



MARCO AURÉLIO AZEVEDO

ANÁLISE COMPARADA DE CARACTERES REPRODUTIVOS EM
TRÊS LINHAGENS DE CHARACIDAE (TELEOSTEI:
OSTARIOPHYSI) COM INSEMINAÇÃO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Biologia Animal, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul,
como requisito parcial à obtenção do título de
Doutor em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia Comparada

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

Co-orientador: Prof. Dr. John Robert Burns

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2004

ANÁLISE COMPARADA DE CARACTERES REPRODUTIVOS EM
TRÊS LINHAGENS DE CHARACIDAE (TELEOSTEI:
OSTARIOPHYSI) COM INSEMINAÇÃO

MARCO AURÉLIO AZEVEDO

Aprovada em 25/10/2004

Profa. Dra. Érica Maria Pellegrini Caramaschi

Profa. Dra. Sandra Maria Hartz

Profa. Dra. Vera Lúcia da Silva Valente Gaiesty

Prof. Dr. Luiz Roberto Malabarba

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pela bolsa (Processo: 141718/2000-5) e auxílios concedidos (Processos: 464545/2000-5 e 476821/2003-7) e pela reativação da verba de bancada.

Ao meu orientador, Luiz Roberto Malabarba, pela excelente orientação, pelas idéias compartilhadas, por sua grande contribuição à minha formação como ictiólogo, pelo incentivo à minha carreira e pela amizade ao longo de nove anos. Muito obrigado.

Ao meu co-orientador, John Robert Burns, por sua importante e qualificada participação neste trabalho e pela motivação, mesmo à distância.

À Professora Clarice Fialho, por toda ajuda prestada e pelos ensinamentos sobre metodologias de estudo de reprodução de peixes.

Ao PPG Biologia Animal UFRGS, em especial à secretária Geórgia Garcia, e ao Departamento de Zoologia UFRGS por todo auxílio.

Às Professora Irani Quagio-Grassiotto e Elisa Gregório e aos colegas do Centro de Microscopia Eletrônica da Unesp Botucatu, Maria Helena, Euleda, Nivalde e Sheila, pela dedicação e carinho com que me receberam e por viabilizarem o treinamento e as análises de microscopia necessárias a este trabalho.

À técnica Circe Machado, do Laboratório de Histologia UFRGS, pelo auxílio.

Ao colega Fábio Flores-Lopes, figura ilustre nos agradecimentos de todos aqueles que trabalham com histologia no laboratório.

Ao colega Vinícius Bertaco, por disponibilizar os exemplares de *Hollandichthys*, permitindo a realização de parte desta tese.

Aos responsáveis pela coleção científica do Laboratório de Ictiologia UFRGS, Giovanni Neves, Juan Anza e Juliano Ferrer, pela catalogação do material e atualização

e digitalização dos dados da coleção, facilitando o acesso e o trabalho de todos os pesquisadores do laboratório.

Aos colegas do laboratório de ictiologia UFRGS, Adriana, Aline, Ana Paula, Andrea Schaan, Andréa Thomaz, Ariane, Carlos Eduardo, Cláudio, Cristina Batista, Cristina Luísa, Daniela, Diego, Fábio, Giovanni, Jacira, José Roberto, Juan, Júlia, Juliano, Ludmila, Marco, Rodrigo, Taís, Tatiana, Thomas e Vinicius, meus agradecimentos pela amizade e por toda e qualquer ajuda.

Ao Vinicius, à Ana, à Taís e ao Dudu, que me permitiram participar de seus trabalhos.

Aos professores Carlos Lucena, Laura Verrastro e Vera Gaiesty, pela leitura crítica do meu exame de qualificação.

Ao Dr. Fernando Becker, pelos artigos e idéias emprestadas.

Aos colegas do laboratório de Herpetologia UFRGS, nosso “grupo irmão”, pela parceria e amizade.

Aos alunos das turmas 2000/02 e 2001/01 do curso de Ciências Biológicas UFRGS, que me oportunizaram uma importante experiência didática durante a disciplina de Zoologia de Campo.

Aos demais amigos e colegas com quem convivi durante a realização desta tese e que certamente ajudaram de alguma forma.

À minha família, em especial aos meus sobrinhos, Juliano, Kauã, Pedro e Luísa. À Mara e à Mati, por tudo.

SUMÁRIO

Agradecimentos	iii
Resumo	1
Abstract	4
Introdução geral: Análise comparada de caracteres reprodutivos em três linhagens de Characidae (Teleostei: Ostariophysi) com inseminação	6
Capítulo I: Evolução, comportamento, história de vida e filogenia: um estudo de caso em peixes caracídeos com inseminação	20
Capítulo II: Biologia reprodutiva de <i>Diapoma terofali</i> (Eigenmann, 1915) (Teleostei: Glandulocaudinae) do rio Ibicui da Faxina, sul do Brasil	48
Capítulo III: Biologia reprodutiva de <i>Macropsobrycon uruguayanae</i> Eigenmann, 1915 (Characidae: Cheirodontinae: Compsurini) do rio Ibicui, Rio Grande do Sul, Brasil	95
Capítulo IV: Ocorrência de inseminação e descrição da morfologia do testículo e ultraestrutura do espermatozóide de espécies de <i>Hollandichthys</i> (Eigenmann, 1909) (Ostariophysi: Characidae)	154
Capítulo V: Características da reprodução de espécies de Characidae (Teleostei: Characiformes) e suas relações com o tamanho corporal e filogenia	192
Síntese dos resultados	232

**ANÁLISE COMPARADA DE CARACTERES REPRODUTIVOS EM TRÊS
LINHAGENS DE CHARACIDAE (TELEOSTEI: OSTARIOPHYSI) COM
INSEMINAÇÃO**

RESUMO

As espécies de peixes de água doce neotropicais constituem um dos agrupamentos mais diversos do planeta, tanto em termos de riqueza de espécies como em relação à diversidade de formas, comportamentos e modos de vida. A reprodução é um dos aspectos mais interessantes e importantes desta plasticidade, podendo-se encontrar praticamente todos os mecanismos de reprodução sexuada entre as espécies de peixes. Apesar da importância do conhecimento sobre a reprodução dos peixes, relativamente poucos estudos tratam deste tema, sobretudo se considerado o número de espécies descritas para o Neotrópico. Há poucos anos, a maioria dos trabalhos sobre reprodução de peixes contemplavam as espécies de maior porte, de interesse comercial. Nos últimos anos, vem aumentando o volume de informações disponíveis acerca das características reprodutivas de espécies de menor porte, sobretudo aquelas da família Characidae, a mais numerosa entre os Characiformes neotropicais. Embora represente um importante avanço, o conhecimento da biologia reprodutiva das espécies de água doce de grande ou pequeno porte é ainda incipiente. Além disso, muitos trabalhos deixam de abordar vários aspectos da reprodução das espécies estudadas, dificultando a análise comparada do conjunto de dados disponíveis, bem como o estabelecimento de padrões reprodutivos para a ictiofauna do Neotrópico. Este trabalho visa contribuir para o conhecimento da biologia reprodutiva de espécies de peixes de água doce da família Characidae, oferecendo novas informações sobre diversos aspectos da reprodução de três espécies que apresentam uma estratégia reprodutiva peculiar, a inseminação,

pertencentes a três linhagens diferentes de caracídeos. O trabalho objetiva ainda analisar estes dados, juntamente com os disponíveis na literatura, dentro do contexto da filogenia e da biologia comparada, procurando compreender melhor os padrões e processos envolvidos nos aspectos reprodutivos destas espécies. O primeiro trabalho apresentado (“Evolução, comportamento, história de vida e filogenia: um estudo de caso em peixes caracídeos com inseminação”) discute a influência das relações genealógicas e filéticas na reprodução e no comportamento, e o uso de caracteres reprodutivos e comportamentais como ferramentas em análises filogenéticas. No segundo trabalho (“Biologia reprodutiva de *Diapoma terofali* (Eigenmann, 1915) (Teleostei: Glandulocaudinae) do rio Ibicui da Faxina, sul do Brasil”), são apresentados diversos dados sobre reprodução e desenvolvimento de caracteres sexuais secundários de *Diapoma terofali*, da subfamília Glandulocaudinae. Da mesma forma, o terceiro trabalho (“Biologia reprodutiva de *Macropsobrycon uruguayanae* Eigenmann, 1915 (Characidae: Cheirodontinae: Compsurini) do rio Ibicui, Rio Grande do Sul, Brasil”) trata sobre os aspectos da reprodução e desenvolvimento de caracteres sexuais secundários em *Macropsobrycon uruguayanae*, um caracídeo inseminado pertencente subfamília Cheirodontinae. No quarto trabalho (“Ocorrência de inseminação e descrição da morfologia do testículo e ultraestrutura do espermatozóide de espécies de *Hollandichthys* (Eigenmann, 1909) (Ostariophysi: Characidae)”), é descrita a ocorrência de inseminação em espécies do gênero *Hollandichthys*, pertencente a uma terceira linhagem de Characidae com inseminação. Também são descritas as características morfológicas e da ultraestrutura dos espermatozoides destas espécies. Por fim, o quinto trabalho que compõe esta tese (“Características da reprodução de espécies de Characidae (Teleostei: Characiformes) e suas relações com o tamanho corporal e filogenia”), reúne as informações existentes na literatura sobre reprodução de espécies

de Characidae e formula hipóteses sobre a existência de alguns padrões reprodutivos em Characidae e sobre suas possíveis explicações evolutivas. São também discutidas as relações entre estes supostos padrões, o tamanho corporal e as relações filogenéticas das espécies da família.

**COMPARATIVE ANALYSIS OF REPRODUCTIVE CHARACTERS IN THREE
LINEAGES OF CHARACID FISHES (TELEOSTEI: OSTARIOPHYSI)
BEARING INSEMINATION**

ABSTRACT

The Neotropical freshwater fish fauna comprises one of the most diverse group of vertebrates in the World considering species richness as well as diversity of body shape, behavior and life strategies. Reproduction is one of the most interesting and important aspects of such plasticity, occurring practically all mechanisms of sexual reproduction among its species. Besides its importance, there are few studies dealing with reproduction of fishes, even considering the number of species described to the Neotropics. Until recently, most studies on reproductive biology were directed to large body size species of commercial value. In the last few years, there is an increasing volume of information available for the smaller size species, mainly of the family Characidae, the most diverse family among Neotropical characiforms. Although important, the knowledge of the reproductive biology of freshwater fish species is still scarce, and most papers available deal with a few aspects of the subject making difficult comparative analyses and the establishment of reproductive patterns for the Neotropical fish fauna. This paper aims to contribute to the knowledge of the reproductive biology of the freshwater characid fishes, furnishing new information about several aspects of reproduction of three species belonging to three different lineages of characid fishes that share a peculiar reproductive strategy: the presence of insemination. It is also an objective to analyze these data, along with those available on literature, in a phylogenetic context, to explain the patterns and processes involved in the reproductive characters of these fishes. The first paper (“Evolution, behavior, life history an

phylogeny: a case study in characid fishes bearing insemination”) discusses the influence of the genealogical and phyletic relationships in reproduction and behavior, and the use of these characters in the establishment of phylogenetic relationships. The second paper (“Reproductive biology of *Diapoma terofali* (Eigenmann, 1915) (Teleostei: Glandulocaudinae) from rio Ibicuí da Faxina, southern Brazil”), presents data on the reproduction and development of secondary sexual characters in *Diapoma terofali* of the Glandulocaudinae. In a similar way, the third paper (“Reproductive biology of *Macropsobrycon uruguayanae* Eigenmann, 1915 (Characidae: Cheirodontinae: Compsurini) from rio Ibicuí, Rio Grande do Sul, Brazil”) deals with the reproduction and development of secondary sexual characters in *Macropsobrycon uruguayanae*, an inseminating characid species of the Cheirodontinae. The fourth paper (“Presence of insemination and description of testis morphology and ultrastructure of the sperm cells in *Hollandichthys* (Eigenmann, 1909) (Ostariophysi: Characidae)”), describes the presence of insemination among *Hollandichthys* species, belonging to a third insemination lineage of characid fishes. It is also described the morphological characters of sperm and testis, as well as the ultrastructure of the sperm cells of these species. The fifth paper (“Reproductive characters of characid fish species (Teleostei: Characiformes) and its relation with body size and phylogenetic history”), gathered information from the literature about reproduction of several characid species and formulates hypotheses about some reproductive patterns in Characidae and possible explanations. It is also discussed the relation between these detected patterns, body size and phylogenetic relationships among the members of the family.

INTRODUÇÃO

Estima-se que os peixes compreendem entre 47 a 51% do total de espécies de vertebrados do mundo (Groombridge, 1992). Cerca de 24% destas espécies de peixes ocorrem em águas doces neotropicais (Vari & Malabarba, 1998). Tão surpreendente quanto a grande diversidade de espécies de peixes no planeta e, particularmente, nas águas epicontinentais do Neotrópico, é a sua imensa diversidade de formas, comportamentos e modos de vida, o que permite que esta fauna ocupe os mais variados tipos de ambientes.

Um dos aspectos mais importantes e interessantes da plasticidade alcançada pelos peixes é o número diverso de estratégias reprodutivas utilizadas por diferentes grupos. Em um mesmo ambiente podemos, muitas vezes, encontrar padrões reprodutivos muito distintos entre os membros de uma comunidade íctica. Em alguns casos, espécies intimamente aparentadas exibem estratégias reprodutivas diferentes e, em outros, espécies filogeneticamente distantes convergem independentemente para o mesmo tipo de estratégia.

A maioria dos peixes neotropicais de água doce apresenta fecundação externa, com a fusão de gametas acontecendo no meio aquático. Um pequeno grupo de espécies, pertencentes a diferentes grupos, apresenta modos alternativos de fecundação.

Segundo Jamieson (1991), entre os teleósteos, um grupo intercontinental de peixes, a fecundação interna é um evento relativamente raro, sendo considerada uma característica derivada secundariamente de formas de fecundação externa. A superordem de teleósteos Ostariophysi, a qual reúne os Characiformes e Siluriformes, juntamente com as ordens Gymnotiformes, Cypriniformes e Gonorhynchiformes, constitui em torno de 65% do total de espécies de peixes do planeta, com mais de 6.500 espécies (Nelson, 1994). Apesar disso, dentro desta superordem, nenhum caso de

fecundação interna é conhecido até o momento. Entretanto, em duas famílias de Siluriformes, Auchenipteridae e Scoloplacidae, a presença de inseminação foi verificada (von Ihering, 1937; Loir *et al.*, 1989; Burns *et al.*, 2000).

Entre os Characiformes, um número crescente de espécies da família Characidae tem sido caracterizado como peixes com inseminação. Primeiramente, esta estratégia foi descrita para os membros da subfamília Glandulocaudinae (Burns *et al.*, 1995). Posteriormente, fêmeas inseminadas foram também encontradas em membros de Cheirodontinae (Burns *et al.*, 1997), em *Bryconamericus pectinatus*, *Bryttanichthys axelrodi*, “*Cheirodon*” *ortegai*, *Monotocheirodon pearsoni*, em dois gêneros de Characidae ainda não descritos (Burns *et al.* 2000), em uma espécie do gênero *Creagrutus* Gunther 1864 e uma espécie do gênero *Knodus* (J. R. Burns, comunicação pessoal), e em um terceiro gênero de caracídeo ocorrente na bacia do rio Uruguai, também não descrito (L. R. Malabarba, comunicação pessoal). Mais recentemente, foram observados ovários inseminados em fêmeas de espécies *Hollandichthys* (Azevedo dados não publicados, Bertaco, 2003).

O exato momento da fecundação dos ovócitos nestes peixes ainda não é conhecido, uma vez que ovócitos fertilizados, em qualquer estágio de desenvolvimento, não foram encontrados no interior dos ovários (Burns *et al.*, 1995; 1997; Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000). Diante disto, tem se utilizado o termo inseminação para caracterizar a estratégia adotada por estes peixes.

O mecanismo reprodutivo de Glandulocaudinae foi denominado por Vazzoler (1996) como superfetação, no qual ocorreria armazenamento de espermatozóides no interior dos ovários, que permaneceriam ativos durante longos períodos, fecundando vários lotes de ovócitos. Esta caracterização, entretanto, pode não ser correta, uma vez

que este mecanismo ainda não foi bem estudado e o armazenamento de espermatozoides por longos períodos não foi devidamente testado.

Burns *et al.* (1997) sugerem que a inseminação surgiu independentemente em Glandulocaudinae e em membros de Cheirodontinae. Apesar disso, algumas características importantes parecem ser compartilhadas entre os peixes com inseminação:

Fecundidade

Estudos recentes tem chamado a atenção para o fato de que espécies de Glandulocaudinae apresentam uma fecundidade relativa menor, sugerindo um baixo investimento energético na produção de ovócitos provavelmente porque a inseminação nestes peixes oferece maior garantia de fecundação, mesmo com um número menor de ovócitos. Este padrão foi bem caracterizado em *Diapoma speculiferum*, *Pseudocorynopoma doriae*, *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis* (Azevedo *et al.*, 2000; Azevedo, 2000). Também em *Corynopoma riisei* e *Creagrutus* sp. foi verificada uma fecundidade média relativamente baixa (Winemiller, 1989). A fecundidade já foi comparativamente avaliada entre espécies com inseminação e espécies de fecundação externa. As espécies de queirodontíneos com fecundação externa, *Cheirodon ibicuihensis* e *Serrapinnus calliurus*, apresentaram maior investimento na produção de ovócitos do que os glandulocaudíneos *D. speculiferum* e *P. doriae* (Azevedo *et al.*, 2000). Apesar disto, algumas espécies de Characidae proximamente aparentadas a Glandulocaudinae mas que não apresentam inseminação também mostram fecundidade baixa (Lampert, 2003). Desta forma esta característica não está necessariamente relacionada à inseminação. Além disso, alguns valores de fecundidade encontrados na literatura podem referir-se a lotes de ovócitos e não à fecundidade total, sendo

necessários estudos sobre o tipo de desova destas espécies para melhor compreender o esforço energético empregado na produção de ovócitos.

Além dos trabalhos acima citados, dados de fecundidade de caracídeos inseminados são disponíveis apenas para *Compsura heterura* (Oliveira, 2003), não existindo informação quanto a fecundidade de outras espécies de Characidae com inseminação.

Tecidos glandulares

Algumas modificações morfológicas, supostamente associadas à inseminação, são descritas para glandulocaudíneos. A subfamília é caracterizada pela presença, em machos adultos, de uma estrutura formada por modificações de escamas e raios na nadadeira caudal, associada a um tecido glandular hipertrofiado (com exceção de Diapomini). Em pelo menos uma espécie, *C. riisei*, células glandulares ativas já foram encontradas na estrutura caudal de machos sexualmente ativos (Atkins & Fink, 1979). Segundo Nelson (1964), esta estrutura funcionaria como uma glândula de feromônio que aumentaria a resposta da fêmea durante a corte. Em Cheirodontinae, vários membros da tribo Compsurini (*Compsura* spp. *Macropsobrycon uruguayanae*, *Saccoderma* spp., *Kolpotocheiroduon theloura* e *Acinocheiroduon melanogramma*) apresentam modificações na região da nadadeira caudal, semelhantes mas aparentemente não homólogas as observadas em Glandulocaudinae (Malabarba & Weitzman, 1999).

Burns & Weitzman (1996) descreveram um outro tecido glandular, modificado a partir de tecidos da região anterior da cavidade branquial, em machos maduros de *C. riisei*. Neste caso, os filamentos branquiais, na porção anterior dos primeiros arcos branquiais, são fusionados e suas células perdem a função respiratória. Estes autores sugeriram tratar-se também de uma glândula de feromônio. Segundo Bushmann *et al.*

(2002), este tecido glandular está presente em pelo menos 12 gêneros e 19 espécies de Glandulocaudinae. Recentemente foi também descrita e estudada a glândula branquial dos machos das espécies de Cheirodontinae *Cheirodon ibicuhiensis* (C. L. C. Oliveira, comunicação pessoal), *Compsura heterura* e *Odontostilbe* sp. (Oliveira, 2003), além das espécies *incertae sedis* em Characidae *Bryconamericus iheringii*, *B. stramineus* (Lampert, 2003) e *Aphyocharax anisitsi* (Gonçalves, in prep.).

Morfologia de testículos e espermatozóides, dimorfismo sexual e corte

Em diversas espécies de Glandulocaudinae também foram verificadas modificações na morfologia dos testículos, - presença de uma área de armazenamento de espermatozóides (Burns *et al.*, 1995) - e na morfologia dos espermatozóides, - presença de um colar citoplasmático envolvendo o flagelo (Pecio & Rafinski, 1994; 1999), alongamento do núcleo espermático e formação de pacotes de espermatozóides (Burns *et al.*, 1995). Além disso, caracteres sexuais secundários e um complexo comportamento de corte supostamente relacionados a este tipo de fecundação são conhecidos para algumas espécies (Nelson, 1964). O alongamento do núcleo espermático foi também observado em sete espécies de Cheirodontinae estudadas por Burns *et al.* (1997).

Apesar dos trabalhos citados, poucos estudos dedicaram-se ao conhecimento dos aspectos reprodutivos e das modificações morfológicas possivelmente associadas à inseminação de espécies de Glandulocaudinae e, menos ainda, de espécies inseminadas de outros grupos de Characidae, dificultando a compreensão das vantagens adaptativas deste tipo de estratégia reprodutiva, bem como a utilização destas características como ferramentas na resolução das relações de parentesco entre estas espécies.

