax* continham, respectivamente, 12 e 5 escamas no estômago, somente de *Astyanax*, e não apresentavam lesões no corpo. Um dos dois indivíduos mantidos juntos ingeriu duas larvas de Diptera, Chaoboridae, provavelmente vindas na lama do rio espalhada na água do aquário.

O comportamento lepidofágico de *R. paranensis* é semelhante ao de *R. prognathus*, tendo sido observado em sessões totalizando cerca de 11 h. *R. paranensis* parece preferir as presas que permanecem a meia-água e algumas vezes foi observado atacando a região ventral das presas.

4. Conteúdo do tubo digestivo

Todos os estômagos examinados continham alimento, em geral somente escamas. A tabela I mostra os itens alimentares encontrados nos estômagos de uma amostra de *R. prognathus* e *R. paranensis*, de dimensões semelhantes e capturados em sintopia, em julho de 1979. Mais de 50% dos estômagos, de ambas as espécies, continha apenas escamas; nos restantes havia também insetos. As escamas em geral eram ciclóides, semelhantes às de *Astyanax* e *Tetragonopterus* (em seis casos, as escamas foram identificadas como sendo de *A. bimaculatus*). As dimensões das escamas ingeridas variaram entre 2 e 7 mm e o seu número, de 1 a cerca de 100, num dado conteúdo estomacal. Não parece haver relação direta entre o número e as dimensões das escamas presentes num estômago. Em alguns conteúdos havia dois ou três tipos de escamas e um deles as continha ciclóides e ctenóides. As escamas, dentro do estômago de um *Roeboides*, em geral estão dispostas em pilhas de variadas dimensões e, algumas vezes, em diferentes graus de digestão e coalescência. Quando muito coalescidas, a pilha apresenta-se



9

Figura 9 - Representação esquemática da sequência dos principais eventos no comportamento lepidofágico de *Roë boides prognathus*.

consistente, com formato lenticular e aspecto "vítreo". Nestas condições, as escamas se apresentam muito desgastadas, reduzidas a lâminas delgadas. No intestino dos três espécimes examinados foram encontrados aglomerados de substância de cor branca e consistência pastosa. Ao exame sob microscópio, a substância apresenta-se amorfa, com raros vestígios de escamas. Os insetos adultos, encontrados nos conteúdos estomacais das duas espécies de *Roebooides*, eram representados por Hemiptera aquáticos (Naucoridae) e as formas larvárias eram principalmente de Diptera, em *R. prognathus* e Trichoptera, em *R. paranensis*.

Tabela I - Itens alimentares encontrados no conteúdo estomacal de duas espécies de *Roebooides* (frequência de ocorrência, em %)

Espécies	N	escamas	insetos aquáticos	
			(adultos)	(imaturos)
<i>R. prognathus</i> (48-69 mm)	13	92,3	23,0	30,7
<i>R. paranensis</i> (50-67 mm)	14	93,0	0,0	50,0

As medidas entre parênteses referem-se ao comprimento-padrão.

Nos estômagos de dois espécimes jovens de *R. prognathus* (25 e 30 mm), não havia escamas, sendo encontrados insetos, principalmente larvas de Diptera e poucos crustáceos (Ostracoda). Um espécime maior (36 mm) continha larvas de Diptera e escamas, com 1 a 2 mm de diâmetro. Em dois espécimes pequenos de *R. paranensis* (34 e 36 mm) foram encontrados somente vestígios de crustáceos. Numa amostra adicional de 26 indivíduos de *R. prognathus* (73-116 mm, abril de 1981), encontramos 100% de escamas e 12,5% de insetos aquáticos (adultos e imaturos). As escamas eram ciclôides, na sua maioria, podendo haver mais de um tipo num mesmo estômago (num deles havia escamas ctenóides, semelhantes às de Cynopotaminae). O diâmetro das escamas ingeridas variou entre 3 e 12 mm e o seu número, de 1 a cerca de 80.