Diante disso, um estudo envolvendo os aspectos relacionados com a reprodução destas espécies de estratégias reprodutivas ou com adaptações morfológicas

semelhantes, pode contribuir para compreensão da evolução destas características em um contexto filogenético, fornecendo subsídios para futuros estudos sistemáticos ou ainda, permitindo o entendimento das pressões seletivas que atuaram, e talvez ainda atuem, para o desenvolvimento destas características nos diferentes grupos.

A análise detalhada de algumas estruturas poderia, por exemplo, fornecer evidências da origem independente das mesmas, testando a informação filogenética já existente. Por outro lado, a presença de características morfológicas homólogas em alguns grupos, poderia sugerir a formação de subclados naturais dentro de Characidae, contribuindo para a resolução da filogenia da família.

Filogenia de caracídeos com inseminação

O recente trabalho de Malabarba e Weitzman (2003) propõe a monofilia da família Characidae com base na presença de ganchos ósseos nas nadadeiras. Além disso, estes autores reconhecem alguns clados naturais dentro da família.

A filogenia de Cheirodontinae foi relativamente bem resolvida a partir da revisão de Malabarba (1998). Este autor reconheceu 58 espécies de Cheirodontinae (além de vários taxons não descritos) as quais habitam a maioria das drenagens da América do Sul e Central, sendo os únicos Characiformes encontrados a oeste dos Andes no Chile. Todos os queirodontíneos com inseminação pertencem a uma mesma tribo, Compsurini, definida em parte por esta característica reprodutiva.

Uma hipótese de relações entre as espécies de Glandulocaudinae foi proposta por Weitzman & Menezes (1998), a qual representa um avanço considerável na compreensão das relações entre clados da subfamília. Diversas modificações morfológicas supostamente relacionadas à reprodução são utilizadas mas, segundo os próprio autores, para uma filogenia estável do grupo, há necessidade de estudos mais detalhados de algumas espécies e gêneros. A subfamília é composta por cerca de 50

espécies (Weitzman *et al.*, 1988; Menezes & Weitzman, 1990; Menezes & Vazzoler, 1992; Weitzman *et al.*, 1994), ocorrendo desde o sul da Costa Rica até o Equador, em drenagens do Pacífico, e até o norte da Argentina, em drenagens do Atlântico (Menezes & Weitzman, 1990).

Quanto a *Creagrutus*, o gênero foi diagnosticado por Vari & Harold (1998) como uma unidade filogenética dentro de Characidae, baseado principalmente em características ósseas. O autor considerou ainda que *Piabina argentea* constitui grupo irmão de *Creagrutus*. O gênero se distribui do sul da América Central até o Paraguai, na América do Sul. Até o momento são reconhecidas 61 espécies (Vari & Harold, 1998).

Os gêneros *Knodus* e *Bryconamericus* foram incluídos por Géry (1977) em um grupo associado a *Hemibrycon*, dentro da tribo Tetragonopterini, juntamente com, *Nematobrycon*, *Mycrogenis*, *Ceratobranchia* e *Bryconacidnus*, sendo reconhecidos por Malabarba & Weitzman (2003) como membros de um grupo natural denominado de Clado A, incluindo ainda *Creagrutus*, *Piabina* e a subfamília Glandulocaudinae, além de outros gêneros de Characidae.

Em relação a *Hollandichthys*, Bertaco (2003) descreveu cinco espécies novas para o gênero, reconhecendo um total de oito espécies e fornecendo também informações acerca da distribuição geográfica e da filogenia do grupo. O gênero distribui-se em rios costeiros e ilhas marinhas do norte do Rio Grande do Sul ao sul do Rio de Janeiro e no alto rio Tietê na drenagem continental do alto rio Paraná. As suas relações de parentesco mais próximas foram definidas por Bertaco (2003) da seguinte maneira: (*Nematocharax* + ((*Nematobrycon* + (*Aphyocharax* + *Rachoviscus*)) + (*Hollandichthys* + *Pseudochalceus*))).

Brittanichthys axelrodi, “*Cheirodon*” *ortegai*, *Monotocheirodon pearsoni*, bem como os novos gêneros e espécies para os quais foi verificada a inseminação, constituem em unidades *incertae sedis* dentro de Characidae.

Nove espécies de caracídeos com inseminação ocorrem no estado do Rio Grande do Sul, sendo seis Glandulocaudinae: *D. speculiferum*, *D. terofali*, *P. doriae*, *M. microlepis*, *M. rheocharis* e *M. inequalis*. *Diapoma speculiferum* é uma espécie endêmica do sistema da laguna dos Patos, *D. terofali* é descrita para a bacia do rio Uruguai e *P. doriae* ocorre na bacia do Prata, sistema da laguna dos Patos e sistema do rio Tramandaí. *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis* ocorrem em corpos d’água pertencentes ao sistema do rio Tramandaí e *M. inequalis* ocorre no sistema da laguna dos Patos e lagoa Mirim (Menezes & Weitzman, 1990). Apenas um Cheirodontinae com inseminação, *M. uruguayanae*, é descrito para o estado, ocorrendo na bacia do rio Uruguai e sistema da laguna dos Patos. Além destas, um novo gênero e espécie não descrita ocorre em corpos d’água do sistema do rio Uruguai. A espécie de *Hollandichtys* descrita para o estado (*Hollandichthys* sp. n A - Bertaco, 2003) ocorre em corpos d’água pertencentes ao sistema do rio Tramandaí. Populações de *D. speculiferum*, *P. doriae*, *M. microlepis* e *M. rheocharis* do estado já foram estudadas quanto ao período reprodutivo mas para as demais espécies, nenhum estudo foi feito.

OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivos:

- estudar a reprodução de espécies de Characidae com inseminação, analisando o período reprodutivo e a fecundidade de *Diapoma terofali* e *Macropsobrycon uruguayanae*;
- estudar a ocorrência e o desenvolvimento de ganchos nas nadadeiras anal e ventrais de *D. terofali* e *M. uruguayanae*;
- descrever as modificações nas brânquias de *M. uruguayanae*; ampliando o conhecimento sobre esta estrutura supostamente relacionada à reprodução;
- descrever a ocorrência de inseminação, de modificações do testículo e da ultraestrutura do espermatozóide de *Hollandichthys*;
- reunir estas informações com as já disponíveis para outras espécies, a fim de avaliar a evolução destas características em um contexto filogenético.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Atkins, D. L. & W. L. Fink. 1979. Morphology and histochemistry of the caudal gland of *Corynopoma riisei* Gill. *Journal of Fish Biology*, 14:465-469.
- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 84p.
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 2000(4):983-989.
- Bertaco, V. A. 2003. Taxonomia e filogenia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae) do sul e sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado não publicada, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 159p.
- Burns, J. R. & S. H. Weitzman. 1996. Novel gill-derived gland in the male swordtail characin, *Corynopoma riisei* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae) *Copeia*, 1996(3): 627-633.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman; H. J. Grier & N. A. Menezes. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 210: 45-53.
- Burns, J. R. B., S. H. Weitzman, & L. R. Malabarba. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Copeia*, 1997(2): 433-438.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, , L. R. Malabarba, & A. Downing Meisner. 2000. Sperm modifications in inseminating Ostariophysian fishes, with new documentation of

- inseminating species. P. 255. *In*: B. Norberg, O. S. Kjesbu, G. L. Taranger, E. Andersson and S. O. Stefansson (eds): Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Fisiology of Fish: Institute of Marine Research and University of Bergen.
- Bushmann, P. J., J. R. Burns & S. H. Weitzman. 2002. Gill derived glands in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 253:187-195.
- Géry J. 1977. Characoids of the world. T. F. H. Publications, Neptune City, 672 p.
- Groombridge, B. 1992. Global Biodiversity. Status of the Earth's living resources. World Conservation Monitoring Center. Chapman and Hall: London. 585 p.
- von Ihering, R. 1937. Oviductal fertilization in the South American catfish, *Trachycorystes*. *Copeia*, 1937:201-205.
- Jamieson, B. G. M. 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lampert, V. R. 2003. Biologia reprodutiva de duas espécies do gênero *Bryconamericus* (Characidae: Tetragonopterinae) dos sistemas dos rios Jacuí e Urugui, RS. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre 73p.
- Loir, M., C. Cauty, , P. Planquette, & P. Y. LeBail. 1989. Comparative study of the male reproductive tract in seven families of South-American catfishes. *Aquat. Living Resour.*, 2:45-56.
- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.

- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 1999. A new genus and species of South American fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) with a derived caudal fin, including comments about inseminating cheirodontines. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112(2):410-432.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1):67-151..
- Menezes, N. A. & A. E. de M. Vazzoler. 1992. Reproductive characteristics of Characiformes. pp. 60-70. *In*: W. C. Hamlett (ed.): *Reproductive biology in the south american vertebrates*. New York: Springer-verlag.
- Menezes, N. A. & S. H. Weitzman. 1990. Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguay. *Proceedings of Biological Society of Washington*, 103: 380-426.
- Nelson, J. S. 1994. *Fishes of the world*. 3ed. John Wiley & Sons, New York. 600 p.
- Nelson, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *University of California Publisher Zoology*, 75: 59-152.
- Oliveira, C. L. C. 2003. Análise comparada de caracteres reprodutivos e da glândula branquial de duas espécies de Cheirodontinae (Teleostei: Characidae). Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre 80p.

- Pecio, A. & J. Rafinski. 1994. Structure of the testis, spermatozoon and spermatozeugmata of *Mimagoniates barberi* Regan 1907 (Teleostei, Characidae), an internal fertilizing, oviparous fish. *Acta Zoologica*, 75: 179-185.
- Pecio, A. & J. Rafinski. 1999. Spermogenesis in *Mimagoniates barberi* Regan, 1907 (Teleostei: Ostariophysi: Characidae), an oviparous, internally fertilizing fish. *Acta Zoologica*, 80:35-45.
- Vari, R. P. & A. S. Harold. 1998. The genus *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae): monophyly, relationships, and undetected diversity. Pp. 245-260. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: An Overview. In: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Vazzoler, A. E. A. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI. 169 p.
- Weitzman, S. H., S. V. Fink, A. Machado Allison & R. Royero L. 1994. A new genus and species of Glandulocaudinae (Teleostei, Characidae) from southern Venezuela. *Ichthyological Exploration Freshwaters*, 5: 45-54.
- Weitzman, S. H. & N. A. Menezes. 1998. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. Pp. 171-192. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.

- Weitzman, S. H., N. A. Menezes & M. J. Weitzman. 1988. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei, Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of the other freshwater fish in eastern and southeastern Brazil. *In*: W. R. Heyer and P. E. Vanzolini (eds): Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, pp. 379-427.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

EVOLUÇÃO, COMPORTAMENTO, HISTÓRIA DE VIDA E FILOGENIA: UM ESTUDO DE CASO EM PEIXES CARACÍDEOS COM INSEMINAÇÃO

*Marco Aurélio Azevedo*¹

Luiz Roberto Malabarba^{1,2}

*John Robert Burns*³

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e PPG Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. E-mail: arruaca@vortex.ufrgs.br

²Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

³Department of Biological Science, The George Washington University

INTRODUÇÃO

Quando Darwin afirmou, em “*The Origin of Species*” (1872, p. 346), que “the characters which naturalists consider as showing true affinities between any two or more species, are those which have been inherited from a common parent, all true classification being genealogical” foram dados os conceitos básicos para o desenvolvimento de uma biologia comparada voltada para uma classificação com base na descendência filética. Ainda em “*A Origem das Espécies*”, Darwin expandiu estas idéias em um capítulo dedicado ao “instinto”, no qual compara, entre outras coisas, aspectos comportamentais de formigas. Com isso, Darwin fornecia também as bases da etologia comparada.

Apenas no fim do século XIX e começo do século XX alguns autores realizaram estudos do comportamento animal sob a perspectiva de Darwin, ou seja, associando o comportamento com a relação filogenética dos organismos (Whitman,

1899; Heinroth, 1911; Herrick, 1911a, 1911b, 1911c; Ducke, 1913; Chapin, 1917; Wheeler, 1919; Petrunkevitch, 1926; Friedmann, 1929; Plath, 1934; Stonor, 1936; Emerson, 1938 e Milne & Milne, 1939, *apud McLennan et al.*, 1988).

Uma relação mais precisa entre comportamento e sistemática foi estabelecida por Mayr (1942) na obra “*Systematics and the origin of species*”: “It has been found that these often rather superficial morphological characters are generally correlated with a considerable number of physiological and biological characters. In modern taxonomic publications we find more and more references to characters which are not purely morphological, such as ecological requirements, migratory status, pairing habits, seasonal occurrence, vertical distribution and so on. In fact, these biological differences are often more striking than the morphological ones.” Também Diver (1939), comparando duas espécies de moluscos, aponta que: “The courtship behavior, the general habits, and the range of habitats of *Cepaea hortensis* are just as diagnostic as are the shape of its spire, the structure of its radula or the number of its mucous gland.”

Segundo McLennan *et al.* (1988), o estudo do comportamento numa perspectiva evolutiva veio a florescer nas décadas de 40 e 50, sem que, entretanto, tenha se dado a devida importância a esta questão, havendo grande ceticismo sobre o tema, como se pode observar na afirmação de Starck (1959 *apud McLennan et al.*, 1988): “Assumir relações evolutivas com base em padrões de comportamento não é justificável quando estes contradizem a informação morfológica. Os métodos morfológicos podem, portanto, permanecer na base do sistema natural.”

Uma das principais críticas à utilização de caracteres comportamentais em sistemática é a dificuldade de estabelecer homologias, a qual seria fruto da falta de correlações morfológicas no comportamento (Atz, 1970). McLennan *et al.* (1988) ponderam que a percepção de Atz é baseada no entendimento de que a variação de um

caráter (no caso, comportamental) dentro de uma espécie automaticamente o desqualifica da análise de relações entre espécies e citam o comportamento de corte em peixes gasterosteídeos para exemplificar que existem caracteres etológicos que são úteis à sistemática, pelo menos a um dado nível. Estes autores apontam, ainda, que os organismos são o resultado de uma interação dinâmica entre sistemas de desenvolvimento - genéticos, fisiológicos, morfológicos e comportamentais - não havendo razão para acreditar que um sistema contém mais informação sobre relações evolutivas do que os outros. Também acreditam que dados comportamentais podem ser tratados da maneira necessária a uma análise filogenética rigorosa.

A história de vida de um organismo foi conceituada por Begon *et al.* (1987) como sendo o padrão de seu crescimento, diferenciação e, especialmente, reprodução, ao longo de sua vida. Assim como os caracteres comportamentais, as características de história de vida dos organismos tem sido relacionadas, na maior parte das vezes, com fatores ecológicos, sendo suas variações interpretadas como “*a set of co-adapted traits designed, by natural selection, to solve particular ecological problems*” (Stearns, 1976).

Os organismos podem, entretanto, apresentar algumas características em virtude de seu legado histórico (filogenia) (Brooks, 1985). Sendo assim, algumas características da história de vida podem não representar uma adaptação ao ambiente em curso mas podem estar presentes simplesmente porque foram herdadas de um táxon ou população ancestral (Coddington, 1988). Winemiller (1989) analisou dez caracteres relacionados a história de vida de 71 espécies de peixes de água doce da Venezuela, verificando que os mesmos são influenciados pelo tamanho corporal e filogenia, particularmente ao nível de ordem e aponta que, se estas características representam adaptações e, portanto, são derivadas de seleção natural, o isolamento de um componente filogenético não seria surpresa. De modo semelhante, Gotelli & Pyron (1991) encontraram correlações

significativas entre o tamanho corporal as relações de parentesco de espécies de minnows enquanto Becker *et al.* (2003) discutiram as relações das características de história de vida com a filogenia de peixes do gênero *Odontesthes* (Atherinopsidae). Desta forma, a história de vida, bem como o comportamento, podem constituir ferramentas úteis em sistemática.

A aplicação destas características em análises filogenéticas pode ser problemática justamente pela dificuldade em distinguir os efeitos históricos da influência ecológica nos padrões de história de vida. Além disso, nos níveis taxonômicos mais altos, as diferenças nesses padrões tendem a ser mais pronunciadas (Pianka, 1970), enquanto nos níveis mais baixos estas diferenças são menos evidentes (Murphy, 1989), o que poderia dificultar a detecção de variações nestes padrões ao nível de família, gênero e espécie.

Apesar disto, relações entre história de vida e filogenia tem sido feitas por alguns autores (Kramer, 1978; Wooton, 1984; Hutchings & Morris, 1985; Winemiller, 1989 e Gotelli & Pyron, 1991, Becker *et al.*, 2003). Wooton (1992) hipotetiza diversos fatores como determinantes do padrão de história de vida dos organismo, entre eles o fator genético ou filogenético. Naturalmente existem variações genéticas nas características de história de vida em populações naturais e evidências de que estas características respondem a pressões seletivas, tais como tamanho específico de predação [fator ecológico] (Reznick *et al.*, 1990). Entretanto, como afirma Wooton (1992), estas respostas estão dentro do quadro geral dos padrões de história de vida da espécie.

Nos trabalhos sobre história de vida de peixes sob o enfoque evolutivo, dentre as características biológicas mais utilizadas destacam-se o tamanho da estação reprodutiva, fecundidade, tamanho de ovócito, cuidado parental, tamanho máximo atingido e idade

ou tamanho de maturação, ou seja, características direta ou indiretamente relacionadas com a reprodução. A maioria dos trabalhos sobre este tema avalia apenas o quão determinados padrões de história de vida ou de comportamento são disseminados dentro de um táxon natural, sugerindo que a presença destas características no grupo em questão pode estar relacionada à história genealógica. Poucos são os trabalhos que efetivamente utilizam estes padrões como uma ferramenta de análise em sistemática, tanto pela falta de informações desta natureza disponíveis para boa parte dos grupos de organismos, quanto pela falta de uma metodologia que dê tratamento adequado a estes dados.

A interpretação destes padrões numa perspectiva filogenética não deve, contudo, ser entendida apenas como mais uma fonte de caracteres para sistemática. O enfoque entre estes dois campos tem se mostrado útil na compreensão da evolução da história de vida e do comportamento em uma variedade de táxons (Dobson, 1985; Sillén-Tullberg, 1988; Carpenter, 1989; Murphy, 1989, *apud* Gotelli & Pyron, 1991). Segundo Kochmer & Handel (1986), a filogenia poderia ser usada como “hipótese nula” para o teste de modelos ecológicos.

A realidade é que, 130 anos após o trabalho de Darwin e 36 anos depois que Willi Hennig postulou os fundamentos teóricos e metodológicos da classificação filogenética (Sistemática Filogenética, 1966); o campo da biologia comparada ainda deixa de explorar muitas possibilidades de análise e interpretação, sendo insipiente no que se refere à aproximação e integração entre as áreas da sistemática filogenética e os estudos evolutivos em comportamento e história de vida.

ESTRATÉGIA REPRODUTIVA E FILOGENIA EM PEIXES NEOTROPICAIS

Apesar dos avanços feitos principalmente nos últimos 20 anos, o estado atual de conhecimento sobre sistemática, ecologia e biologia geral das espécies de peixe de água doce neotropicais é ainda incipiente, sobretudo quando comparado ao volume de informações disponíveis para a maioria das espécies de peixe do resto do mundo (Böhlke *et al.*, 1978, Vari & Malabarba, 1998).

Segundo Lowe-McConnell (1987), os peixes tropicais de água doce exibem uma grande diversidade de atributos morfológicos, fisiológicos e ecológicos. Esta diversidade pode ser estendida aos peixes de água doce neotropicais como um todo. Se, por um lado, a diversidade de características e a complexidade de relações dentro dessa fauna torna difícil o estudo e a compreensão dos seus padrões biológicos e evolutivos, por esta mesma razão se faz necessária a integração de diferentes ferramentas e metodologias de análise que abarquem a grande quantidade de dados possíveis e que dêem conta desta complexidade.

Conforme Winemiller (1989), a despeito do pequeno número de estudos comparados sobre estratégias reprodutivas de peixes tropicais, esta fauna diversa de peixes propicia um excelente sistema de avaliação de padrões de história de vida.

PERSPECTIVAS DE ESTUDO EM CARACÍDEOS INSEMINADOS

A maioria dos peixes neotropicais de água doce apresenta fecundação externa, com a fusão de gametas acontecendo no meio aquático. Um pequeno número de espécies, pertencentes a diferentes grupos, apresenta modos alternativos de fecundação.

Segundo Jamieson (1991), entre os teleósteos, um grupo intercontinental de peixes, a fecundação interna é um evento relativamente raro, sendo considerada uma característica derivada secundariamente de formas de fecundação externa. A superordem de teleósteos Ostariophysi, a qual reúne os Characiformes e Siluriformes, juntamente com as ordens Gymnotiformes, Cypriniformes e Gonorhynchiformes, constitui em torno de 64% do total de espécies de peixes de água doce do planeta, com mais de 6.500 espécies (Nelson, 1994). Apesar disso, dentro desta superordem, nenhum caso de fecundação interna é conhecido até o momento. Entretanto, em duas famílias neotropicais de Siluriformes, Auchenipteridae e Scoloplacidae, foi verificada a presença de inseminação (von Ihering, 1937; Loir *et al.*, 1989; Burns *et al.*, 2000).

Entre os Characiformes, um número crescente de espécies da família Characidae tem sido caracterizado como peixes com inseminação. Primeiramente, esta estratégia foi descrita para os membros da subfamília Glandulocaudinae (Burns *et al.*, 1995). Mais recentemente, fêmeas inseminadas foram também encontradas em membros da tribo Compsurini de Cheirodontinae (Burns *et al.*, 1997) e em espécies pertencentes à diversos gêneros de Characidae: *Hollandichthys* (Azevedo, dados não publicados), *Attonitus*, *Bryconamericus*, *Brittanichthys*, "*Cheirodon*" *ortegai*, *Creagrutus*, *Knodus*, *Monotocheirodon* e alguns gêneros não descritos (Burns & Weitzman, in press).

Tanto nas espécies de Siluriformes quanto nas de Characidae, o exato momento da fecundação dos ovócitos ainda não é conhecido, uma vez que ovócitos fertilizados, em qualquer estágio de desenvolvimento, não foram encontrados no interior dos ovários

(Burns *et al.*, 1995; 1997; Burns & Weitzman, in press., Azevedo *et al.*, 2000). Diante disto, tem se utilizado o termo inseminação para caracterizar a estratégia adotada por estes peixes.

Algumas adaptações morfológicas tem sido descritas para espécies inseminadas de Characidae. Embora essencialmente morfológicas, estas adaptações estão supostamente relacionadas ao tipo de reprodução e à história de vida, e são potencialmente informativas em estudos de filogenia destes caracídeos. A própria presença de inseminação já foi empregada como um caráter para a formulação de hipóteses de monofiletismo de dois grupos em Characidae: a subfamília Glandulocaudinae (Weitzman & Menezes, 1998) e a tribo Compsurini de Cheirodontinae (Malabarba, 1998). As possíveis vantagens que estas adaptações morfológicas representam são discutidas por Burns & Weitzman (in press) mas em termos de filogenia, estas características são ainda muito pouco exploradas. Estas, aliadas a outras informações, como as de história de vida, podem contribuir para o conhecimento da evolução da reprodução e da inseminação destas espécies e das relações entre as mesmas. Algumas destas adaptações são brevemente descritas abaixo:

a) Alongamento do núcleo espermático – a mudança na forma do núcleo da célula é provavelmente a adaptação mais comum entre os teleósteos com inseminação (Jamieson, 1991; Mattei, 1991), sendo observada em todas as espécies inseminadas de Characidae listadas por Burns & Weitzman (in press), exceto nas dos gênero *Planaltina* (Glandulocaudinae) e *Kolpotocheirodon* (Compsurini, Cheirodontinae), e nas espécies *Knodus* sp. e *Attonitus irisae* (*incertae sedis*). O grau de alongamento do núcleo espermático difere dependendo da espécie, variando de espermatozóides com núcleo ligeiramente alongado ou ovóide, até núcleos extremamente alongados, alcançando 31,6 µm de comprimento e menos de 0,7 µm de largura em *P. doriae* (Burns, *et al.*, 1995).

O grau de alongamento do núcleo espermático foi empregado na formulação de hipóteses de relações em Glandulocaudinae (Weitzman & Menezes, 1998) e Cheirodontinae (Malabarba, 1998; Malabarba & Weitzman, 1999; Malabarba & Weitzman, 2000).

De acordo com Burns & Weitzman (in press), o alongamento do núcleo espermático representa uma vantagem seletiva em espécies com inseminação, pois facilita a penetração e o deslocamento dos espermatozóides no ovário. A pressão seletiva exercida por este fator possibilitaria a evolução independente e o progressivo alongamento do esperma nas várias espécies de caracídeos com inseminação. A análise dos dados disponíveis, entretanto, nos permite supor tanto a aquisição independente de alongamento do núcleo espermático como a presença de um fator histórico na determinação da forma e tamanho do núcleo espermático em caracídeos com inseminação (Malabarba, 1998; Weitzman & Menezes, 1998).

O próprio fato de observarmos desde aquasperma (espermatozóides de núcleo arredondado a oval, comum em peixes de fecundação externa) até núcleos espermáticos com diversos graus de alongamento em dois grupos monofiléticos de Characidae (subfamília Glandulocaudinae e tribo Compsurini de Cheirodontinae), nos permite formular a hipótese de evolução independente do alongamento do núcleo espermático nos dois grupos. Em outro nível de análise, entretanto, a morfologia especializada dos espermatozóides extremamente alongados das duas espécies de *Pseudocorynopoma* são mais parcimoniosamente aceitos como herança de um ancestral comum do que aquisições independentes dos dois táxons.

b) Formação de pacotes de espermatozóides - em algumas espécies inseminadas grandes quantidades de espermatozóides são encontrados dispostos lado a lado, algumas vezes envoltos por substância rica em carboidratos, sendo chamados de

“spermatozeugmata” (Burns *et al.*, 1995). Até o momento, dois tipos de “empacotamento” são conhecidos entre os Ostariophysi. No primeiro deles, os espermatozoides são compactados durante a espermiogênese, dentro dos espermatocistos. Este tipo é encontrado em *Trachelyopterus lucenai* (Meisner *et al.*, 2000), gêneros *Scopaeocharax*, *Tytocharax* e *Xenurobrycon* de Glandulocaudinae e em um novo gênero (Burns & Weitzman, in press). No segundo caso, espermatozoides soltos são compactados dentro dos ductos espermáticos durante a espermição. Este tipo é encontrado nos gêneros *Glandulocauda* e *Mimagoniates*, de Glandulocaudinae (Burns & Weitzman, in press.).

c) Zona de armazenamento de esperma nos testículos - todas as espécies de Glandulocaudinae apresentam uma grande área da região posterior do testículo aspermiogênica, servindo para estocagem de espermatozoides maduros (Burns *et al.*, 1995). Este caráter foi empregado por Weitzman & Menezes (1998) para a formulação da hipótese de monofiletismo de Glandulocaudinae. Recentemente, esta adaptação foi encontrada também em *Hollandichthys* (Azevedo, dados não publicados).

d) Tecido glandular hipertrofiado na base do pedúnculo caudal de machos - constituído por células secretoras mucosas holócrinas, este tecido é encontrado em todas as espécies de Glandulocaudinae com exceção da tribo Diapomini (Daniel, 2002). Encontra-se associado à escamas e/ou raios modificados na nadadeira caudal. Estruturas similares mas distintas são encontradas em membros de Compsurini (Malabarba, 1998; Malabarba & Weitzman, 1999; Malabarba & Weitzman 2000), porém não existem análises relativas a presença ou não de tecido glandular associado.

e) Glândula branquial - em diversas espécies (mas não todas) de Glandulocaudinae, algumas espécies de Cheirodontinae, além de diversos caracídeos *incertae sedis*, os filamentos branquiais ventrais mais anteriores do primeiro par de

arcos branquiais são fusionados. Neste local, as lamelas branquiais primárias e secundárias perdem a função respiratória, sendo constituídas somente por células secretoras. Este tecido está presente, inclusive, em espécies não inseminadas de Characidae como *Cheirodon ibicuiensis* (Oliveira, 2003), *Bryconamericus iheringi* (Lampert, 2003) e *Aphyocharax anisitsi* (Gonçalves, in prep). Ainda não se sabe se este tecido glandular representa uma característica homóloga entre estas espécies.

f) Dimorfismo sexual secundário – de acordo Malabarba & Weitzman (2003), com raras exceções, a presença de ganchos nos raios das nadadeiras dos machos é uma característica comum as espécies das famílias Characidae e Gasteropelecidae. Em algumas espécies inseminadas, o dimorfismo sexual secundário limita-se a presença destes ganchos nas nadadeiras anal e pélvicas dos machos (Weitzman *et al.*, 1985). Em outras espécies, vários tipos diferentes e mais evidentes de dimorfismo são encontrados, sempre nos indivíduos machos (Burns & Weitzman, in press). Caracteres de dimorfismo sexual secundário, principalmente aqueles relacionados às modificações de estruturas e tecidos na região caudal dos machos, tem se constituído em uma das principais fontes de informação para a reconstrução da filogenia de Glandulocaudinae (Weitzman *et al.*, 1985; Menezes & Weitzman, 1990; Weitzman & Menezes, 1998).

DADOS BIOLÓGICOS

Além das características morfológicas, adaptações importantes estão presentes na história de vida de algumas destas espécies com inseminação, as quais dizem respeito a fecundidade, período reprodutivo, sazonalidade da reprodução, comportamento de corte e hábito alimentar. Com exceção da última, estas adaptações também dizem respeito à reprodução mas não se sabe de que maneira se relacionam à estratégia reprodutiva destas espécies e nem até que ponto representam novidades evolutivas (apomorfias) compartilhadas pelas mesmas. A disseminação destas características em espécies supostamente pouco relacionadas dentro de Characidae, oferece uma boa oportunidade para o estudo das estratégias reprodutivas destes peixes numa perspectiva evolutiva. Além de contribuir para uma melhor compreensão da evolução destas características dentro do grupo, estes estudos podem contribuir para a resolução das relações entre espécies da família. Estas características são listadas e discutidas abaixo:

a) Fecundidade: Fecundidade corresponde a medida da capacidade de produção de ovócitos por cada indivíduo da população e pode ser descrita em termos absolutos – número de ovócitos por fêmea – ou relativos – número de ovócitos por peso da fêmea (Adebisi, 1987). Esta última medida permite uma comparação da fecundidade entre espécies de tamanhos diferentes, uma vez que o tamanho do peixe também influencia a capacidade de produção de ovócitos.

Estudos recentes tem chamado a atenção para o fato de que espécies de Glandulocaudinae apresentam valores de fecundidade relativa mais baixos do que espécies de Characidae de fertilização externa. Este padrão foi bem caracterizado na análise comparada da baixa fecundidade relativa das espécies de glandulocaudíneos com inseminação *Diapoma speculiferum*, *Pseudocorynopoma doriae*, *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis*, com a maior fecundidade relativa das espécies de

queirodontíneos com fecundação externa, *Cheirodon ibicuihensis* e *Serrapinnus calliurus* (Azevedo *et al.*, 2000; Azevedo, 2000). Além disso, a fecundidade relativa mostrou diferenças significativas entre as espécies de glandulocaudíneos avaliadas (Azevedo, 2000) (Tabela 1).

Segundo Azevedo (2000) e Azevedo *et al.* (2000), o significado adaptativo dessa característica está relacionado à suposição de que a inseminação resulta numa maior garantia de fecundação dos ovócitos, permitindo uma menor alocação de energia na produção destes. O recente trabalho de Lampert (2003), com duas espécies de *Bryconamericus*, as quais não apresentam inseminação, mostra, entretanto, que estas possuem também uma fecundidade relativa baixa. Também o glandulocaudíneo *Corynopoma riisei* e o caracídeo *Creagrutus* sp. aparentam ter uma fecundidade média relativamente baixa (Winemiller, 1989) (Tabela 1). Estes dados permitem formular outra hipótese para explicar a origem da reduzida produção de ovócitos nestes peixes. De acordo com Malabarba & Weitzman (2003), a subfamília Glandulocaudinae, juntamente com as espécies de *Bryconamericus*, *Creagrutus* e de alguns outros gêneros de Characidae formam um clado natural dentro da família, diagnosticado por algumas características morfológicas. Desta forma, a baixa fecundidade compartilhada pelas espécies deste clado pode ser uma característica surgida no ancestral comum do grupo, anterior e independente do surgimento da inseminação. Estimativas de fecundidade para outras espécies deste grupo seriam necessárias a fim de testar esta hipótese.

Naturalmente, a alocação de energia para o desenvolvimento, o crescimento, a maturação e a reprodução é dependente, até um certo nível, de variáveis ambientais como, por exemplo, a disponibilidade de alimento, o que poderia levar a crer que características como a fecundidade poderiam variar conforme o ambiente. Nas espécies de glandulocaudíneos estudadas, existe uma variação intra e interespecífica dos valores

de fecundidade. Contudo, não há razões para acreditar que a baixa produção de ovócitos, seja uma adaptação circunstancial, flexível às características momentâneas do ambiente, uma vez que foi verificada em diferentes espécies e gêneros em épocas e ambientes distintos, sendo improvável, ainda, que a fecundidade seja inibida enquanto outros aspectos do desenvolvimento permaneçam inalterados.

A maioria dos trabalhos sobre biologia reprodutiva não avaliam a fecundidade ou, se o fazem, não fornecem um valor relativo ao peso do animal (fecundidade relativa), o que permitiria uma melhor avaliação comparativa do investimento energético entre espécies de diferentes tamanhos corpóreos. Desta forma, as interpretações são limitadas. Ainda assim, as principais questões são: primeiro, baixos valores de fecundidade relativa representam uma novidade evolutiva de alguns membros de Characidae? Segundo, à que nível e em que grupo de espécies a redução da fecundidade representa uma novidade evolutiva homóloga compartilhada?

Do pouco que se sabe até o momento, é possível verificar que espécies mais derivadas de Glandulocaudinae e que apresentam adaptações à inseminação em maior número e grau, representadas por especializações dos testículos, espermatozóides e glândula caudal, como *P. doriae*, *M. microlepis* e *M. rheocharis*, apresentam fecundidade relativa significativamente menor do que *D. speculiferum*, espécie com um número menor destas adaptações e supostamente mais primitiva dentro do grupo (Azevedo, 2000).

b) Sazonalidade e duração da reprodução: Diversos autores apontam para a influência de fatores bióticos, como a disponibilidade de alimento, e abióticos, como temperatura, fotoperíodo e pluviosidade, no estabelecimento do período reprodutivo de peixes (Bye, 1989; Vazzoler & Menezes, 1992; Azevedo *et al.*, 2000). Vazzoler & Menezes (1992) sintetizam as informações acerca da reprodução de Characiformes da

América do Sul. Segundo os dados contidos neste trabalho, a maioria dos peixes neotropicais para os quais existe informação, inclusive os Characiformes, apresentam tipicamente uma reprodução sazonal, caracterizada por períodos reprodutivos intercalados por períodos de repouso (Vazzoler & Menezes, 1992). Para estes peixes a pluviosidade em regiões tropicais e a temperatura em regiões temperadas são normalmente os fatores apontados como determinantes do ciclo reprodutivo (Vazzoler & Menezes, 1992). Neste trabalho, entretanto, não existem dados sobre a reprodução de nenhuma espécie com inseminação.

Em relação a estes peixes inseminados, observa-se igualmente a ocorrência de sazonalidade reprodutiva em várias espécies, embora estudos com algumas espécies mostrem resultados diferentes (Tabela 1):

Uma população tropical de *Gephyrocharax atricaudata* apresentou indivíduos adultos e maduros em todos os meses de ano, sugerindo um período reprodutivo individual longo (Kramer, 1978). Winemiller (1989), trabalhando em uma região tropical da Venezuela e utilizando metodologia diferente da empregada por Kramer, verificou que a reprodução de *Gephyrocharax valenciae* dura 4 meses e de *Corynopoma riisei* dura 10 meses.

Menni & Almirón (1994) encontraram, em lagos artificiais de uma região temperada na Argentina, que a maioria da população de *Pseudocorynopoma doriae* foi composta por indivíduos maduros entre o fim do inverno e a primavera (cerca de 4 meses) e também no fim do verão (cerca de dois meses). Os mesmos autores verificaram altas frequências de indivíduos semi-esgotados (*spawing*) de *Diapoma terofali* entre os meses de agosto e novembro (fim do inverno e a primavera). A reprodução de uma população de *P. doriae* de uma região temperada do sul do Brasil ocorreu entre o outono e o início da primavera, quando as temperaturas foram mais

baixas (Melo, dados não publicados). Na mesma região, o período reprodutivo de *Diapoma speculiferum* foi estabelecido para os meses de primavera e verão (entre três e quatro meses), estando significativamente relacionado ao aumento da temperatura, ao período em que o peso relativo dos estômagos foi mais alto, e ao aumento do fotoperíodo, não mostrando correlação, porém, com a pluviosidade (Azevedo *et al.*, 2000). Populações de *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis* do sul do Brasil foram estudadas por Azevedo (2000). A primeira espécie mostrou reprodução sazonal, ocorrendo no final do outono e no inverno (cerca de quatro meses), sendo que somente o período reprodutivo das fêmeas mostrou correlação com a queda na temperatura, não havendo correlação entre o fotoperíodo, a pluviosidade e o peso relativo do estômago e a reprodução. *Mimagoniates rheocharis* não mostrou reprodução sazonal, havendo indivíduos maduros e não maduros durante todo ano. O autor sugere a existência de indivíduos dominantes na população (principalmente machos). Houve correlação apenas entre a reprodução dos machos e a queda no peso relativo dos estômagos, não havendo correlação com temperatura, fotoperíodo e pluviosidade. Além disso, os machos de *D. speculiferum* (Azevedo *et al.*, 2000), *M. microlepis* (Azevedo, 2000) iniciam a maturação gonadal antes das fêmeas, o que está de acordo com a idéia de que a corte e a inseminação da fêmea pelo macho podem ocorrer antes do período de desova. Isto constituiria uma vantagem adaptativa da inseminação pois possibilitaria que as fêmeas desovassem em condições favoráveis sem que a presença do macho fosse necessária. Situação semelhante foi verificada por Becker (2001) no siluriforme com inseminação *Trachelyopterus lucenai*.

Dentre as espécies de Glandulocaudinae estudadas, apenas *G. atricaudata* e *M. rheocharis* mostraram adaptações no ciclo reprodutivo que alteram o que parece ser o padrão primitivo de reprodução sazonal.

c) **Comportamento de corte e desova:** Nelson (1964), observou e descreveu detalhadamente diversos padrões de comportamento em aquário para algumas espécies de Glandulocaudinae. Um complexo comportamento de corte foi descrito para *Corynopoma riisei*, *Pseudocorynopoma doriae*, *Glandulocauda inequalis* (= *Mimagoniates inequalis*), e *Coelurichthys microlepis* (= *M. microlepis*). O autor encontrou que determinadas seqüências de movimentos eram comuns às espécies de glandulocaudíneos, havendo diferenças interespecíficas na frequência e intensidade de alguns movimentos: “*Behaviorally, the male C. microlepis lacks the rhythmic Gulping and Croaking characteristics of G. inequalis, and has a more pronounced and quite distinctive Zigzagging movement.*” Comparando estes padrões com os observados em outros caracídeos, Nelson verificou que alguns movimentos são semelhantes nos dois grupos mas apontou evidências comportamentais de que os glandulocaudíneos são de fato aparentados. Por fim, concluiu que o ancestral comum de Glandulocaudinae foi provavelmente de fertilização interna, possuía tecido glandular na base da cauda, viveu e se alimentou na superfície da água e é derivado há não muito tempo de membros do gênero *Bryconamericus* de Tetragonopterinae.

Sobre o comportamento de desova, o autor fez as seguintes considerações: “*A survey of the hobbyist literature indicates that the scattering of the adhesive, demersal eggs is the generalized condition in the majority of Characidae; fine-leaved plants appear to be the preferred spawning substrate. The Glandulocaudines studied all differ in that: (a) eggs are placed rather than scattered, (b) broad-leaved plants are preferred.*”

Praticamente nenhuma nova informação foi adicionada ao comportamento reprodutivo de Glandulocaudinae através de observação direta de espécimes vivos após o trabalho de Nelson. De maneira indireta (através de análise histológica), porém, é

sabido que fêmeas de pelo menos quatro espécies inseminadas, *D. speculiferum* (Azevedo *et al.*, 2000), *D. terofali* (Azevedo, dados não publicados), *M. uruguayanae* (Azevedo, dados não publicados) e *Hollandichthys* sp. (Azevedo, dados não publicados), são receptivas à corte do macho antes de completarem a maturação já que podem encontrar-se inseminadas em estágios iniciais de desenvolvimento gonadal.

d) Alimentação de superfície: O estudo de Nelson (1964) descreve ainda “*feeding movements*” para as espécies de glandulocaudíneos estudadas, apontando que todas elas se alimentam de partículas suspensas (*top-feeders*), hábito que é acompanhado por um rápido movimento de “*up-and-down*”. Alimentação no fundo foi muito raramente observada, sobretudo em *Pseudocorynopoma*. Este comportamento poderia ser uma necessidade mecânica resultante da abertura oblíqua da boca (“*oblique gap*”) presente nestas espécies. De fato, espécies de glandulocaudíneos (como *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis*) mostram, em aquário, grande habilidade para a alimentação na superfície, apresentando dificuldade para a apreensão de partículas nas camadas inferiores da coluna d’água, mostrando-se, por fim, inaptas a se alimentarem de partículas depositadas no fundo (observação pessoal). Além disso, diversos estudos tem mostrado que espécies de Glandulocaudinae se alimentam predominantemente de itens alóctones, principalmente insetos terrestres, que caem na superfície da água (Kramer, 1978, Sabino & Corrêa e Castro, 1990; Costa, 1987; Graciolli *et al.*, 2003; Lampert *et al.*, 2003; Dufech *et al.*, 2003) (Tabela 1).

Segundo Nelson (1964), este hábito poderia ter se desenvolvido devido a estas espécies habitarem a parte superficial da coluna d’água e poderia, ainda, ter facilitado a evolução da “fecundação interna” (inseminação). Se isso for correto, o comportamento alimentar dessas espécies também poderia ser interpretado como uma característica derivada da descendência filética, sendo passível de análise sistemática.

Outra característica que aparenta ser dimórfica em Glandulocaudinae mas que ainda não foi devidamente estudada, é a diferença de tamanho corporal (comprimento) entre machos e fêmeas. Os dados disponíveis até o momento mostram que machos de espécies de glandulocaudíneos que apresentam dimorfismo sexual secundário mais acentuado ou que possuem características sexuais mais derivadas, como *P. doriae*, *M. microlepis* e *M. rheocharis*, alcançam tamanhos maiores do que as fêmeas (Tabela 1).