O comprimento do tubo digestivo de *R. prognathus* representa cerca de 50 a 60% do seu comprimento-padrão. O esôfago é curto, com paredes grossas; o estômago é volumoso, de formato aproximadamente ovóide; os oito cecos pilóricos são longos; o intestino apresenta três alças, com dimensões semelhantes entre si.

DISCUSSÃO

1. Morfologia

O corpo alongado, em *Roeboides prognathus*, provavelmente representa uma especialização ao modo de vida predatório. A maior parte dos peixes com hábitos predatórios, em particular os piscívoros, possui corpo alongado (Nikolski, 1963). Em *R. prognathus*, a forma alongada e o perfil baixo podem facilitar arremetidas bruscas e rápidas, necessárias ao tipo especial de predação praticado por esta espécie. Para Acestorhynchinae, um grupo com hábitos predatórios, Menezes (1969) sugeriu linha evolutiva notável pela redução gradual na altura do corpo, concomitante ao alongamento da cabeça. Acompanhando estas modificações, nota-se uma especialização progressiva nos hábitos alimentares deste grupo de Characidae, uma tendência que Sazima (1980) apontou como possível também entre as espécies de *Roeboides*. Em relação às demais espécies do gênero, *R. prognathus* possui premaxilar mais alongado e dentes dos mais modificados, no formato, dimensões e grau de exteriorização. Menezes (1969) ressaltou o fato das mudanças em arranjo e formato dos dentes poderem revelar muito a respeito de evolução e afinidades entre as espécies de um dado grupo de peixes. Temos poucas dúvidas ao sugerir que, dentro do gênero, *R. prognathus* representa uma das espécies mais especializadas para a lepidofagia. Sazima (1980) apresentou diversas características morfológicas, ecológicas e comportamentais, de três espécies de *Roeboides* e sugeriu certas tendências evolutivas no gênero, em analogia com os estudos de Menezes (1969, 1976), sobre Acestorhynchinae e Cynopotaminae. Entretanto, somente estudos extensos e comparativos, nos moldes dos feitos por Menezes (1969, 1976) e complementados com os de caráter eto e ecológico, é que poderiam prover as linhas evolutivas mais razoáveis em *Roeboides*.

O tipo de especialização bucal existente em *R. prognathus*, embora represente adaptação eficaz para a lepidofagia, provavelmente restringe a dieta do seu portador. No entanto, animais especializados num determinado tipo de alimento estão muito bem adaptados para explorar vantajosamente um ou poucos itens, cujas populações sejam estáveis e sua presença, previsível (Alcock, 1975). O alimento principal de *R. prognathus*, escamas, além de estar presente numa grande variedade de peixes sintópicos com este predador, é renovável por regeneração e, portanto, pode ser considerado estável e previsível.

Géry (1959) e Roberts (1970) sugeriram ser *Roeboides* um gênero filogeneticamente próximo de *Charax* (para Géry, este segundo gênero seria o ancestral de *Roeboides*). Parece bastante razoável supor que *Roeboides* tenha-se originado de uma forma semelhante a *Charax*, sendo possível imaginar a especialização gradual dos dentes de *Roeboides* a partir de uma dentição semelhante à encontrada em alguns outros Characinae, como *Heterocharax*, por exemplo. Espécimes jovens de *Roeboides* tem dentição em posição "normal", embora com base ligeiramente hipertrofiada (Roberts, 1970). No decorrer da ontogenia de *R. prognathus*, é possível observar uma mudança na dentição, do tipo "carnívoro generalizado" para "lepidófago es-

pecializado". Concomitantemente a exteriorização e reforço dos dentes, há passagem de regime insetívoro para lepidófago (Roberts, 1970; presente estudo).

Breder (1927) comentou a possível relação entre o hábito lepidofágico e as escamas de *R. occidentalis*, que são pequenas, delgadas e aderentes. Roberts (1970) considerou estas características como adaptação para reduzir "auto-predação" (predação intra-específica). No entanto, verificamos que *R. prognathus*, assim como diversas outras espécies de lepidófagos, é perfeitamente capaz de remover escamas de indivíduos da sua espécie, com golpes semelhantes aos usados contra as suas presas. Talvez os mecanismos mais importantes para prevenir lepidofagia intra-específica, em *R. prognathus*, sejam de natureza comportamental (distanciamento entre os indivíduos, reconhecimento de sinais específicos), embora escamas pequenas e aderentes possam reduzir os danos, quando ataqués de fato ocorrerem.

2. Hábitos

Kramer (1978) encontrou *R. guatemalensis* em remansos, com fundo lodoso ou pedregoso e sem vegetação, situação semelhante à observada por nós em relação a *R. prognathus* no rio Cuiabá. Afora isto, poucas informações existem sobre os ambientes ocupados pelas espécies de *Roeboides*. A atividade diurna e o hábito de permanecer estacionário a meia-água, observados em *R. prognathus* e *R. paranensis*, foram também relatados para *R. guatemalensis* por Zaret & Rand (1971).

No rio Cuiabá, *R. prognathus* (assim como *R. paranensis* e *R. bonariensis*) foi encontrado em águas turvas, por vezes com visibilidade muito reduzida. Diversas espécies de *Roeboides* possuem séries de poros na região cefálica, denominados "pit-lines" por Géry (1966). Possivelmente, trata-se de estruturas sensitivas, utilizadas para detecção de presas em águas com pouca visibilidade. Os resultados dos experimentos em água turva, apresentados aqui, parecem apoiar esta sugestão. Atividade predatória crepuscular, ou mesmo noturna, também poderia estar relacionada com tais estruturas.

Breder (1927) comentou que *R. occidentalis* ataca e mata um indivíduo da sua espécie que mostre abrasão mínima na pele, sem indicar, contudo, se estas agressões ocorrem em condições naturais ou cativo. A tendência para atacar indivíduos lesados, da própria espécie, é encontrada em diversos grupos animais (Eibl-Eibesfeldt, 1970). Segundo Paysan (1975), *R. guatemalensis* é espécie de cardume, porém agressiva (note-se que Paysan se referiu a animais mantidos em cativeiro). As informações disponíveis são insuficientes para dar uma idéia do comportamento social das espécies de *Roeboides*:

3. Comportamento lepidofágico

Roberts (1970) referiu uma observação, sobre ataque de *R. guatemalensis* à presa, feita por C. Leon: o predador aproximou-se de um exemplar de *Astyanax* sp., golpeou-o com o focinho ("butt the other") e, em seguida, recolheu as escamas destacadas, à medida que afundavam. Desconhecemos outras

observações sobre o comportamento lepidofágico de *Roeboides*.

A inspeção à distância, as manobras cautelosas e o modo lento de acercar-se da presa, sugerem que *R. prognathus* age, primariamente, como predador furtivo ("stalk predator": Curio, 1976). A translucidez do corpo provavelmente é vantajosa nestas circunstâncias. Este modo cauteloso de aproximação pode também ser considerado como prévio a um ataque dissimulado, como se o predador "não estivesse interessado na presa" (Curio, 1976), sendo esta impressão fortalecida pelos volteios feitos próximo à presa, antes do ataque.

O ataque a partir de uma posição estacionária, feito por *R. prognathus* nas ocasiões em que a presa se desloca até a sua proximidade, é semelhante à tática empregada por alguns predadores de tocaia ("ambush predator": Curio, 1976). Segundo Kramer (1978), *R. guatemalensis* também tocaia a presa. A inspeção à distância, os movimentos pouco perceptíveis e a translucidez do corpo, de *R. prognathus*, parecem também ser vantajosos na tática de tocar a presa. Ao lado disto, a translucidez e a imobilidade podem proporcionar defesa contra predadores visualmente orientados (Edmunds, 1976).