Outras características da história de vida tais como, crescimento, diâmetro dos ovócitos, idade de maturação, etc; são pouco conhecidas ou descritas para poucas espécies de caracídeos inseminados. A falta de dados para a maioria das espécies inseminadas de Characidae prejudica a compreensão da evolução da estratégia reprodutiva e das adaptações relacionadas, dificultando também a percepção de caracteres derivados compartilhados dentro do grupo. O avanço dos estudos sobre reprodução, história de vida, comportamento e ecologia, bem como sobre morfologia de órgãos e tecidos modificados e biologia geral de caracídeos com e sem inseminação permitirá uma interpretação mais segura destas características e adaptações e do que elas representam em termos de filogenia.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos professores Carlos Lucena, Laura Verrastro, Vera Gaiesky e Clarice Fialho pela revisão do texto e comentários e ao Dr. Fernando Becker pelas sugestões. Agradecem também ao biólogo Vinícius Bertaco, ao Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS e ao Centro de Microscopia e Microanálises da PUCRS. Este trabalho recebeu apoio Financeiro do CNPq (Processos: 141718/2000-5; 464545/2000-5 e 476821/2003-7).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adebisi, A. A. 1987. The relationships between fecundities, gonadosomatic indices and egg sizes of some fishes of Ogun River, Nigéria. **Arch. Hydrobiol.**, 111:151-156.
- Atz, J. W. 1970. The application of the idea of homology to behavior. *In*: L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman, and J. S. Roseblatt. (eds.) **Development and evolution of behavior**. W. H. Freeman & Co., San Francisco. pp. 53-74.
- Azevedo, M. A. 2000. **Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 84p.
- Azevedo, M. A., Malabarba, L. R. & Fialho, C. B. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). **Copeia** 2000(4):983-989.
- Becker, F. G. 2001. Observations on the reproduction, Sex ratio and size composition of *Trachelyopterus lucenae* (Teleostei: Auchenipteridae) in lake Guaíba, RS, Brazil. **Biociências** 9(2)85-96.
- Becker, F. G.; Bruschi Jr., W. & Peret, A. C. 2003. Age and growth of three *Odontesthes* species from Southern Brazil, (Atherinopsidae), with reference to phylogenetic constraints in the life-history. **Braz. J. Biol.** 63(4):567-578.
- Begon, M., Harper, J. & Townsend, C. R. 1987. **Ecologia: Individuos, poblaiones y comunidades**. Ediciones Omega, Barcelona.. 886p.
- Böhlke, J. E., Weitzman, S. H. & Menezes, N. A. 1978. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. **Acta Amazon.** 8(4):657-677.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. **Ann. Missouri Bot. Garden** 72: 660-680.

- Burns, J. R. & Weitzman, S. H. (in press). Insemination in ostariophysan fishes. Proceedings of the Second International Symposium on Livebearing Fishes, Querétaro, Mexico. 2005.
- Burns, J. R., Weitzman, S. H., Grier, H. J. & Menezes, N. A. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). **J. Morph.** 210: 45-53.
- Burns, J. R., Weitzman, S. H. & Malabarba, L. R. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). **Copeia** 1997(2): 433-438.
- Burns, J. R., Weitzman, S. H., Malabarba, L. R. & Meisner, A. D. 2000. Sperm modifications in inseminating Ostariophysian fishes, with new documentation of inseminating species. *In*: B. Norberg, O. S. Kjesbu, G. L. Taranger, E. Andersson and S. O. Stefansson (Eds.): **Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Fisiology of Fish**: Institute of Marine Research and University of Bergen.
- Bye, V. J. 1989. The role of the environmental factors in the timing of the reproductive cycles, p. 187-215. *In*: G. W Potts and R. J. Wootton (Eds.). **Fish reproduction: strategies and tactics**. Academic Press, San Diego. 410p.
- Carpenter, J. M. 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. **Cladistics** 5:131-144.
- Chapin, J. P. 1917. The classification of the weaver births. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 37: 243-280.
- Coddington, J. A. 1988. Cladistic tests of adaptational hypotesis. **Cladistics** 4: 3-22.
- Costa, W. J. E. M. 1987. Feeding habits of a fish community in a tropical coastal stream, rio Mato Grosso, Brazil. **Stud. Neotrop. Fauna. Environm.** 22(3): 145-153.

- Daniel, R. 2002. **Secretory cells of the caudal gland in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae)**. MSthesis. The George Washington University, Washington, DC. 40p.
- Darwin, C. 1872. **The origin of species**. 6th ed. J. Murray. London.
- Diver, C. 1939. Aspects of the study of variation in snails. **J. Conch.**, 21:91-141.
- Dobson, F. S. 1985. The use of phylogeny in behavior and ecology. **Evolution** 39: 1384-1388.
- Ducke, A. 1913. Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. **Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere**. 36: 303-330.
- Dufech, A. P. S., Azevedo, M. A. & Fialho, C. B. 2003. Comparative dietary analysis of two populations of *Mimagoniates rheocharis* (Characidae: Glandulocaudinae) from two streams of Southern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, 1(1):67-74.
- Emerson, A. E. 1938. Termites nests - a study of the phylogeny of behavior. **Ecol. Monogr**. 8: 247-284.
- Friedmann, H. 1929. **The cowbirths**. Charles C. Thomas, Springfield, IL.
- Gotelli, N. J. & Pyron, M. 1991. Life history variation in North American freshwater minnows: effects of latitude and phylogeny. **Oikos**. 62: 30-40.
- Graciolli, G., Azevedo, M. A. & Melo, F. A. G. 2003. Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. **Stud. Neotrop. Fauna. Environm.** 38(2)95-103.
- Heinroth, O. 1911. Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. **Verh. Int. Ornithol. Kongr.** (Berlin), 1910: 589-702.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematics**. University of Illinois Press, Urbana. 263p.
- Herrick, F. H. 1911a. Nests and nest-building in birds. Part I. **J. Anim. Behav. I**: 159-192.

- _____. 1911*b*. Nests and nest-building in birds. Part II. J. **Anim. Behav.** **I**: 244-277.
- _____. 1911*c*. Nests and nest-building in birds. Part III. J. **Anim. Behav.** **I**: 336-373.
- Hutchings, J. A. & Morris, D. W. 1985. The influence of phylogeny, size and behavior on patterns of covariation in salmonid life histories. **Oikos**. 45: 118-124.
- von Ihering, R. 1937. Oviductal fertilization in the South American catfish, *Trachycorystes*. **Copeia** 1937:201-205.
- Jamieson, B. G. M. 1991. **Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa**. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kochmer, J. P. & Handel, S. M. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. **Ecol. Monogr.** 56: 303-325.
- Kramer D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. **Ecology** **59**(5): 976-985.
- Lampert, V. R., Azevedo, M. A. & Fialho, C. B. 2003. Hábito alimentar de *Mimagoniates microlepis* Steindachner, 1876 (Characidae: Glandulocaudinae) do canal de ligação entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Rio Grande do Sul, Brasil. **Comun. Mus. Ciênc. PUCRS**, 16(1)3-16.
- Loir, M., Cauty, C., Planquette, P. & LeBail, P. Y. 1989. Comparative study of the male reproductive tract in seven families of South-American catfishes. **Aquat. Living Resour.** 2:45-56.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 382p.

- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Malabarba, L. R. & Weitzman, S. H. 1999. A new genus and species of South American fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) with a derived caudal fin, including comments about inseminating cheirodontines. **Proc. Biol. Soc. Wash** **112**(2):410-432.
- _____. 2000. A new genus and species of inseminating fish (Teleostei: Cheirodontinae: Compsurini) from South America with uniquely derived caudal-fin dermal papillae. **Proc. Biol. Soc. Wash.** **113**:269-283.
- _____. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Comun. Mus. Ciênc. PUCRS**, **16**(1):67-151.
- Mattei, X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its sistematic implications in fishes. **Can. J. Zool.** **69**:3038-3055.
- Mayr, E. 1942. **Sistematic and the Origin of Species**. New York. Columbia University Press. 334p.
- McLennan, D. A., Brooks, D. R. and McPhail, D. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: a case study using gasterosteid fishes. **Can. J. Zool.** **66**: 2177-2190.
- Meisner, A. D., Burns, J. R., Weitzman, S. H. & Malabarba, L. R. 2000. Morphology and histology of male reproductive system in two species of internally inseminating South American catfishes, *Trachelyopterus lucenai* and *T. galeatus* (Teleostei: Auchenipteridae). **J. Morphol.** **246**:131-141.

- Menezes, N. A. & Weitzman, S. H. 1990. Two new species of *Mimagoniates* (Teleostei, Characidae, Glandulocaudinae), their phylogeny and biogeography and a key to the glandulocaudin fishes of Brazil and Paraguay. **Proc. Biol. Soc. Wash.** 103: 380-426.
- Menni, R. C. & Almirón, A. E. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. **Neotrópica.** 40(103-104): 75-85.
- Milne, M. J. & Milne, L. J. 1939. Evolutionary trends in caddisworm case construction. **Ann. Entomol. Soc. Am.** 32: 533-542.
- Murphy, M. T. 1989. Life history variability in North american breeding tyrant flycatchers: phylogeny, size or ecology? **Oikos** 54: 3-14.
- Nelson, J. S. 1994. **Fishes of the world.** 3ed. John Wiley & Sons, New York. 600 p.
- Nelson, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). **Univ. California Publ. Zool.** 75: 59-152.
- Petrunkévitch, A. 1926. The value of instinct as a taxonomic character in spiders. **Biol. Bull.** (Wood Hole, Mass.), 50: 427-432.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. **Am. Nat.** 104: 592-597.
- Plath, O. E. 1934. **Bumblebees and their ways.** Macmillan publishing Co., New York.
- Reznick, D. A., Bryga, H. & Endler, J. A. 1990. Experimentally induced life history evolution in a natural populations. **Nature** 346: 357-359.
- Sabino, J. & Corrêa e Castro, R. M. 1990. Alimentação, período de atividade, e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (sudeste do Brasil). **Rev. Brasil. Biol.** 50(1): 23-26.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. **Evolution.** 42: 293-305.

- Starck, D. 1959. Neuere Ergebnisse der vergleichenden anatomie und ihre Bedeutung für die Taxonomie. **J. Ornithol.** 100: 47-59.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. **Q. Rev. Biol.** 51: 3-47.
- Stonor, C. R. 1936. The evolution and mutual relationships of some members of the Paradiseidae. **Proc. Zool. Soc. London** 1936: 1177-1185.
- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: An Overview. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Vazzoler, A. E. A. de M. & Menezes, N. A. 1992. Síntese dos conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi) **Rev. Brasil. Biol.** 52(4): 627-640.
- Weitzman, S. H; Fink, S. V. & Menezes, N. A., 1985. A critique of the monophyly of the Glandulocaudinae, pp. 112-117. *In*: S. H. Weitzman & S. V. Fink. 1985. Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in glandulocaudine fishes (Teleostei, Characidae). **Smith. Contr. Zool.** 421: 1-121.
- Weitzman, S. H. & Menezes, N. A. 1998. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. Pp. 171-192. *In*: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Wheeler, W. M. 1919, The parasitic *Aculeata*, a study in evolution. **Proc. Am. Philos. Soc.** 58: 1-40.
- Whitman, C. O. 1899. Animal behavior. *In*: **Biological lectures. Woods's Hole**. Edited by C. O. Whitman, Ginn and Co., Boston. pp. 285-338.

- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American South American fishes in seasonal environments. **Oecologia**. 81: 225-241.
- Wootton, R. J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. *In*: Potts, G. W. and Wootton, R. J. (Eds.). **Fish reproduction: strategies and tactics**. Academic Press. London. pp. 1-12 .
- _____. 1992. Constraints in the evolution of fish life histories. **Neth. J. Zool.** 42(2-3): 291-303.

Tabela 1. Dados disponíveis na literatura sobre características reprodutivas, morfométricas e comportamentais de Glandulocaudinae. ND = informações não disponíveis; SL = comprimento padrão; IGS = índice gonadosomático.

Espécie	Origem da população estudada	Fecund. relat. média (\pm desv. padrão)	Fecund. absol. média (\pm desv. padrão)	Varição de SL dos machos (mm)	Varição de SL das fêmeas (mm)	Sazonalidade e duração da reprodução	Correlações com a reprodução (variação do IGS)	Alimentação	Fonte bibliográfica dos dados
<i>Diapoma speculiferum</i>	Drenagem da laguna dos Patos, RS, Brasil. ^{1,2}	0,4101 ¹	491,1 \pm 159,5 ¹	27,7 – 47,9 ¹	28,2 – 48,7 ¹	Primavera e verão (reg. temperada) cerca de 4 meses. ¹	Positiva com temperatura, fotoperíodo e peso relativo do estômago. ¹	Na superfície. ² Insetívoro.	¹ Azevedo <i>et al.</i> (2000) e ² Graciolli <i>et al.</i> (2003).
<i>Diapoma terofali</i>	Los Talas, Argentina	ND	ND	30,0 – 58,0	31,8 – 67,5	Fim do inverno e primavera (reg. temperada), cerca de 4 meses.	ND	ND	Menni & Almirón (1994)
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	Drenagem da laguna dos Patos, RS, Brasil ^{1,3} e Los Talas, Argentina ²	0,3412 ¹	980 ¹	20,0 – 61,0 ¹ 36,0 – 68,9 ²	21,0 – 64,0 ¹ 33,0 – 64,2 ²	Fim do inverno e primavera, cerca de 4 meses, e fim do verão, cerca de 2 meses (reg. temperada). ²	Negativa com temperatura. ¹	Na superfície. ³ Insetívoro.	¹ Melo (dados não publicados), ² Menni & Almirón (1994) e ³ Graciolli <i>et al.</i> (2003)
<i>Mimagoniates microlepis</i>	Drenagem do rio Tramandaí, RS ^{1,2} , rio Indaiaí, ³ Ubatuba, SP ³ e rio M. Grosso, RJ ⁴ , Brasil	0,27 \pm 0,08 ¹	109,33 \pm 56,51 ¹	24,5 – 40,2 ¹	16,5 – 36,1 ¹	Final do outono e inverno, (reg. temperada), cerca de 4 meses. ¹	Negativa com temperatura, somente para fêmeas. ¹	Na superfície. ^{2,3,4} Insetívoro.	¹ Azevedo (2000), ² Lampert <i>et al.</i> (2003), ³ Sabino & Corrêa e Castro (1990) e ⁴ Costa (1987)
<i>Mimagoniates rheocharis</i>	Drenagem do rio Tramandaí, RS, Brasil. ^{1,2}	0,356 \pm 0,098 ¹	421,05 \pm 193 ¹	27,71 – 54,85 ¹	16,4 – 46,92 ¹	Todos os meses do ano (reg. temperada). ¹	Ausência de correlações. ¹	Na superfície. ² Insetívoro.	¹ Azevedo (2000) e ² Dufech <i>et al.</i> (2003)
<i>Corynopoma riisei</i>	Portuguesa, Venezuela	ND	1351	43,0 (comprimento máximo para a população)		10 meses (reg. tropical).	ND	ND	Winemiller (1989)
<i>Gephyrocharax valenciae</i>	Portuguesa, Venezuela	ND	734	37,0 (comprimento máximo para a população)		4 meses (reg. tropical).	ND	ND	Winemiller (1989)
<i>Gephyrocharax atricaudata</i>	Rio Frijolito, Panamá	ND	ND	Cerca de 54,0 (comprimento máximo para a população)		Todos os meses do ano (reg. tropical).	ND	Na superfície. Insetívoro.	Kramer (1978)

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Diapoma terofali* (EIGENMANN, 1915)
(TELEOSTEI: GLANDULOCAUDINAE) DO RIO IBICUI DA FAXINA, SUL
DO BRASIL**

*Marco Aurélio Azevedo*¹

Luiz Roberto Malabarba^{1,2}

John Robert Burns³

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e PPG Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. E-mail: arruaca@vortex.ufrgs.br

²Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

³Department of Biological Science, The George Washington University

RESUMO

No presente trabalho são descritos aspectos da biologia reprodutiva e do desenvolvimento de caracteres sexuais secundários de *Diapoma terofali*, uma espécie com inseminação da subfamília Glandulocaudinae de Characidae. Exemplos da espécie foram coletados no rio Ibicui da Faxina, município de Rosário do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil, entre abril de 2001 e março de 2002, utilizando-se rede do tipo picaré, sendo capturados 258 machos e 278 fêmeas. O período reprodutivo, estimado a partir da variação mensal das médias do índice gonadossomático (IGS) e frequência relativa de indivíduos com gônadas maduras ou em estágios avançados de maturação, foi estabelecido entre os meses de setembro e janeiro e os machos iniciaram a maturação gonadal antes das fêmeas. As médias de IGS não mostraram correlação estatística com a variação da temperatura da água, pluviosidade e pesos relativos do

estômago e do fígado. Apenas as médias de IGS de fêmeas mostraram correlação estatística com a variação do fotoperíodo. A fecundidade absoluta média da espécie foi estimada em 322,63 ovócitos por fêmea ($\pm 149,35$) a partir da contagem do total de ovócitos maduros de oito fêmeas maduras e a média da fecundidade relativa foi de 0,565 ovócitos por miligrama de peso da fêmea ($\pm 0,098$). A média do diâmetro dos ovócitos maduros foi de 0,837 mm ($\pm 0,148$), semelhante ao encontrado para a maioria das espécies de Characidae, e os dados sugerem que as fêmeas desovam uma única vez em cada período reprodutivo. O tamanho de primeira maturação gonadal, obtido através da análise das distribuições das frequências relativas de jovens e adultos por classe de comprimento padrão, foi estimado em 36,5mm para machos e 26mm para fêmeas. Os ganchos na nadadeira anal e nadadeiras ventrais dos machos constituíram os caracteres de dimorfismo sexual secundário. As maiores frequências de machos com ganchos bem desenvolvidos ocorrem entre os meses de setembro e janeiro e machos com maior número de raios com ganchos ocorrem com maiores frequências entre setembro e março. Foi verificada correlação extremamente significativa entre o número de raios com ganchos na nadadeira anal e os valores de IGS de machos mas não houve correlação entre o número de raios com gancho e o comprimento padrão destes machos. Os resultados mostram que *D. terofali* mantém o padrão reprodutivo encontrado para a maioria dos caracídeos, com reprodução sazonal ocorrendo nos meses de primavera e verão. Apesar da ausência de correlações, sugere-se que os fatores abióticos e bióticos testados possam influenciar no estabelecimento do período reprodutivo da espécie. A fecundidade relativa da espécie foi considerada baixa quando comparada a da maioria das espécies de Characidae mas foi mais alta do que as espécies mais derivadas de Glandulocaudinae.

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *Diapoma terofali* (EIGENMANN, 1915)
(TELEOSTEI: GLANDULOCAUDINAE) FROM RIO IBICUI DA FAXINA,
SOUTHERN BRASIL

ABSTRACT

The reproductive biology and the development of secondary sexual characters are described for *Diapoma terofali*, an inseminating species of the Glandulocaudinae, Characidae. Specimens were collected with seine net in the rio Ibicuí da Faxina, Rosário do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil, from April 2001 to March 2002, totalizing 258 males and 278 females. The reproductive period estimated from the monthly variation of the mean of the gonadosomatic index (IGS) and relative frequencies of mature or advanced maturing gonads, was established as September through January, with males starting maturation before females. The IGS means were not statistically correlated with water temperature, rainfall and relative weights of stomach and liver. Only females IGS means were statistically correlated with day length. The absolute fecundity mean was estimated as 322.63 oocytes per female (± 149.35) counted in eight mature females, with the relative fecundity mean as 0.565 (± 0.098) oocytes per milligram of female body weight. The mean of the mature oocytes diameter was 0.837 mm (± 0.148), similar to that found for most characid species, and data suggest females spawn once during each reproductive period. Body size at first gonadal maturation, obtained through the analysis of the distribution of the frequencies of standard length classes of young and mature specimens was estimated as 36.5mm to males and 26mm to females. Hooks of the anal and pelvic fins of males are sexually dimorphic characters. The larger frequencies of males with well developed hooks occurred from September to January, and larger frequencies of

males with hooks distributed in a larger number of fin rays between September and March. There was an extremely significant correlation between the number of rays with hooks in the anal fin and IGS values, and no correlation of the IGS of males with the standard length of the males. The results demonstrate that *D. terofali* has the general reproductive pattern of most characid fishes, with a seasonal reproductive period occurring during spring and summer. Although no statistical correlation was found, we suggest that abiotic and biotic factors may influence the reproductive period. The relative fecundity was considered low when compared to other characid species, but higher than more derived species of the Glandulocaudinae.

INTRODUÇÃO

Um número crescente de espécies de peixes da família Characidae vem sendo caracterizado como peixes com inseminação a partir da observação de espermatozóides no interior dos ovários (Burns *et al.*, 1995; Burns & Weitzman, in press). Nestas, o exato momento da fecundação é ainda desconhecido pois ovócitos fecundados nunca foram observados nos ovários (Burns *et al.*, 1995; Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000). Na família Characidae esta estratégia reprodutiva, relativamente incomum entre os diversos grupos de peixes, foi primeiramente descrita para todos os membros da subfamília Glandulocaudinae (Burns *et al.*, 1995). Mais tarde, os membros da tribo Compsurini, de Cheirodontinae, foram também caracterizados como peixes com inseminação (Burns *et al.*, 1997). Recentemente, esta estratégia tem sido descrita para diversas espécies consideradas *incertae sedis* dentro de Characidae (Burns & Weitzman, in press), sendo sugerida a origem independente desta característica nos diferentes grupos (Burns *et al.*, 1998; Malabarba, 1998; Malabarba & Weitzman, 2003).

Apesar disto, para diversas destas espécies com inseminação são também descritas modificações morfológicas supostamente associadas a este tipo de estratégia reprodutiva tais como o alongamento do núcleo espermático e a formação de uma zona de armazenamento de esperma nos testículos (Burns *et al.*, 1995; Burns *et al.*, 1998), a presença de tecidos glandulares em diversas partes do corpo (Atkins & Fink, 1979; Burns & Weitzman, 1996; Burns & Weitzman, in press) e o desenvolvimento de diferentes caracteres de dimorfismo sexual secundário (Nelson, 1964; Malabarba & Weitzman, 1999; Burns & Weitzman, in press).

Existem poucos estudos a respeito da biologia reprodutiva de espécies com inseminação e as vantagens adaptativas desta estratégia reprodutiva, bem como das modificações morfo-fisiológicas associadas, são pouco compreendidas. Além disso, dados desta natureza são ainda mais importantes devido a estes serem potencialmente úteis na reconstrução da história filogenética e da evolução da história de vida destas espécies.

Neste trabalho, uma espécie com inseminação da tribo Diapomini de Glandulocaudinae, *Diapoma terofali* (Eigenman 1915), tem sua biologia reprodutiva estudada. O período reprodutivo da espécie é estabelecido e comparado com as flutuações de fatores abióticos, como temperatura, pluviosidade e fotoperíodo; e bióticos, como o peso relativo do estômago e do fígado. A fecundidade, o diâmetro dos ovócitos maduros o tipo de desova e o tamanho de primeira maturação da espécie são estimados e é feita a descrição do desenvolvimento de ganchos nas nadadeiras anal e pélvicas que constituem caracteres sexuais secundários.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécimes de *D. terofali* foram coletadas mensalmente, entre abril de 2001 e março de 2003, com redes do tipo picaré (malha 2,5 mm entre nós) no rio Ibicuí da Faxina (30°47'22"S e 55 °12'41"W), pertencente ao sistema do rio Uruguai, região centro-oeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Foram capturados 258 exemplares machos, medindo de 22,2mm a 52,6mm; e 278 exemplares fêmeas, medindo de 19,71mm a 47,7mm de comprimento padrão. Em campo, os exemplares foram fixados em formol 10% e foram tomadas medidas físico/químicas da água tais como, pH, temperatura, Oxigênio dissolvido e condutividade. Espécimes testemunho foram catalogados na coleção de peixes do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (UFRGS 6778).

No laboratório, após a triagem dos espécimes capturados, estes foram colocados em álcool 70% e foi feita a identificação do sexo dos indivíduos e a análise da ocorrência dos caracteres de dimorfismo sexual secundário nos machos. Estes constituem-se em ganchos na nadadeira anal e ganchos nas nadadeiras ventrais. Para tanto utilizou-se uma lupa com iluminação por transparência com aumento de 40 vezes. Para cada um dos caracteres de dimorfismo sexual secundário foram estabelecidos quatro estágios de desenvolvimento (modificado de Azevedo, 2000):

Estágio “Não desenvolvido”: Ganchos completamente ausentes.

Estágio “Pouco desenvolvido”: Ganchos pouco salientes e em pequeno número, freqüentemente menos de seis raios com ganchos na nadadeira anal e menos de quatro raios com gancho nas nadadeiras pélvicas.

Estágio “Médio desenvolvido”: Ganchos mais salientes que no estágio anterior mas não atingindo o desenvolvimento máximo, freqüentemente mais de seis raios

com ganchos na nadadeira anal e mais de quatro raios com gancho nas nadadeiras pélvicas.

Estágio “Bem desenvolvido”: Maioria dos ganchos mais salientes e pontiagudos que no estágio anterior, alcançando o desenvolvimento máximo, freqüentemente mais de 8 raios com gancho na nadadeira anal e mais de 5 raios com ganchos nas nadadeiras pélvicas.

As freqüências destes estágios foram analisadas mensalmente. Além disso, foi feita a contagem do número de raios que continham gancho em ambas nadadeiras. Foi feito o acompanhamento individual do número de raios que continham ganchos e os dados de comprimento padrão e do Índice Gonadossomático de cada indivíduo. A correlação estatística entre estas variáveis e o número de raios com ganchos na nadadeira anal foi testada através do teste não paramétrico de Spearman.

De cada exemplar foi registrado o comprimento padrão (SL) em mm, o peso total (WT) em gramas e, após a dissecação, o peso das gônadas (Wg), do estômago (We) e do fígado (Wf), todos em gramas. A partir destas medidas, foi feito o cálculo do Índice Gonadossomático (IGS), do Índice de Repleção Estomacal (IR) e do Índice Hepatossomático (IHS), de acordo com as respectivas fórmulas:

$$\text{IGS} = (\text{Wg}/\text{WT}) \times 100 \text{ (Santos, 1978)}$$

$$\text{IR} = (\text{We}/\text{WT}) \times 100 \text{ (Santos, 1978)}$$

$$\text{IHS} = (\text{Wf}/\text{WT}) \times 100 \text{ (Vazzoler, 1996)}$$

O período reprodutivo da espécie foi estabelecido através da variação das médias mensais do IGS e das freqüências relativas de machos e fêmeas com gônadas maduras ou em estágio avançado de maturação. Estes estágios foram definidos a partir das seguintes características:

Estádio Maduro (Mad) – Ovários rígidos, amarelados, alongados e expandidos, estendendo-se desde o fígado até a abertura urogenital e cobrindo a maior parte das vísceras, ocupando normalmente de 1/3 até quase 1/2 da cavidade abdominal. Bordas lobuladas ou arredondadas, podendo haver fusão dos dois ovários. Ovócitos grandes, amarelados e sem transparência. Poucos ovócitos menores e menos desenvolvidos ainda podem ser visualizados. Testículos rígidos, esbranquiçados ou amarelados, alongados e expandidos, ocupando cerca de 1/3 da cavidade abdominal, com formação de grânulos na extremidade anterior.

Estádio Em maturação avançada (Emat av) – Identificado somente em fêmeas. Ovários amarelados ou alaranjados apresentando ainda partes transparentes ou esbranquiçadas. Geralmente um pouco menos rígidos, alongados e expandidos que no estágio Mad, ocupando cerca de 1/4 a 1/3 da cavidade abdominal. Bordas geralmente lobuladas. Muitos ovócitos são grandes e amarelados, outros são menores e esbranquiçados, havendo ainda ovócitos pequenos, translúcidos e sem formação de vitelo.

Correlações entre as médias de IGS e os valores de fotoperíodo, temperatura da água, pluviosidade, IR e IHS foram testadas a partir do teste estatístico de Spearman.

A fecundidade absoluta da espécie foi obtida a partir da média do número total de ovócitos vitelinados de oito fêmeas maduras medindo entre 30,7mm e 38,35mm e a fecundidade relativa foi estimada a partir da média do número total de ovócitos vitelinados por miligrama de peso destas mesmas fêmeas (Adebisi, 1987).

O maior diâmetro de todos os ovócitos das fêmeas maduras utilizadas na análise da fecundidade foi medido. Os valores obtidos foram agrupados em classes de diâmetro de ovócitos e as frequências destas classes foram analisadas para estimativa

do tipo de desova. A partir destas análises foi também obtido o diâmetro médio dos ovócitos maduros da espécie.

Para se estimar o tamanho de primeira maturação gonadal de machos e fêmeas, foram obtidas as distribuições das frequências relativas de jovens (indivíduos com gônadas não desenvolvidas) e adultos (indivíduos com gônadas desenvolvidas ou em desenvolvimento) por classes de comprimento padrão. Os resultados foram lançados em gráficos e a curva obtida foi ajustada segundo a expressão matemática:

$$Fr = 1 - (e^{-aLt^b}), \text{ onde:}$$

Fr = frequência relativa de indivíduos adultos;

e = base dos logarítimos naturais;

Lt = comprimento padrão em mm;

a e b = constantes estimadas relacionadas ao ajuste da curva.

O tamanho de primeira maturação gonadal foi considerado como aquele em que 50% da população é adulta (Santos, 1978).

RESULTADOS

Os valores médios de IGS dos machos de *D. terofali* começam a subir a partir do mês de setembro. As médias permanecem elevadas em outubro, novembro e dezembro (em torno de 1,75), sofrendo pequena queda em janeiro até atingir valores baixos a partir de fevereiro. Os valores médios de IGS das fêmeas começam a subir somente em outubro, atingindo os valores mais altos em novembro, dezembro e janeiro (em torno de 2,95) e caindo a partir de fevereiro (**Fig. 1, Tabela 1**). Machos maduros ocorreram entre os meses de setembro e dezembro e fêmeas madura e em maturação avançada ocorreram entre os meses de outubro e janeiro (**Fig. 2**).

O teste estatístico de Spearman não mostrou correlação estatisticamente significativa entre os valores médios de IGS de machos e fêmeas de *D. terofali* e a variação dos valores de temperatura da água, temperatura do ar e pluviosidade. Apenas as médias de IGS de fêmeas apresentaram correlação positiva estatisticamente significativa com a variação do fotoperíodo, o mesmo não acontecendo com os machos (**Tabela 2**) Os valores mais elevados das curvas de temperatura e fotoperíodo (**Fig. 3, Tabela 1**) e os valores mais baixos da curva de pluviosidade (**Fig. 4, Tabela 1**) ocorreram próximos aos meses onde o IGS de machos e fêmeas é mais alto.

O mesmo teste não mostrou correlação entre os valores do IGS e os do IR e do IHS (**Tabela 2**). As maiores médias do IR de machos ocorreram em agosto e dezembro enquanto as médias mais altas do IR das fêmeas ocorreram em setembro, dezembro e fevereiro (**Fig. 5, Tabela 1**). As médias de IHS de machos e fêmeas foram mais altas em julho, setembro e janeiro (**Fig. 6, Tabela 1**).

A fecundidade absoluta da espécie variou entre 182 e 638 ovócitos, com média de 322,63 ovócitos por fêmea ($\pm 149,35$). A média da fecundidade relativa foi de 0,565 ovócitos por miligrama de peso da fêmea ($\pm 0,098$). O diâmetro médio dos

ovócitos maduros variou entre 0,54mm e 1,22mm, com média de 0,837mm ($\pm 0,148$). As freqüências dos intervalos de diâmetro dos ovócitos mostraram apenas duas modas de tamanho de ovócitos, uma formada pelos ovócitos pequenos, representando ovócitos de reserva, e outra formada por ovócitos grandes, representando os ovócitos maduros (**Fig. 7**), caracterizando, assim, uma desova do tipo total (Vazzoler, 1996).

O tamanho de primeira maturação gonadal foi estimado em 36,5mm de SL para machos e 26mm de SL para fêmeas (**Fig. 8**).

A análise das freqüências de ocorrência dos estágios de desenvolvimento de ganchos nas nadadeiras mostrou que as maiores freqüências de ganchos bem desenvolvidos ocorrem entre os meses de setembro e janeiro e que o estágio não desenvolvido ocorre em praticamente todos os meses (**Fig. 9**). A análise do número de raios com ganchos mostrou que em abril e entre setembro e março existem machos com um número mais elevado de raios com ganchos (acima de oito raios na anal e acima de três na ventral) (**Fig. 10**). As análises mostraram ainda que ganchos nas nadadeiras começam a surgir em indivíduos que atingem mais de 30 mm mas podem ser ausentes ou em pequeno número em machos de comprimento maior. Durante os meses anteriores ao período reprodutivo, entre abril e setembro, pode-se observar que a maioria dos machos com ganchos nas nadadeiras apresentam comprimentos maiores do que aqueles que não possuem ganchos (**Fig. 11 e 12**). Um número elevado de raios com ganchos pode ocorrer em machos com IGS menor que 1,0. Nos meses não reprodutivos, os machos com ganchos nas nadadeiras apresentam, em geral, IGS baixo mas um pouco maior do que os machos que não possuem ganchos (**Fig. 13 e 14**). O teste de Spearman apontou uma correlação estatística positiva extremamente significativa entre o número de raios com ganchos na nadadeira anal e o IGS de machos que apresentavam ganchos nessa nadadeira ($r=0,6409$; $p<0,0001$). O mesmo

teste não mostrou correlação estatística significativa entre o número de raios com ganchos na nadadeira anal e o comprimento padrão dos machos que apresentavam ganchos nessa nadadeira ($r=0,1097$; $p=0,1279$).

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos mostram que *Diapoma terofali* apresenta um período reprodutivo sazonalmente definido, situado entre os meses de setembro e janeiro, os quais correspondem à primavera e o verão no hemisfério sul. Outra característica verificada para *D. terofali* é o fato de os machos iniciarem a maturação gonadal antes das fêmeas. Conforme discutido em Azevedo (2000), esta situação, constatada para outras espécies de Glandulocaudinae como *D. speculiferum* (Azevedo *et al.*, 2000) e *M. microlepis* (Azevedo, 2000), possibilitaria que o acasalamento e a inseminação ocorressem antes mesmo da maturação plena das fêmeas e que a fertilização e a desova pudessem ocorrer posteriormente, em períodos ou circunstâncias mais favoráveis e sem a necessidade da presença do macho.

Embora a correlação entre o período reprodutivo e a maioria dos fatores abióticos testados não tenha sido estatisticamente comprovada, os dados evidenciam que a atividade reprodutiva da espécie se intensifica à medida em que há aumento nos valores do fotoperíodo e da temperatura da água, sugerindo que estes possam desempenhar um papel importante no estabelecimento do período reprodutivo. Além disso, os dados mostram altos valores de pluviosidade antes e depois do pico reprodutivo da espécie.

Estes resultados concordam, de maneira geral, com o padrão reprodutivo da maioria dos caracídeos estudados por outros autores. Vazzoler & Menezes (1992) sintetizam as informações acerca da reprodução de Characiformes da América do Sul

e, segundo os dados contidos neste trabalho, a maioria dos peixes Neotropicais para os quais existe informação (inclusive caracídeos), apresenta tipicamente uma reprodução sazonal, caracterizada por períodos de atividade reprodutiva intercalados por períodos de repouso. Para estes peixes, a pluviosidade em regiões tropicais e a temperatura em regiões temperadas (como o sul do Brasil) são normalmente os fatores apontados como determinantes do ciclo reprodutivo (Vazzoler & Menezes, 1992). Outras espécies de Characidae de pequeno porte do sul do Brasil como *Serrapinus calliurus* (Gelain *et al.*, 1999), *Cheirodon ibicuihensis* (Oliveira *et al.*, 2002), *Aphyocharax anisitsi* (Gonçalves, in prep.), *Odontostilbe pequirá* (Oliveira, 2003), *Bryconamericus iheringii* e *B. stramineus* (Lampert, 2003) também se reproduziram na primavera e verão, havendo correlação do fotoperíodo e da temperatura com o IGS para algumas delas.

Os estudos disponíveis sobre reprodução de espécies de Glandulocaudinae mostram diferentes resultados. Menni & Almirón (1994) verificaram que a reprodução de uma população de *D. terofali* de lagos artificiais de uma região temperada da Argentina ocorreu entre o fim do inverno e a primavera durando cerca de quatro meses. No mesmo local, estes autores verificaram que a maioria da população de *Pseudocorynopoma doriae* encontrava-se madura desde o fim do inverno até a primavera (cerca de quatro meses) e também no fim do verão (cerca de dois meses). Correlações com fatores bióticos e abióticos foram genericamente discutidas, não sendo estatisticamente testadas. A reprodução de *D. speculiferum*, um Glandulocaudinae endêmico da bacia da laguna dos Patos, sul do Brasil, ocorreu durante os meses de primavera e verão, apresentando forte correlação com o aumento da temperatura, do fotoperíodo e do peso relativo dos estômagos (Azevedo *et al.*, 2000). Outras populações de espécies de Glandulocaudinae de regiões temperadas do

sul do Brasil reproduziram-se, entretanto, nos meses mais frios, como *P. doriae* (entre o outono e o início da primavera) (F. Melo, com. pess.; C. Machado, com. pess.) e *Mimagoniates microlepis* (entre o final do outono e durante o inverno) (Azevedo, 2000). Além disso, uma população de *M. rheocharis* apresentou indivíduos aptos à reprodução durante todo o ano, sem correlação com fatores climáticos (Azevedo, 2000).

Dentre as espécies de Glandulocaudinae de regiões tropicais, *Gephyrocharax atricaudata* (Kramer, 1978) e *Corynopoma riisei* (Winemiller, 1989) apresentaram período reprodutivo longo mas a reprodução de *G. valenciae* durou apenas quatro meses (Winemiller, 1989).

Em relação às espécies de Characidae de pequeno porte do sul do Brasil pode-se afirmar, de maneira geral, que a maioria das populações apresenta reprodução sazonal, ocorrendo próximo aos meses mais quentes e quando o comprimento do dia é maior. Em contrapartida, períodos reprodutivos não sazonais e mais longos são mais comuns às populações de regiões tropicais, onde há pouca flutuação de temperatura e fotoperíodo. Em relação aos glandulocaudíneos, os dados existentes mostram que *Diapoma terofali*, bem como *D. speculiferum*, concordam com o padrão reprodutivo da maioria dos caracídeos de regiões temperadas enquanto as populações de *M. microlepis*, *M. rheocharis* e *P. doriae* apresentaram diferenças neste padrão. Estas três últimas espécies fazem parte de grupos hipoteticamente mais derivados dentro da subfamília Glandulocaudinae (Weitzman & Menezes, 1998), apresentando um maior número de adaptações morfológicas associadas à inseminação tais como espermatozoides muito alongados, a formação de pacotes de espermatozoide (spermatozeugmata) e a presença de um tecido glandular na base do pedúnculo caudal dos machos (Burns *et al.*, 1995; 1998; Pécio & Rafinski, 1994; 1999). É possível que

estas características, assim como a capacidade fisiológica de alterar a sazonalidade e/ou a duração do ciclo reprodutivo, maturando nos meses mais frios ou ao longo de todo ano, possam representar uma maior especialização ao processo de inseminação destas espécies em relação às do gênero *Diapoma*. Em contrapartida, as espécies de *Diapoma* pertencem a uma tribo mais primitiva, com poucas adaptações à inseminação (Weitzman & Menezes, 1998; Burns *et al.*, 1995; 1998). Burns *et al.* (1995) consideraram que o núcleo espermático de espécies de Diapomini é apenas levemente alongado ou ainda esférico, no caso de *Planaltina* sp., e a formação de pacotes de espermatozóides não foi observada nestas espécies. Um estudo recente demonstrou que o tecido glandular hipertrofiado na base do pedúnculo caudal é inexistente em Diapomini (Daniel, 2002) e o dimorfismo sexual secundário destas espécies restringe-se a presença de ganchos nas nadadeiras dos machos. Esta condição poderia refletir na retenção de características reprodutivas mais primitivas, inclusive do ciclo reprodutivo, entre os membros de Diapomini.

Apesar disto, o pequeno número de espécies estudadas, as diferenças nas metodologias empregadas e os diferentes aspectos de história de vida abordados em cada estudo dificultam uma análise comparativa mais ampla e as generalizações devem ser vistas com reserva. Além disto, resultados distintos obtidos para espécies de uma mesma região ou para diferentes populações de uma mesma espécie demonstram que o estabelecimento do período reprodutivo em Glandulocaudinae é uma questão complexa.

Assim como os fatores abióticos, os fatores bióticos testados não mostraram correlação estatística com a reprodução segundo o teste de Spearman. O IR está, relacionado à alimentação traduzindo a quantidade de alimento ingerido de forma mais imediata, mas pode representar um dado muito pontual. O IHS, por sua vez,

infere sobre a quantidade de reservas alimentares acumuladas e consumidas. Segundo Nikolsky (1963), a alteração da atividade alimentar durante o período reprodutivo é um fenômeno característico de várias espécies e os dados obtidos para *D. terofali* mostraram que a atividade alimentar, estimada a partir do IR, o acúmulo de reservas, medido pelo IHS também tendem a ser mais intensos nos períodos próximos do início e do fim do pico reprodutivo (mais evidente nos machos), sugerindo que deve haver, em algum nível, relações entre estas variáveis.

Existem poucos trabalhos disponíveis sobre fecundidade de espécies de peixes de água doce. Além disso, os trabalhos desta natureza não costumam apresentar dados de fecundidade relativos ao peso do animal, dificultando comparações entre espécies de diferentes tamanhos. Pesquisas recentes tem contribuído para o conhecimento acerca da capacidade de produção de ovócitos de espécies de caracídeos de pequeno porte do sul do Brasil (Azevedo *et al.*, 2000; Azevedo, 2000; Lampert, 2003; Oliveira, 2003; Gonçalves in prep.). Estes trabalhos tem mostrado que espécies com inseminação apresentam valores de fecundidade relativa menores do que espécies com fertilização externa. Conforme é discutido em Azevedo (2000) e Azevedo *et al.* (2000), a entrada de espermatozóides nos ovários aumentaria a probabilidade do encontro entre os gametas e, por conseqüência, da fecundação dos ovócitos, independente de onde ela ocorra. Assim, espécies inseminadas teriam maior garantia de fecundação empregando menor esforço energético na produção de ovócitos. Estes autores apontam ainda que, entre as espécies de Glandulocaudinae, a fecundidade relativa é menor naquelas que apresentam um número maior de adaptações à inseminação. Os valores de fecundidade obtidos para *D. terofali* estão de acordo com o padrão descrito acima. O recente trabalho de Lampert (2003) mostra, contudo, que a

fecundidade relativa baixa está presente em espécies do gênero *Bryconamericus*, não sendo exclusividade de Glandulocaudinae.