O fato da maioria dos golpes de *R. prognathus* ser desferida no sentido da cabeça para a cauda da presa, chamou-nos a atenção. Para avaliar a maneira dos dentes mamilares servirem para destacar escamas do corpo da presa, usamos um espécime recém-morto de *R. prognathus* e um, vivo, de *Astyanax bimaculatus*. Golpeando levemente o flanco deste último com o focinho do *Roeboides*, verificamos que os golpes dados no sentido da cabeça para a cauda destacam as escamas com menor esforço. Usando um modelo feito com tubo plástico e pontas rombas de alfinetes, obtivemos um efeito semelhante. Por tanto, julgamos que o sentido dos golpes, "a favor" das escamas, esteja relacionado à maior facilidade em destacá-las desta maneira. Por outro lado, no momento em que ataca assim orientado, o predador expõe-se a uma eventual retaliação, pois a presa fica momentaneamente fora do seu campo visual (no de correr do golpe, o predador fica em direção oposta à da presa). É possível que o volteio, comumente realizado por *R. prognathus* em seguida ao ataque, reduza a sua vulnerabilidade nestas circunstâncias. Uma vez que este predador ataca presas bem maiores que ele próprio, por vezes agressivas ou predatórias (Breder, 1927) e potencialmente danosas, o volteio pode adquirir valor defensivo, permitindo afastamento ou desvio de um revide. Além disso, o volteio possibilita recolher as escamas destacadas no decorrer do golpe, podendo ser esta a sua função primária, senão única. O comportamento de abocar escamas destacadas, que estejam afundando, parece ser característico dos peixes lepidófagos, tendo sido observado na maioria das espécies estudadas (Roberts, 1970; Major, 1973; Sazima, 1980).

O comportamento de roer, para retirar escamas, é facilitado pelo desenvolvimento do premaxilar de *R. prognathus* e pela conformação da região visada no corpo da presa, uma vez que apenas o dorso foi atingido em investidas deste tipo. Provavelmente, os dentes recurvos e dirigidos para a frente, nas séries premaxilar e dentária, são os que deslocam as escamas

neste tipo de ataque. Embora o grau de especialização bucal de *R. prognathus* permita retirada eficaz de escamas no dorso das vítimas, por outro lado dificulta ou até impede o aproveitamento de presas muito próximas à superfície.

Uma das poucas diferenças observadas, no comportamento lepidofágico de *R. prognathus* e *R. paranensis*, é certa propensão a atacar presas situadas próximo ao fundo e a meia-água, respectivamente. É possível que esta propensão também ocorra em condições naturais, diminuindo a sobreposição de dieta destas duas espécies de *Roeboides*, sintópicas e afins. Divergências em comportamento são os primeiros mecanismos postos em ação, para diminuir ou evitar competição por alimento, entre espécies afins (Werner & Hall, 1977)

Dos aspectos observados no comportamento lepidofágico de *R. prognathus* e *R. paranensis*, nenhum parece ser suficiente para indicar como poderia ter-se originado a lepidofagia neste gênero. Admitindo ser *Roeboides* derivado de um ancestral predador, piscívoro ou carnívoro generalizado, é possível imaginar uma das vias evolutivas pela qual a perseguição de peixes possa ter originado a lepidofagia: ingestão de escamas destacadas durante investidas mal-sucedidas a cardumes (Sazima, 1980) Uma boa parte de Tetragnopterinae e Cheirodontinae, presas habituais de diversos peixes piscívoros, possui escamas facilmente destacáveis mesmo com um golpe brando. Se por acaso, numa investida à presa, o predador não a sujeita porém solta-lhe algumas escamas e aproveitá-las como alimento, esta seria uma das maneiras de como piscivoria pode ter dado origem a lepidofagia. Explicação semelhante foi proposta por Goulding (1980) para o encontro de grande quantidade de escamas soltas, no conteúdo estomacal de alguns indivíduos de *Hydrolicus pectoralis* (Guenther), Cynodontidae, um predador piscívoro. Uma outra possibilidade, para a origem da lepidofagia em *Roeboides*, é discutida adiante, ao tratar de hábitos alimentares.