Segundo Vazzoler (1996), o tipo de desova de um peixe é determinado pela interação entre a dinâmica do desenvolvimento ovocitário, frequência de desovas dentro de um período de reprodução e do número destes períodos durante sua vida. A desova do tipo total, encontrada para *D. terofali*, está associada ao mecanismo de desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em dois grupos, onde, a cada período de reprodução, evidenciam-se dois lotes de ovócitos dentro dos ovários: os do estoque de reserva e aquele dos ovócitos que irão maturar sincronicamente e serem eliminados no período de desova (Wallace & Sellman, 1981). Ainda segundo Vazzoler (1996), a desova total ocorre em espécies que desovam periodicamente durante sua vida mas apenas um lote de ovócitos é eliminado a cada período, sendo comum em espécies que realizam longas migrações reprodutivas. Assim, o investimento na desova das fêmeas de *D. terofali* restringe-se a um único evento durante cada período reprodutivo.

O diâmetro dos ovócitos maduros é um dado disponível para poucas espécies de peixes. Dentre os caracídeos avaliados por Kramer (1978), duas espécies de grande porte, *Brycon petrosus* e *Piabucina panamensis*, apresentaram ovócitos maduros de diâmetro elevado (de 1,6mm a 1,9mm e de 1,5mm a 1,7mm, respectivamente). Espécies de tamanho menor, como *Hyphessobrycon panamensis*, *Gephyrocharax atricaudata* e *Roeboides guatemalensis*, apresentaram ovócitos maduros de diâmetro menor (entre 0,7mm e 0,8mm para as duas primeiras espécies e de 0,85mm a 1,0mm para a última). Outra espécie de caracídeo avaliada por Kramer (1978), *Bryconamericus emperador*, apesar do porte menor, apresentou ovócitos maiores, entre 1,2mm e 1,15mm. Outro caracídeo da subfamília Cheirodontinae,

Macropsobrycon uruguayanae, apresentou ovócitos maduros medindo, em média, 0,67mm (Azevedo, dados não publicados). Os ovócitos maduros de *D. terofali* apresentam, em média, um diâmetro muito semelhante ao apresentado pela maioria das espécies de caracídeos de pequeno porte cujos dados são disponíveis. Aparentemente, a espécie não apresenta nenhuma modificação no tamanho dos ovócitos, seja para aumentar a capacidade de produção dos mesmos, como talvez seja o caso de *M. uruguayanae*, como para aumentar as chances de sobrevivência de ovos e larvas, como talvez ocorra com *B. emperador*.

Segundo Vazzoler (1996), o comprimento de primeira maturação é uma tática bastante lábil e relacionada ao crescimento, apresentando variações intraespecíficas espaciais e temporais relacionadas às condições ambientais prevalecentes na região ocupada ou no período em que a população submeteu-se às mesmas. A diferença entre o tamanho de primeira maturação gonadal de machos e fêmeas de *D. terofali* indicam que os machos da espécie necessitam atingir um comprimento maior do que as fêmeas para maturarem. Em contrapartida, as análises de IGS mostraram que os machos iniciam a maturação antes das fêmeas durante o período reprodutivo. É possível, no caso de *D. terofali*, que os machos tenham maiores taxas de crescimento e atinjam maiores tamanhos do que as fêmeas quando se inicia o período reprodutivo. Outra possibilidade é que haja, entre os machos da população, competição por fêmeas, por sítios de reprodução ou mesmo por alimento, fazendo com que somente os machos maiores atinjam a maturação e se reproduzam.

A presença de ganchos ósseos nos raios das nadadeiras de Ostariophysi foi recentemente revisada por Malabarba & Weitzman (2003). Segundo estes autores, tais estruturas são exclusivas e constituem uma sinapomorfia de um clado de Characiformes incluindo as famílias Characidae e Gasteropelecidae. Embora órgãos

de contato possam ser encontrados em várias famílias e ordens de peixes ósseos, estes compreendem diferentes estruturas, como tubérculos epidérmicos queratinizados ou não e projeções ósseas de raios ou escamas. Ainda é desconhecida a real função dos ganchos nas nadadeiras. Collette (1977) faz uma extensa revisão da ocorrência destas estruturas e de outros órgãos de contato em diversos grupos de peixes, e aponta que estes estão presentes em partes do corpo e nadadeiras dos machos as quais estão diretamente em contato com a fêmea durante ato da desova e que, na maioria dos peixes, estas estruturas surgem antes da reprodução e regridem ao final desta. Foster (1967) sugeriu que os ganchos possam ter função tátil, possibilitando que o macho saiba sua posição exata em relação à fêmea. Fink & Weitzman (1974) reportaram a variação sazonal nos ganchos de caracídeos. Garutti (1990) e von Ihering & Azevedo (1936) também descrevem a ocorrência de ganchos nas nadadeiras de *A. bimaculatus* como sendo sazonal, coincidindo com o período reprodutivo da espécie e que, depois deste, os machos perdem estas estruturas. Em contrapartida, Andrade *et al.* (1984), estudando *A. bimaculatus* e Azevedo *et al.* (2000), estudando *Mimagoniates microlepis* e *M. rheocharis*, entenderam que os ganchos nas nadadeiras não são perdidos após a reprodução. Também para outros membros de Glandulocaudinae já foram descritas tais estruturas, as quais podem apresentar variações quanto a forma, número e quanto a localização na nadadeira, dependendo da espécie (Weitzman & Thomerson, 1970; Weitzman & Fink, 1985; Azevedo, 2000). Em *D. terofali* são observados ganchos bem desenvolvidos nos raios das nadadeiras anal e pélvica de machos maduros nos meses em que as médias de IGS são altas, sugerindo que o desenvolvimento destas estruturas está associado a maturação sexual dos machos. Ao longo do período não reprodutivo é possível detectar duas classes de machos, uma com ganchos desenvolvidos (aproximadamente de seis a quatorze raios com ganchos

na nadadeira anal e de dois a cinco raios com gancho nas nadadeiras ventrais) e valores de IGS menores do que aqueles observados durante o período reprodutivo e um segundo grupo de machos sem ganchos nas nadadeiras e valores de IGS próximos de zero. Estas duas classes de machos diferem também quanto ao tamanho corpóreo, os machos que possuem ganchos são maiores do que aqueles que não os possuem. Hipoteticamente, estes dois grupo representam, respectivamente, machos que participaram do último período reprodutivo e machos que nasceram no último período reprodutivo. Estes resultados suportam também a hipótese de que ganchos nas nadadeiras não são perdidos após a reprodução. Para *D. terofali* e possivelmente para outras espécies de caracídeos, as altas frequências de machos com ganchos menos desenvolvidos ou sem ganchos depois do período reprodutivo podem ser resultado do aumento no número de machos jovens na população e não necessariamente da regressão destes ganchos. Os resultados não mostraram relação direta entre o desenvolvimento dos ganchos (medidos através do número de raios com ganchos nas nadadeiras) e o comprimento padrão. O desenvolvimento dos ganchos parece ser estimulado pela maturação gonadal, independentemente do tamanho do corpo.

Os ganchos nas nadadeiras não são exclusividade de Glandulocaudinae, ocorrendo, conforme citado acima, em vários outros peixes sem inseminação mas é possível que em espécies inseminadas estes ganchos desempenhem um papel ainda mais importante na aproximação entre macho e fêmea, tanto durante a transferência de gametas quanto na realização dos movimentos descritos para o comportamento de corte de alguns glandulocaudíneos.

LITERATURA CITADA

- Adebisi, A. A. 1987. The relationships between fecundities, gonadosomatics indices and egg sizes of some fishes of Ogun River, Nigéria. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 111:151-156.
- Andrade, D. R., E. Menin & S. P. Ribeiro. 1984. Periodicidade da característica sexual secundária em *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) Pisces, Characidae. *Rev. Seiva*, 44(93):9-12, 1984.
- Atkins, D. L. & W. L. Fink. 1979. Morphology and histochemistry of the caudal gland of *Corynopoma riisei* Gill. *Journal of Fish Biology*, 14:465-469.
- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 84p.
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 2000(4):983-989.
- Burns, J. R. & S. H. Weitzman. (in press). Insemination in ostariophysan fishes. *Proceedings of the Second International Symposium on Livebearing Fishes*, Querétaro, Mexico. 2005.
- Burns, J. R. B., S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Copeia*, 1997(2):433-438.

- Burns, J.R.; S.H. Weitzman; H.J. Grier & N.A. Menezes. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei, Characidae, Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 210:45-53.
- Burns, J.R. & S.H. Weitzman. 1996. Novel gill-derived gland in the male swordtail characin, *Corynopoma riisei* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Copeia*, 1996(3):627-633.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, K. R. Lange, & L. R. Malabarba. 1998. Sperm ultrastructure in Characid fishes (Teleostei: Ostariophysi). Pp. 235-244. In: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Collette, B. B. 1977. Epidermal breeding tubercles and bony contact organs in fishes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 39:225-268.
- Daniel, R. 2002. Secretory cells of the caudal gland in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Dissertação de Mestrado não publicada*. The George Washington University, Washington, DC. 40p.
- Fink, W. L. & S. H. Weitzman. 1974. The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 172:1-46.

- Foster, N. R. 1967. Trends in the evolution of the reproductive behavior in killifishes. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 549-566.
- Garutti, V. 1990. Caráter sexual secundário em *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae) relacionado às nadadeiras anal e pélvicas. *Naturalia*, São Paulo, 15:109-119.
- Gelain, D., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 1999. Biologia reprodutiva de *Serrapinus calliurus* (Characidae, Cheirodontinae) do arroio Ribeiro, Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 12:71-82.
- Kramer D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5):976-985.
- Lampert, V. R. 2003. Biologia reprodutiva de duas espécies do gênero *Bryconamericus* (Characidae: Tetragonopterinae) dos sistemas dos rios Jacuí e Uruguai, RS. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 73p.
- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 1999. A new genus and species of South American fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae) with a derived caudal fin, including comments about inseminating cheirodontines. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112(2):410-432.

- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1):67-151.
- Menni, R. C. & A. E. Almirón. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. *Neotrópica*, 40:75-85.
- Nelson, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). University California Press, 75:59-152.
- Nikolsky, G. V. 1963. *The Ecology of Fishes*. London: Academic Press. 352p.
- Oliveira, C. L. C., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 2002. Período reprodutivo, desova e fecundidade de *Cheirodon ibicuiensis* Eigenmann, 1915 (Ostariophysi: Characidae) do arroio Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia* 15(1):3-14.
- Oliveira, C. L. C. 2003. Análise comparada de caracteres reprodutivos e da glândula branquial de duas espécies de Cheirodontinae (Teleostei: Characidae) Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 80p.
- Pecio, A. & J. Rafinski. 1994. Structure of the testis, spermatozoon and spermatozeugmata of *Mimagoniates barberi* Regan 1907 (Teleostei, Characidae), an internal fertilizing, oviparous fish. *Acta Zoologica*, 75:179-185.
- Pecio, A. & J. Rafinski. 1999. Spermogenesis in *Mimagoniates barberi* Regan, 1907 (Teleostei: Ostariophysi: Characidae), an oviparous, internally fertilizing fish. *Acta Zoologica*, 80:35-45.

- Santos, E. P. dos. 1978. Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura. São Paulo: HUCITEC, Ed. da Univ. de São Paulo. 129 p.
- Vazzoler, A. E. A. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI. 169 p.
- Vazzoler, A. E. A. de M. & N. A. Menezes. 1992. Síntese dos conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4):627-640.
- von Ihering, R. & P. Azevedo. 1936. As piabas dos açudes nordestinos (Characidae: Tetragonopterinae). *Archivos do Instituto Biológico de São Paulo*, 7:75-106 + 12 est.
- Wallace, R. A. & K. Sellman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist*, 21(2):325-343.
- Weitzman, S. H. & N. A. Menezes. 1998. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. Pp. 171-192. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Weitzman, S. H. & S. V. Fink. 1985. Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in glandulocaudine fishes (Teleostei, Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 421:1-121.
- Weitzman, S. H. & J. E. Thomerson. 1970. A new species of glandulocaudine characid fish, *Hysteronotus myersi*, from Peru. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 38(8):139-156.

Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American
South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

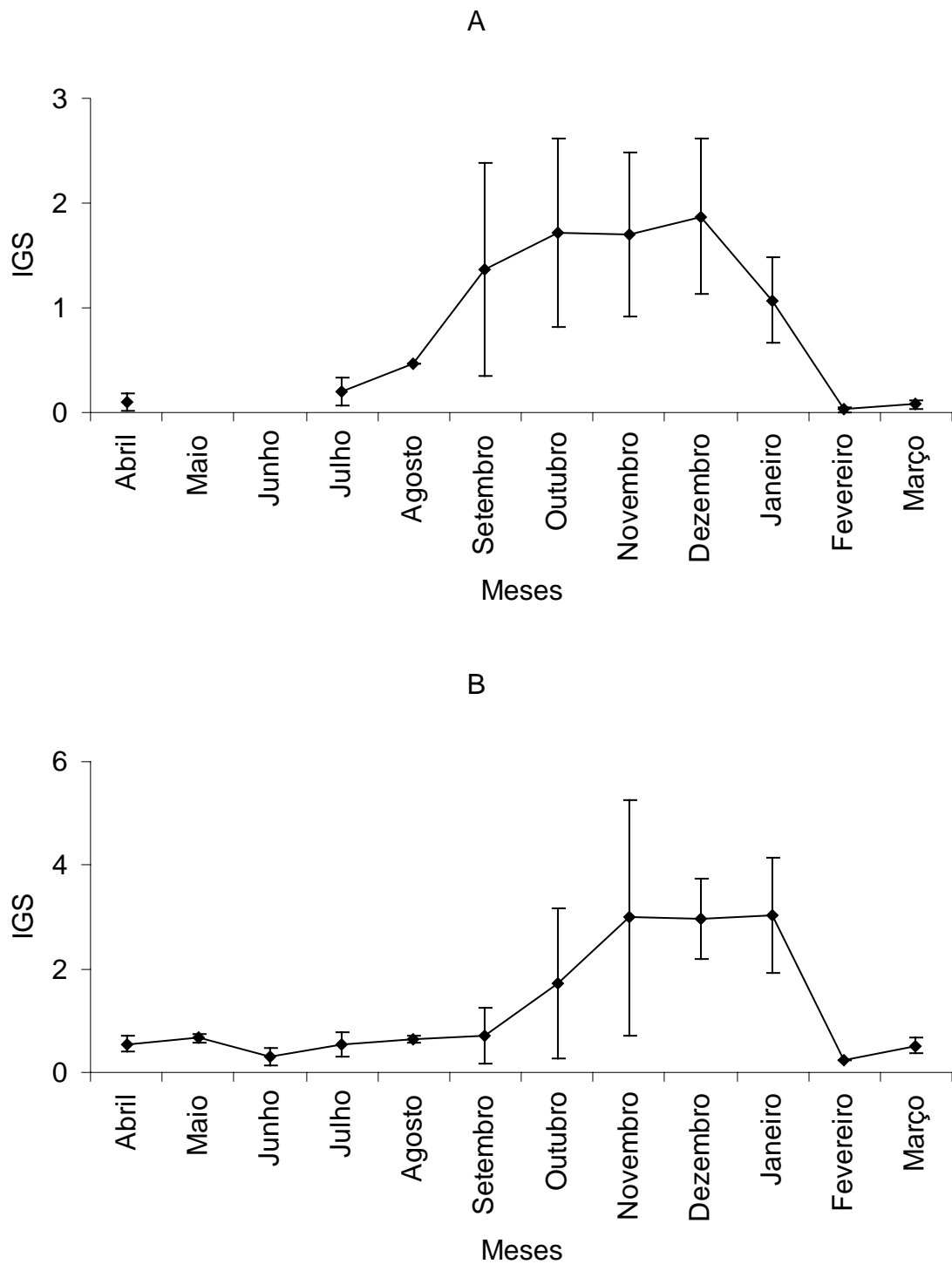


Fig 1. Médias mensais do índice gonadosomático (IGS) de machos (A) e fêmeas (B) de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. As barras verticais representam os valores de desvio padrão das médias.

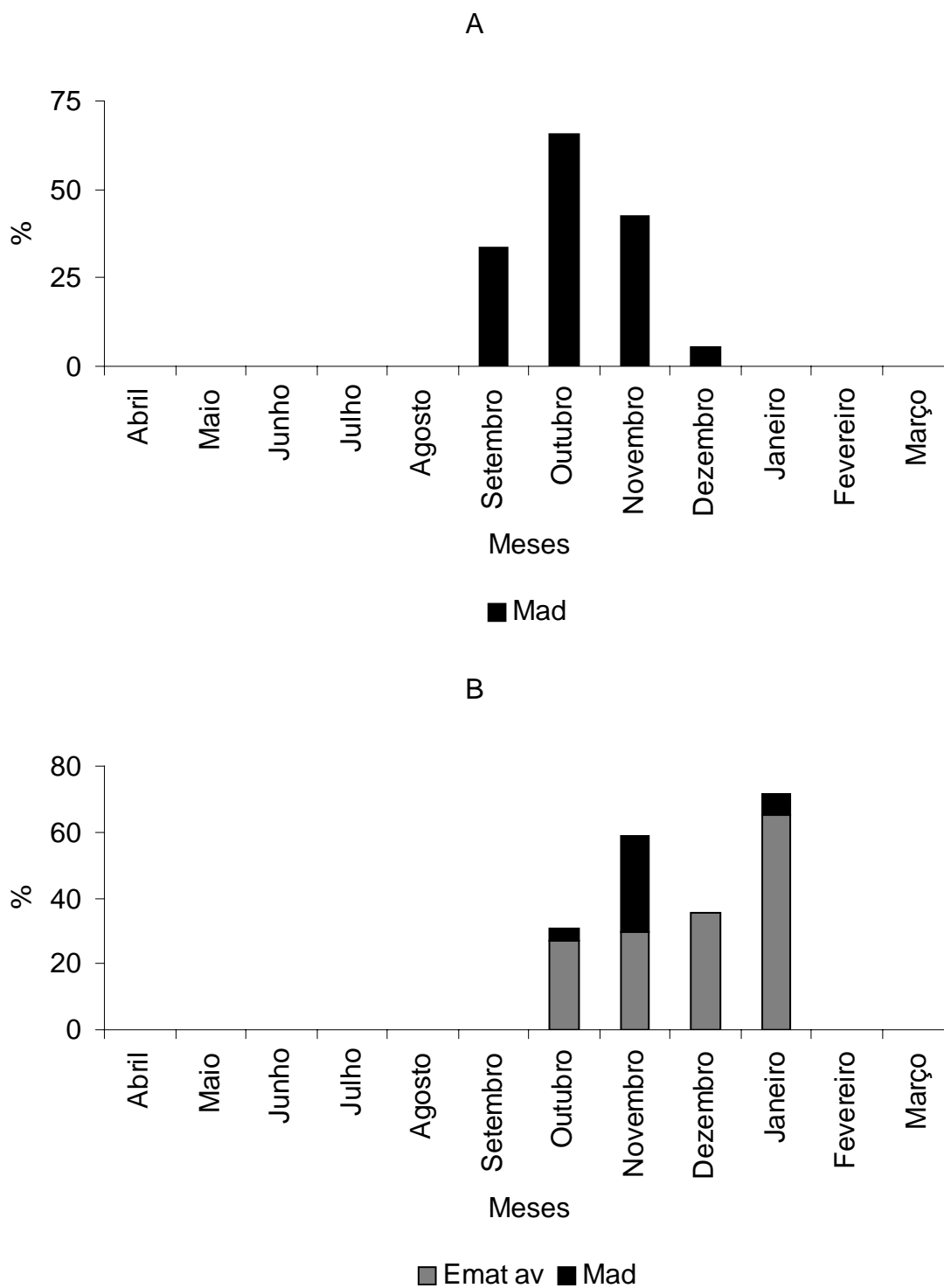


Fig. 2. Frequência relativa de machos (A) e fêmeas (B) de *Diapoma terofali* com gônadas maduras (Mad) e em maturação avançada (Emat av) coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002.

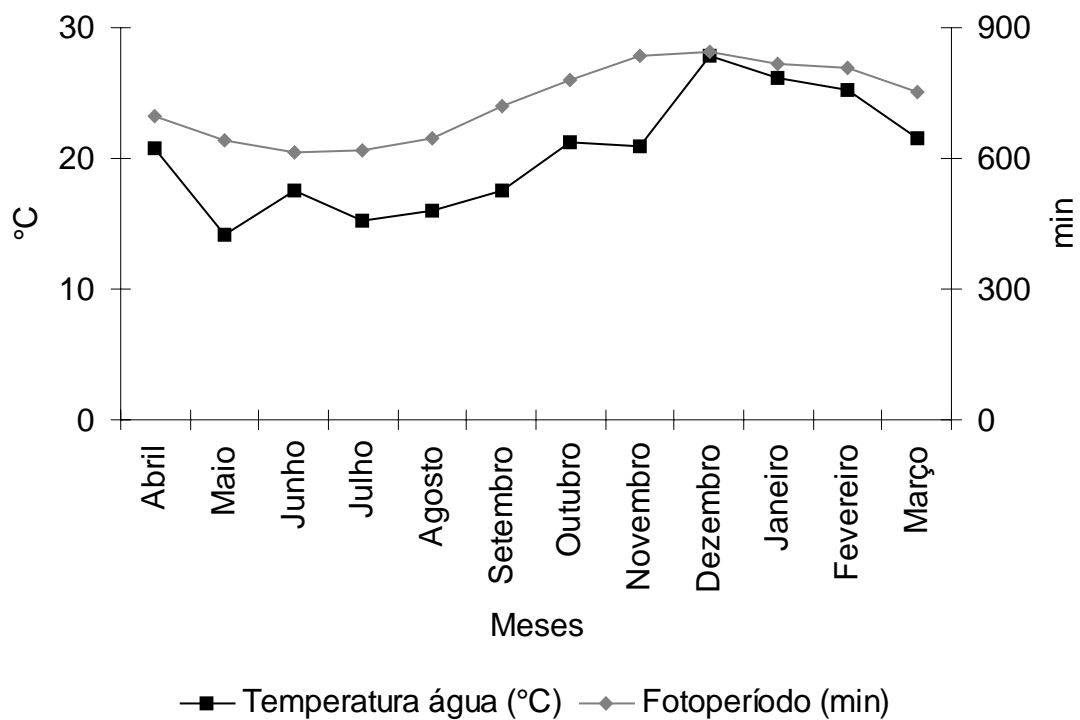


Fig. 3. Médias mensais da temperatura da água (°C) do rio Ibicui da Faxina e variação mensal do fotoperíodo (min) da região entre os meses de abril de 2001 e março de 2002.