4. Conteúdo do tubo digestivo

A Tabela I pode sugerir, à primeira vista, dieta semelhante para *R. prognathus* e *R. paranensis*. No entanto, os insetos ingeridos pertencem a categorias diferentes, além de haver probabilidade das escamas terem sido retiradas de peixes de espécies distintas e/ou em diferentes alturas na coluna de água, reduzindo mais ainda a sobreposição aparente de regime alimentar. Um estudo extenso, baseado em amostras maiores e coletadas em épocas diversas do ano, esclareceria este aspecto da ecologia das duas espécies de *Roeboides*.

A tendência a ingerir proporcionalmente mais escamas que outros itens alimentares, no decorrer do desenvolvimento, indicada nos resultados aqui obtidos para *R. prognathus*, está de acordo com os dados de Roberts (1970) sobre a mesma espécie. À medida que o indivíduo cresce e os seus dentes se reforçam e exteriorizam, o hábito lepidofágico torna-se mais pronunciado, em diversas espécies de *Roeboides* (Naércio A. Menezes, comunicação pessoal). Também em *Catoprion mento* (Cuvier), um Serrasalminae lepidófago, a ingestão proporcional de escamas aumenta à medida que os indivíduos crescem (Vieir-

ra & Géry, 1979)

Sazima (1980) encontrou um isópode parasito, Cymothoidae, num conteúdo estomacal de *R. bonariensis*. Este tipo de crustáceo vive agarrado à pele ou à mucosa de peixes, com frequência sobre o flanco ou o pedúnculo caudal. A ocorrência deste item (pouco digerido e com exclusão de qualquer outro alimento, inclusive escamas) sugere fortemente que o crustáceo tenha sido catado no corpo de um outro peixe. Cata de ectoparasitos havia sido sugerida por Whitfield & Blaber (1978) e Sazima & Uieda (1980) como uma das possíveis origens para o hábito de ingerir escamas, representando uma possibilidade adicional na evolução da lepidofagia em *Roeboidea*.

O aspecto geral do tubo digestivo de *R. prognathus* (asim também de *R. paranensis* e *R. bonariensis*) é semelhante ao de algumas espécies de Characidae, como *Galeocharax kneri* (Steindachner) e *Cynopotamus amazonus* (Guenther) nas quais, contudo, encontramos intestino pouco mais curto e maior número de cecos pilóricos. Pode-se dizer que, em aspecto geral e proporções, o tubo digestivo de *Roeboidea* aproxima-se ao de diversas espécies carnívoras (insetívoras, piscívoras) de Characoidei (Knoeppel, 1970). Entretanto, Alexander (1964) havia chamado atenção para o fato da semelhança, do tubo digestivo de certos Characoidei, provavelmente representar afinidade filogenética, não refletindo diferenças de dieta.

Em resumo, *R. prognathus* parece ser um lepidófago especializado, com certas características, morfológicas e comportamentais, claramente adaptativas para tal modo de vida, ao passo que outras parecem ser comuns a diversas espécies de peixes com hábitos predatórios.

AGRADECIMENTOS - Somos gratos, aos Drs Naércio A. Menezes e Heraldo A. Britski, por discussão de idéias e diversas sugestões; ao Sr. Manoel Vieira da Silva e família, por generosa hospitalidade em Cuiabá; aos Srs. Aquino Machado e João B. da Silva, por auxílio no trabalho de campo; a Virgínia S. Uieda, por ajuda no trabalho de laboratório e leitura do manuscrito. Agradecemos, também, a bolsa concedida a Ivan Sazima pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)

REFERÊNCIAS

- ALCOCK, J, 1975. *Animal behavior: an evolutionary approach*. XI + 547 pp. Sinauer Associates, Sunderland.
- ALEXANDER, R. McN., 1964. Adaptations in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fishes. *J. Linn. Soc. (Zool)*, 45:169-190.
- BREDER, C.M., JR., 1927. The fishes of the Rio Chucunaque drainage, eastern Panama. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 57:91 - 176.
- CURIO, E., 1976. *The ethology of predation*. X + 249 pp. Springer, Berlin.
- EDMUNDS, M., 1974. *Defence in animals*. XVII + 357 pp. Longman, Harlow.