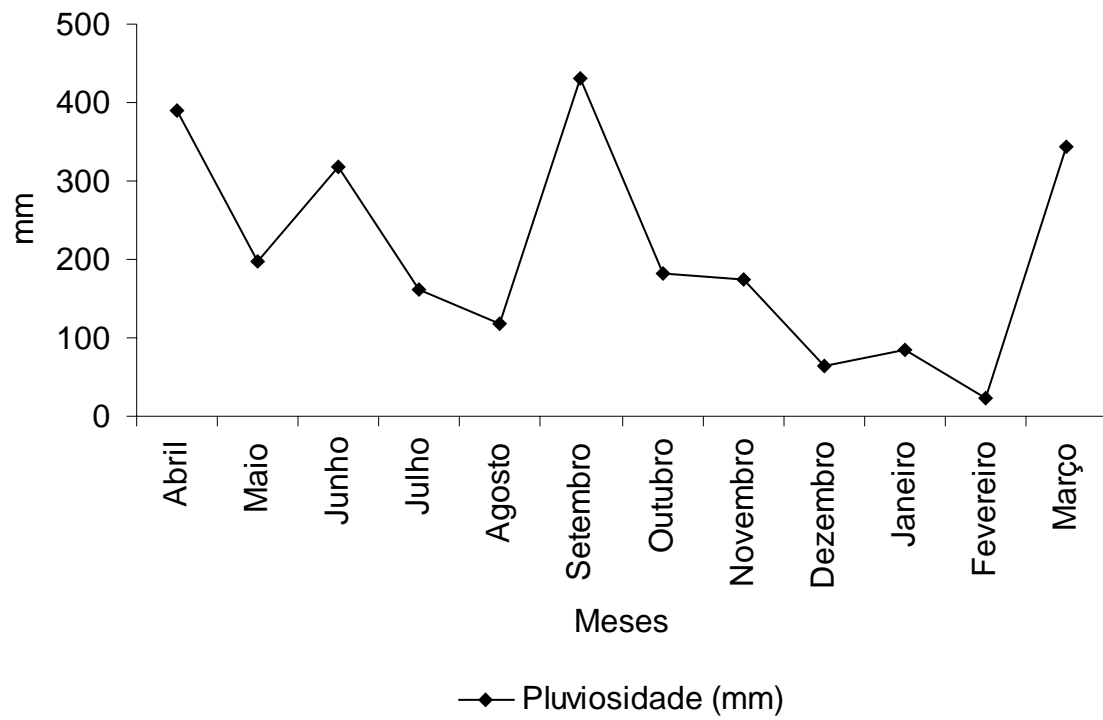


Fig. 4. Médias mensais da pluviosidade (mm) na região do rio Ibicui da Faxina entre os meses de abril de 2001 e março de 2002.

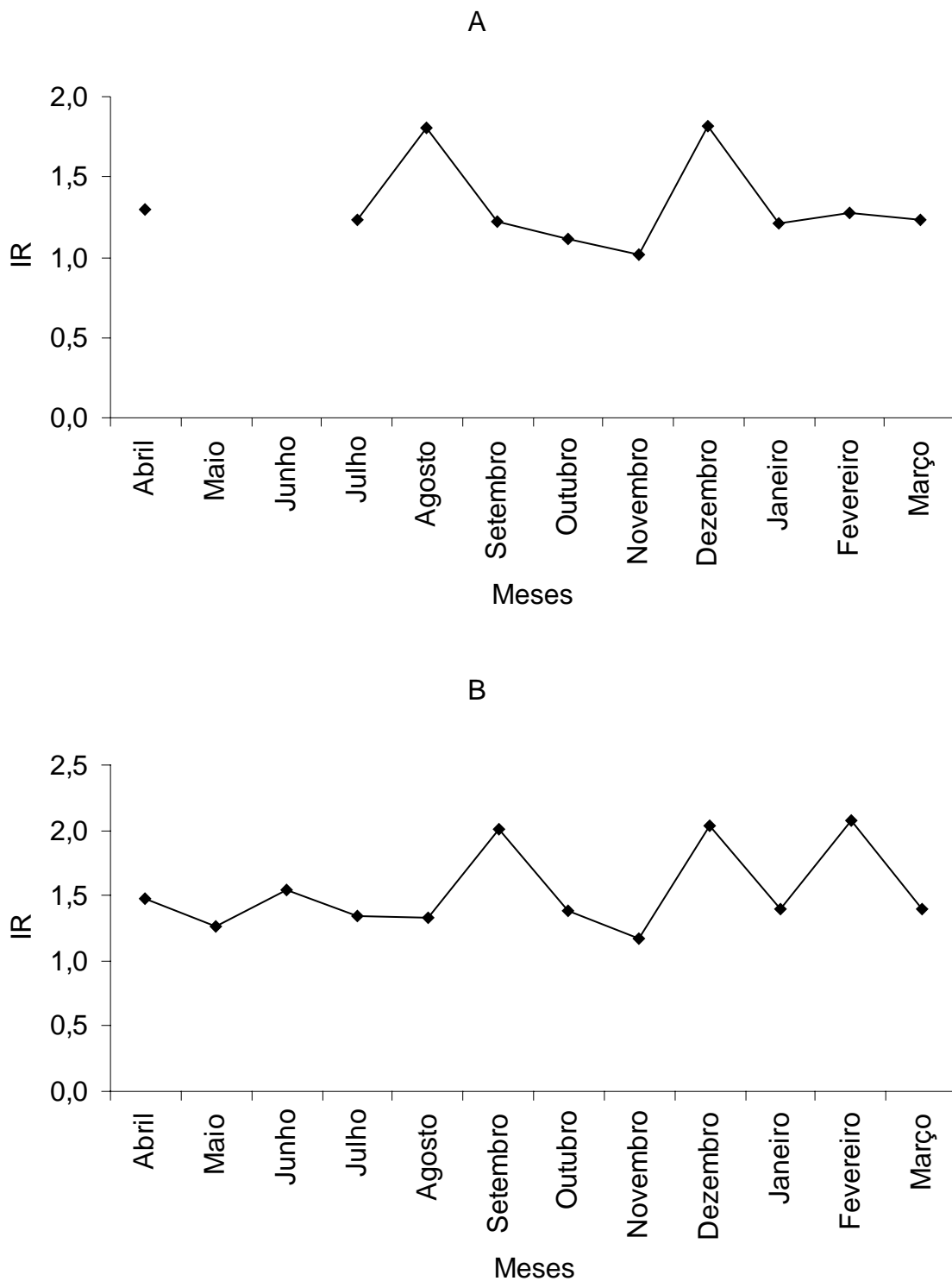


Fig. 5. Médias mensais do índice de repleção (IR) dos estômagos de machos (A) e fêmeas (B) de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2003.

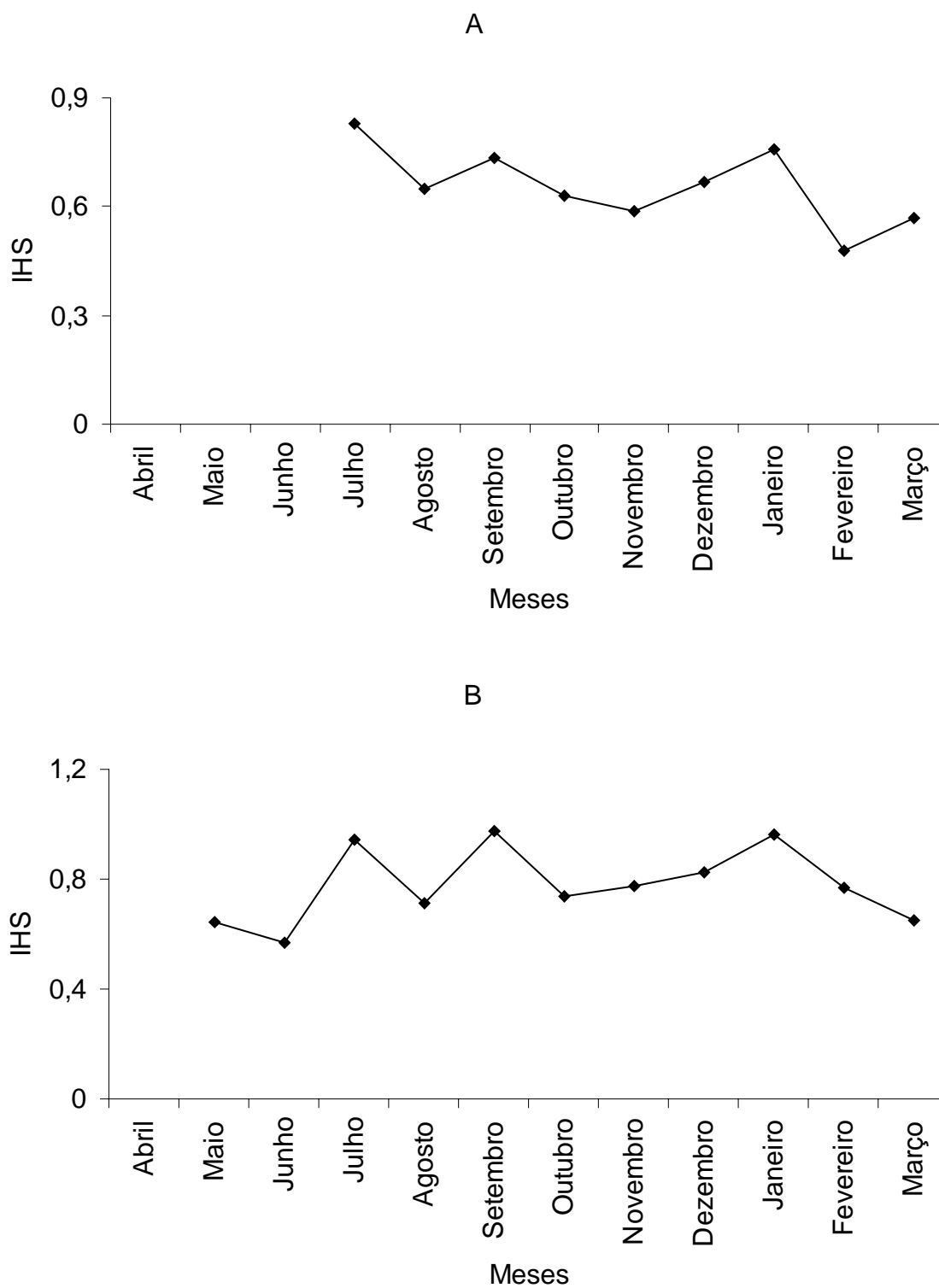


Fig. 6. Médias mensais do índice hepatossomático (IHS) de machos (A) e fêmeas (B) de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002.

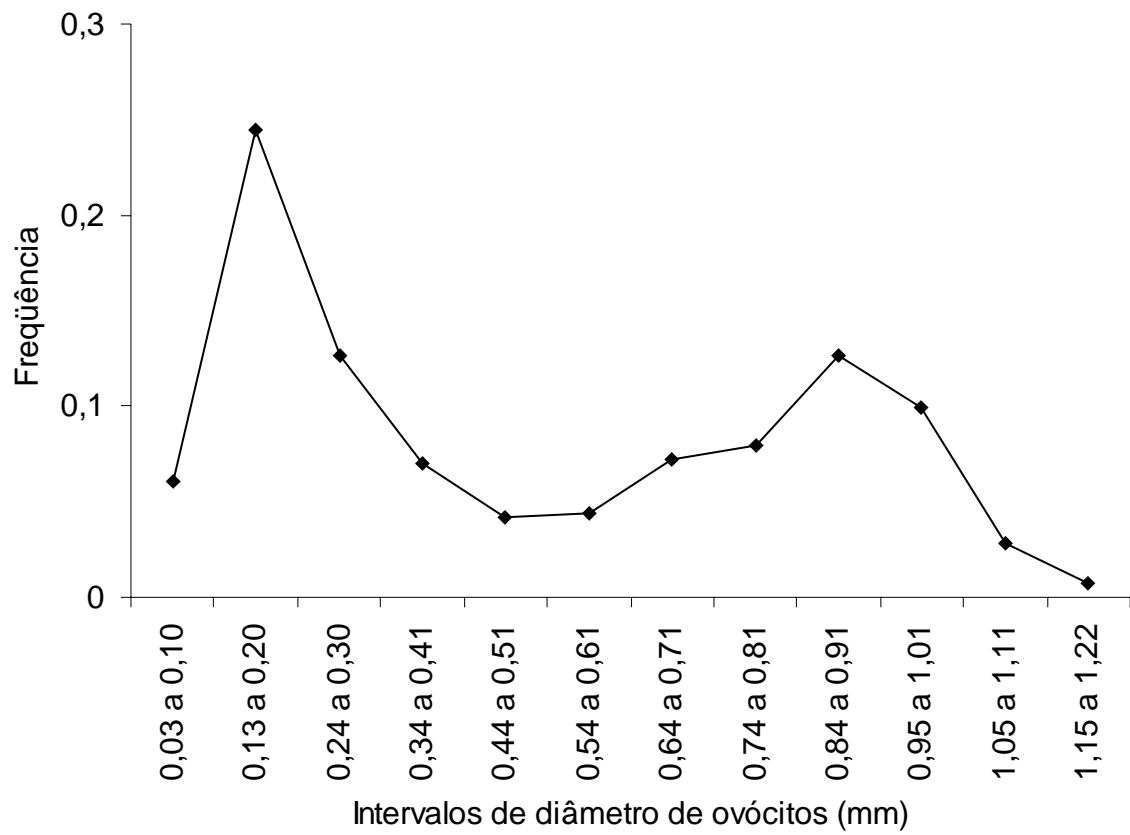


Fig. 7. Frequência relativa dos intervalos de diâmetro de ovócitos de fêmeas maduras de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina.

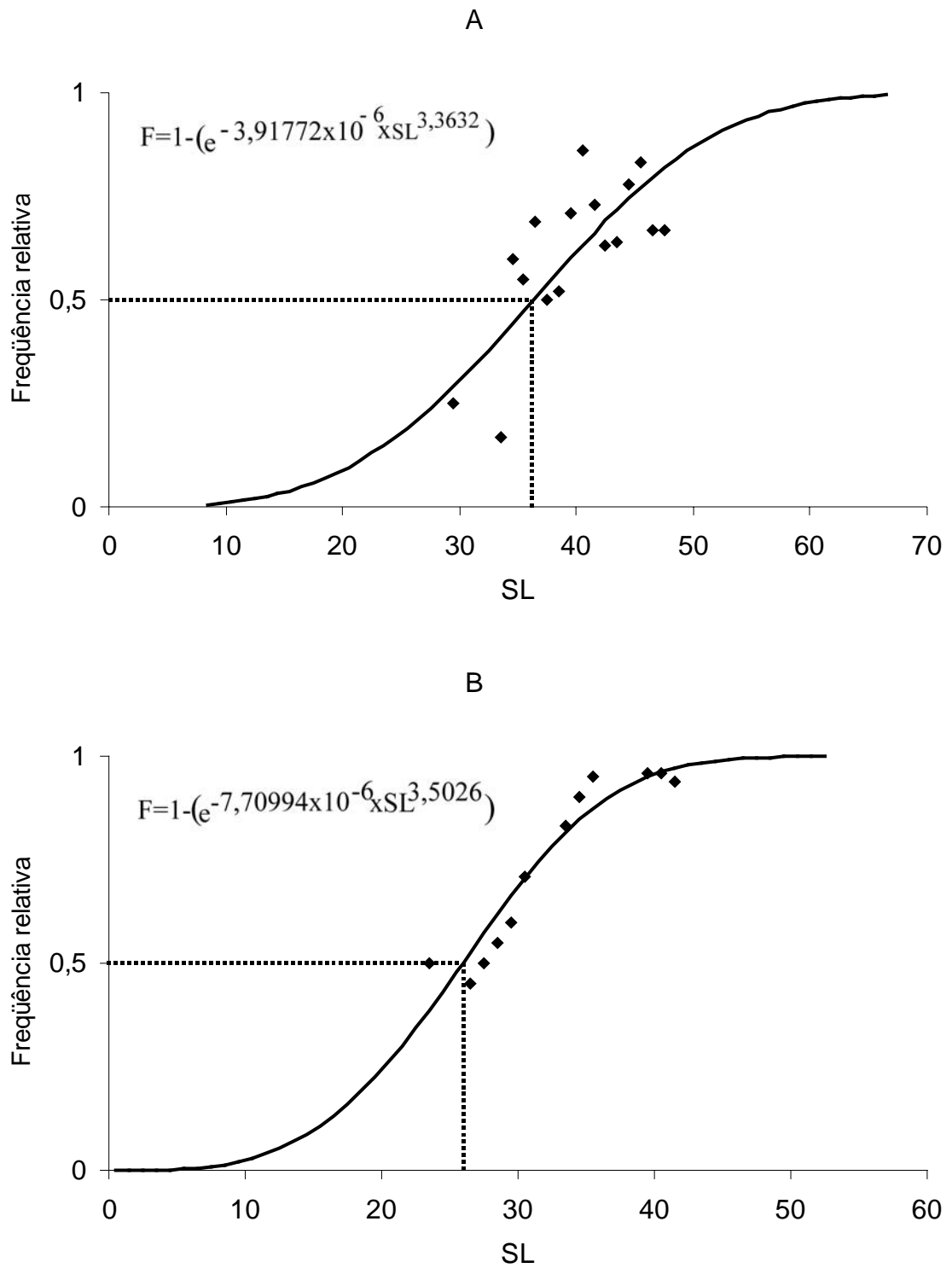


Fig. 8. Distribuição das frequências relativas de machos adultos (A) e fêmeas adultas (B) por comprimento padrão (SL, em mm) de *Diapoma terofali* e estimativa do tamanho de primeira maturação gonadal.

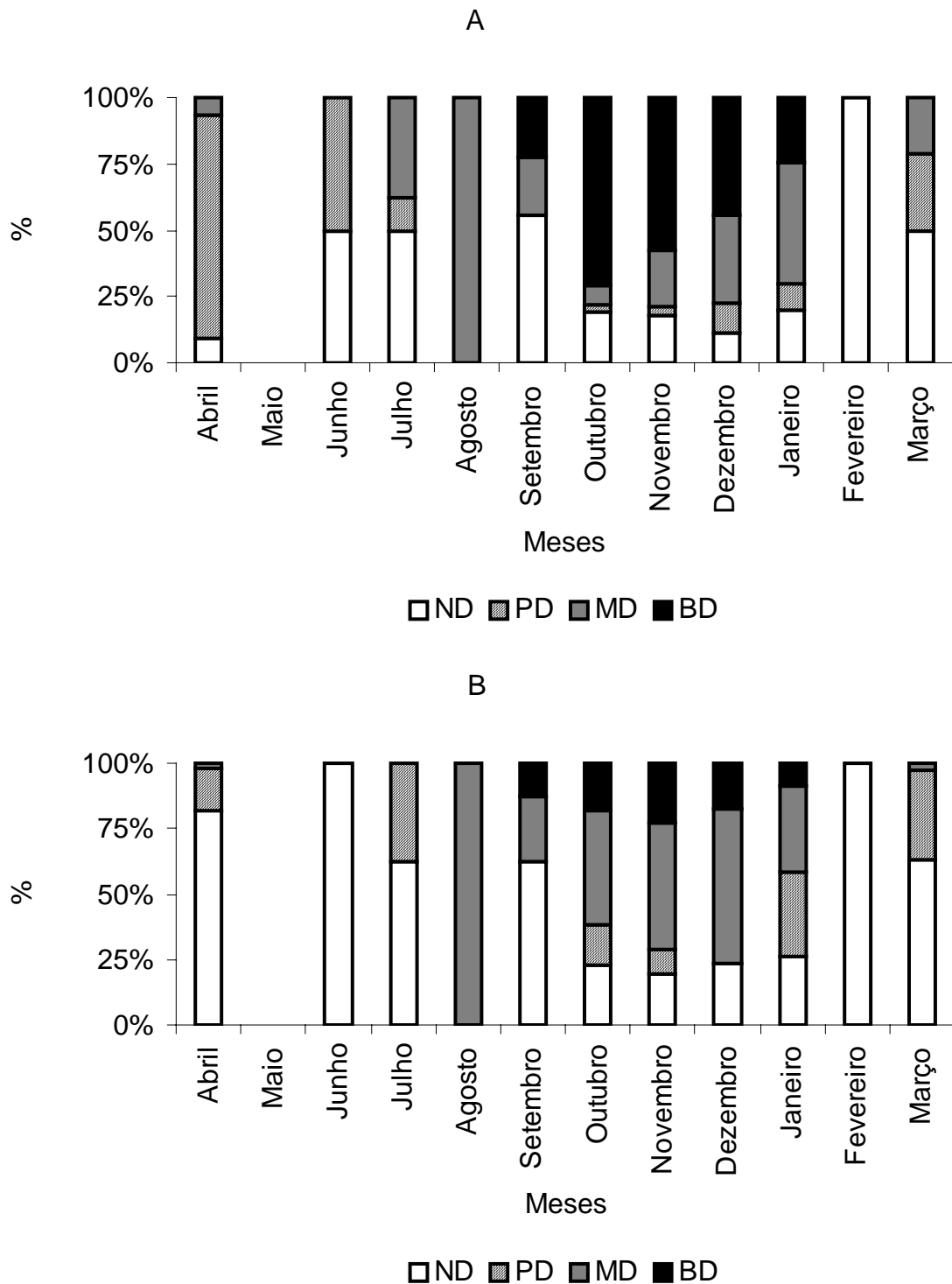


Fig. 9. Frequências relativas mensais dos estágios de desenvolvimento dos ganchos na nadadeira anal (A) e nadadeiras pélvicas (B) de machos de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. ND = não desenvolvido; PD = pouco desenvolvido; MD = moderadamente desenvolvido e BD = bem desenvolvido.