- EIBL-EIBESFELDT, I., 1970. *Ethology: the biology of behavior*. XIV + 530 pp. Holt, Rinehart and Winston, New York
- GÉRY, J., 1959. Contribution à l'étude des poissons Characoides (Ostariophysi) (II). *Roeboezodon* gen. n. de Guyane, redescription de *R. guyanensis* (Puyo, 1948) et relations probables avec les formes voisines. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 31:403-409.
- GÉRY, J., 1966. Endemic characoid fishes from the upper Rio Cauca at Cali, Colombia. *Ichthyologica*, January: 13-24.
- GÉRY, J., 1977. *Characoids of the world*. 672 pp. T.F.H. Publications, Neptune City.
- GOULDING, M., 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. XII + 280 pp. Univ. California Press, Berkeley.
- KNOEPEL, H.A., 1970. Food at central Amazonian fishes. Contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain-forest-streams. *Amazoniana*, 2:257-352.
- KRAMER, D.L., 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59:976-985.
- MAJOR, P.F., 1973. Scale-feeding behavior of the leatherjack et, *Scomberoides lysan* and two species of the genus *Oligoplites* (Pisces: Carangidae) *Copeia*, 1973:151-154.
- MENEZES, N.A., 1969. Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces, Characidae) *Arq. Zool. S. Paulo*, 18:1-150.
- MENEZES, N.A., 1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei) *Arq. Zool. S. Paulo*, 28:1-91.
- MENEZES, R.S. & OLIVEIRA E SILVA, S.L., 1949. Alimentação de Cacunã, "*Roeboides prognathus*" (Boulenger), da bacia do rio Parnaíba, Piauí (Actinopterygii, Characidae, Characinae) *Revta. bras. Biol.*, 9:235-239.
- NIKOLSKY, G.V., 1963. *The ecology of fishes*. 352 pp. Academic Press, London.
- PAYSAN, K., 1975. *The Hamlyn guide to aquarium fishes*. 239 pp. Hamlyn, London.
- SIGNALBERI, C.T., 1975. Una nueva especie del genero *Roeboides* Guenther del rio Paraná: *Roeboides paranensis* sp. nov. (Pisces, Characidae) *Physis*, 34:151-155.
- ROBERTS, T.R., 1970. Scale-eating American characoid fishes, with special reference to *Probolodus heterostomus*. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 38:383-390.
- SAZIMA, I., 1977. Possible case of aggressive mimicry in a neotropical scale-eating fish. *Nature*, 270:510-512.
- SAZIMA, I., 1980. Estudo comparativo de algumas espécies de peixes lepidófagos (Osteichthyes). Tese de doutoramento, Universidade de São Paulo.
- SAZIMA, I. & UIEDA, V.S., 1980. Comportamento lepidofágico de *Oligoplites saurus* e registro de lepidofagia em *O. palometa* e *O. saliens* (Pisces, Carangidae) *Revta. bras. Biol.*, 40:701-710.
- VIEIRA, I. & GÉRY, J., 1979. Crescimento diferencial e nutrição em *Catoprion mento* (Characoidei) Peixe lepidófago da Amazônia. *Acta Amazonica*, 9:143-146.

- WERNER, E.E. & HALL, D.J., 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae) *Ecology*, 58:869 - 876.
- WHITFIELD, A.K. & BLABER, S.J.M., 1978. Scale-eating habits of the marine teleost *Terapon jarbua* (Forsk.) *J. Fish Biol.*, 12:61-70.
- ZARET, T.M. & RAND, A.S., 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52:336-342.