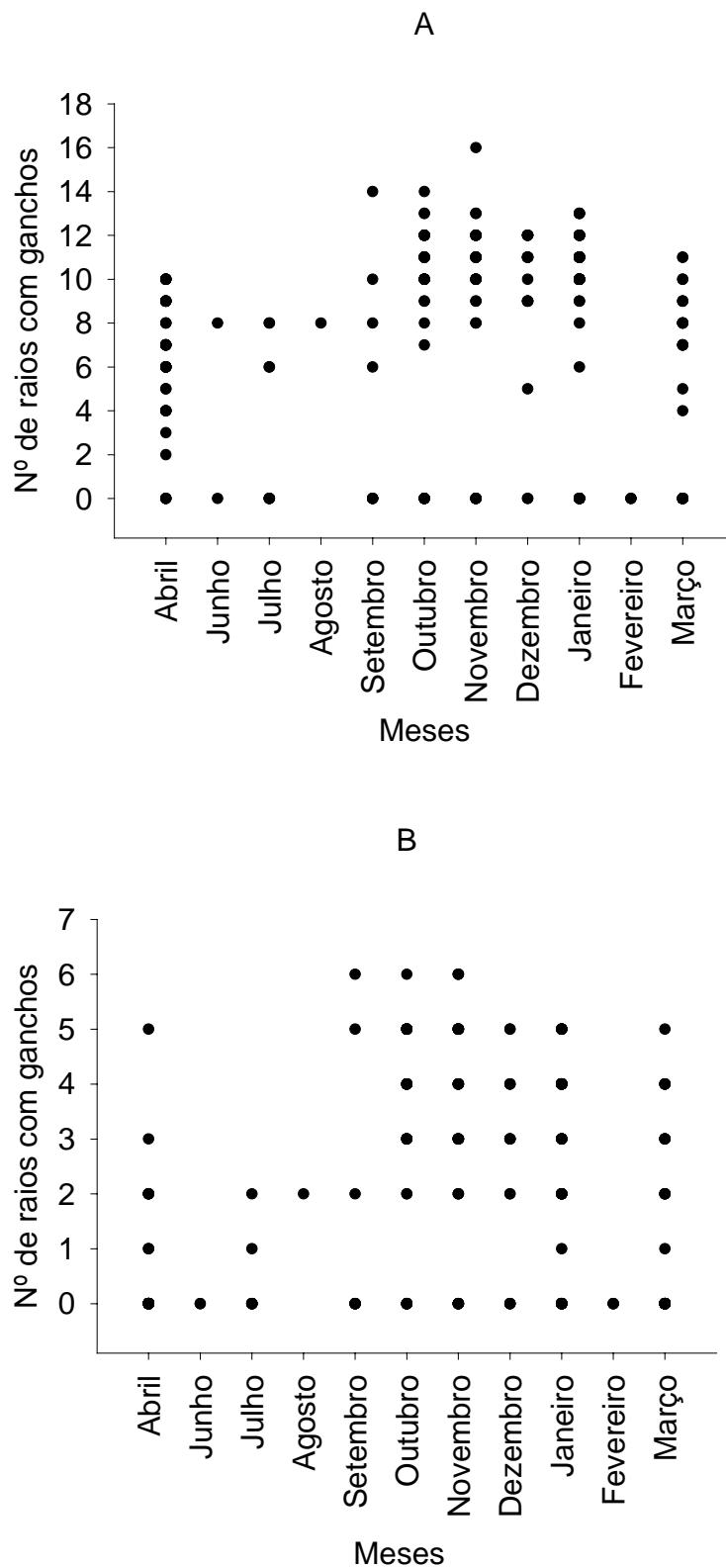


Fig. 10. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira anal (A) e nadadeiras pélvicas (B) de machos de *Diapoma terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. No mês de maio, nenhum macho foi coletado.

Fig. 11. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira anal por comprimento padrão (SL, em mm) de machos de *D. terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. No mês de maio nenhum macho foi capturado e no mês de agosto apenas um macho foi capturado.

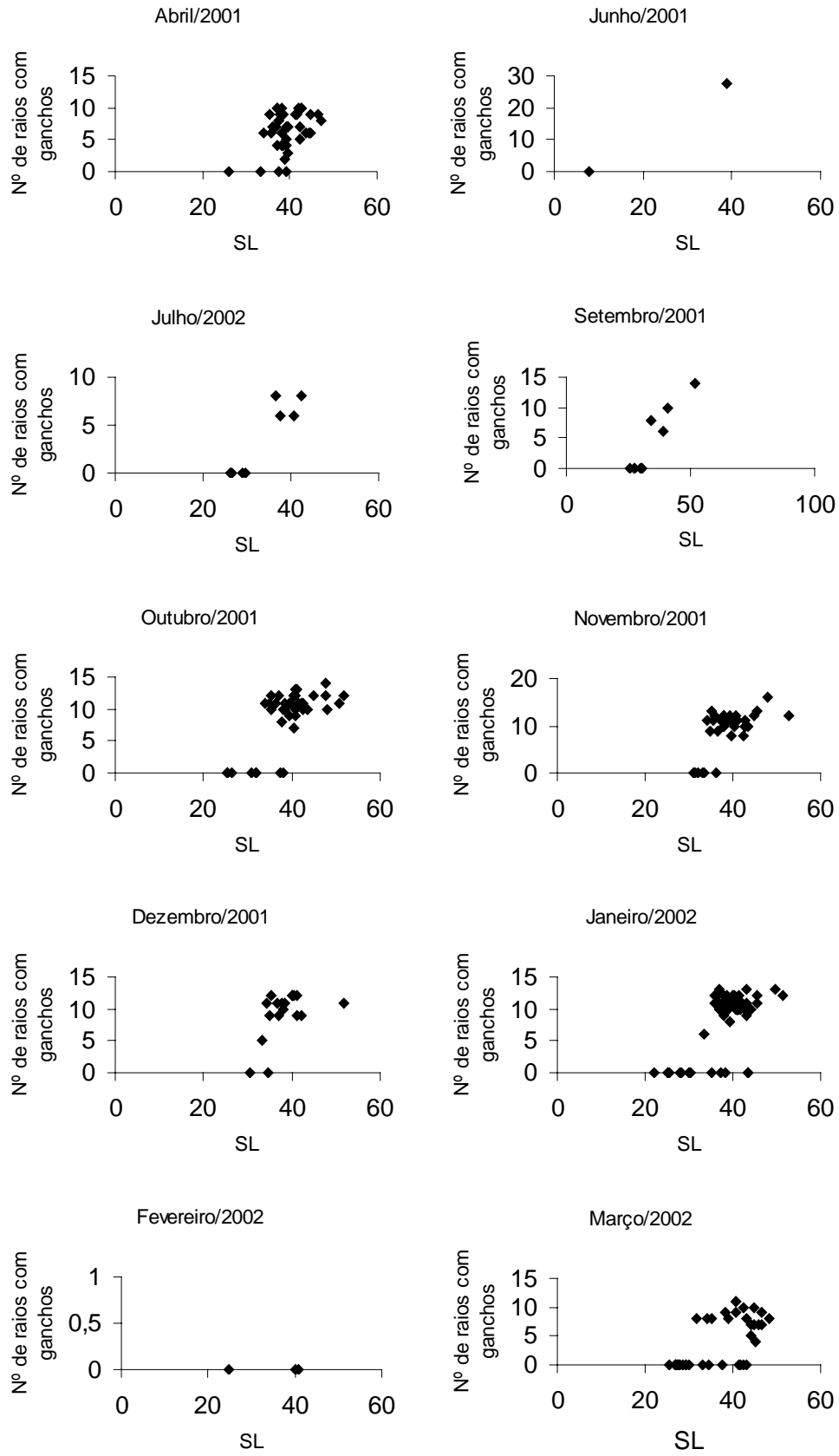


Fig. 11.

Fig. 12. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira ventral por comprimento padrão (SL, em mm) de machos de *D. terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. No mês de maio nenhum macho foi capturado e no mês de agosto apenas um macho foi capturado.

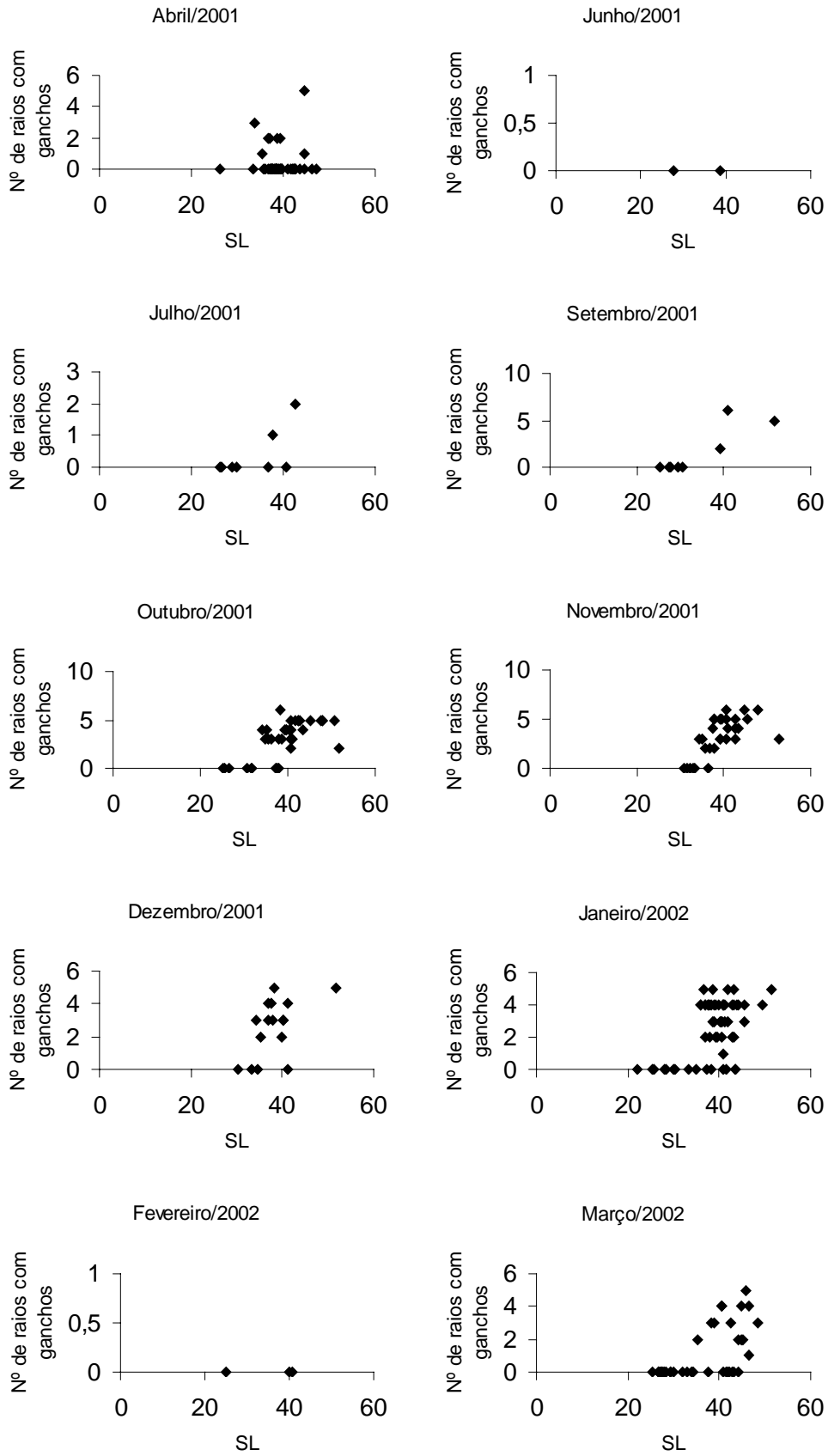


Fig. 12.

Fig. 13. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira anal por IGS de machos de *D. terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. No mês de maio nenhum macho foi capturado e no mês de agosto apenas um macho foi capturado.

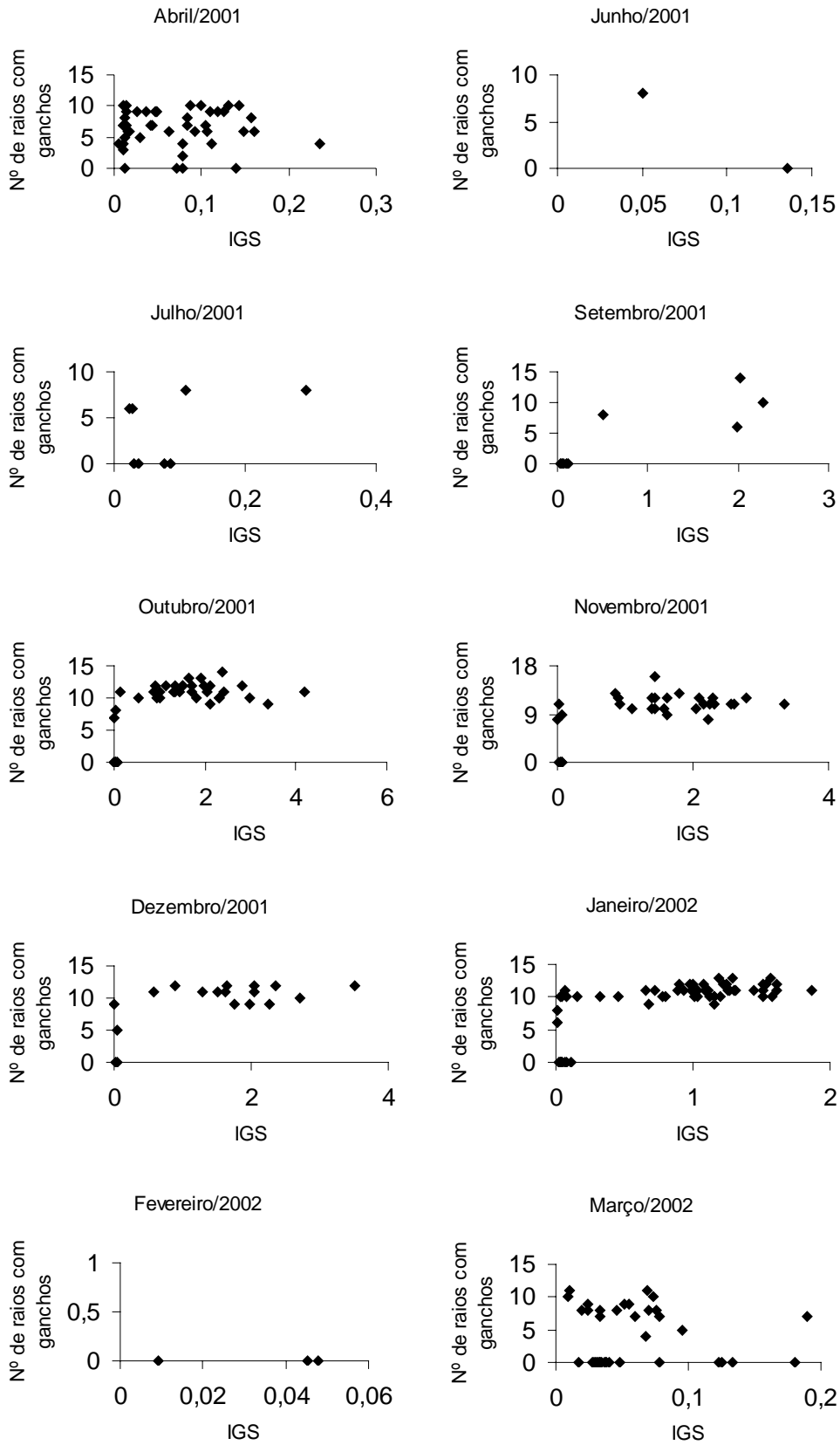


Fig. 13.

Fig. 14. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira ventral por IGS de machos de *D. terofali* coletados no rio Ibicui da Faxina entre abril de 2001 e março de 2002. No mês de maio nenhum macho foi capturado e no mês de agosto apenas um macho foi capturado.

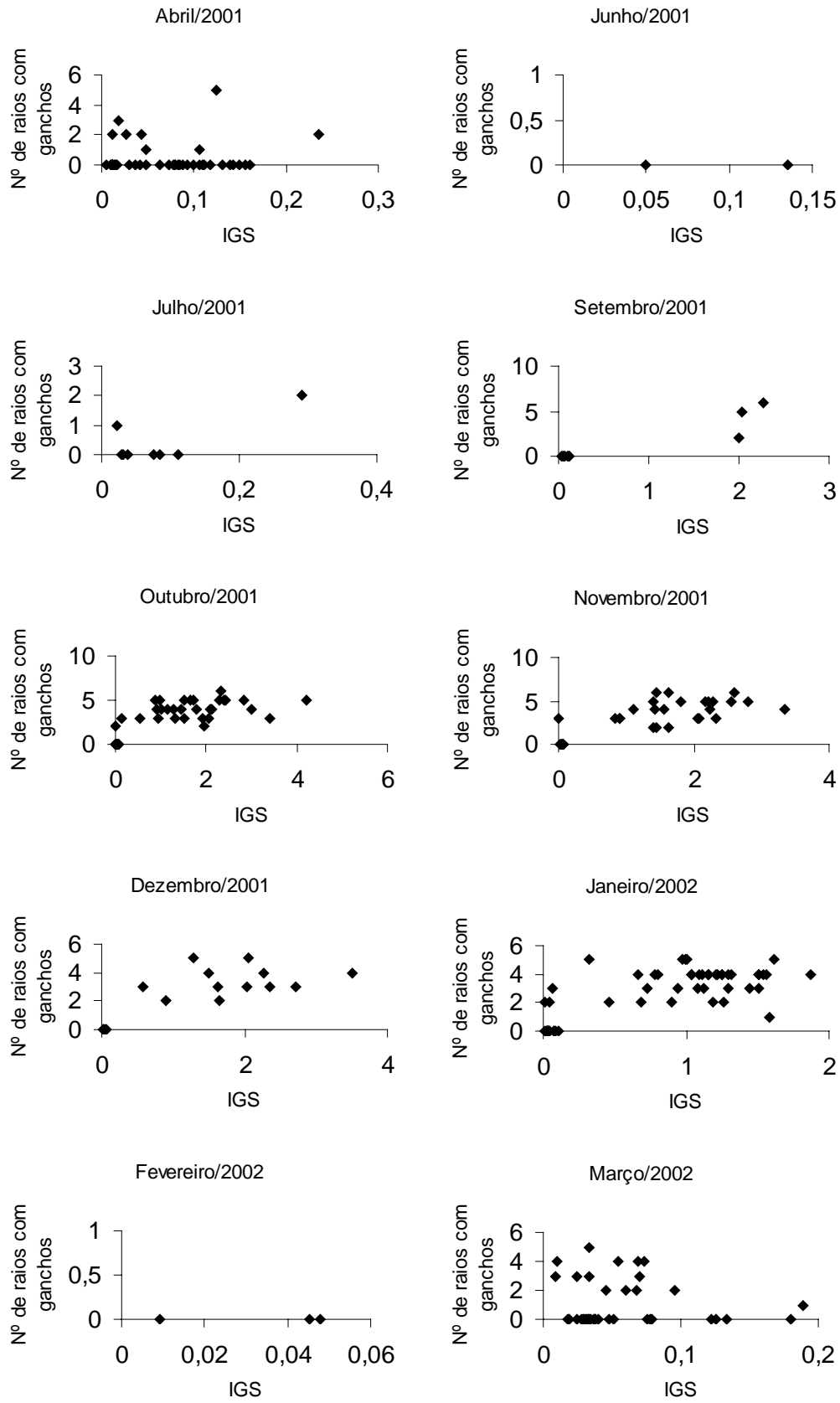


Fig. 14.

Tabela 1. Variação mensal do fotoperíodo (em min) e da pluviosidade (em mm) da região de Rosário do Sul, RS; da temperatura da água do rio Ibicui da Faxina e das médias mensais do índice gonadossomático (IGS), índice de repleção estomacal (IR) e índice hepatossomático (IHS) de machos e fêmeas de *Diapoma speculiferum* entre abril de 2001 e março de 2002 . n = número de indivíduos capturados.

Meses	Machos						Fêmeas			N	
	Fotoperíodo (min)	Pluviosidade (mm)	Temperatura da água (C)	IGS	IR	IHS	n	IGS	IR		IHS
Abril	696	388,5	20,7	0,105	1,294		44	0,551	1,471		50
Maio	641	196,8	14,2					0,665	1,265	0,643	3
Junho	614	319,2	17,5				2	0,296	1,538	0,571	4
Julho	617	162,8	15,3	0,201	1,233	0,827	8	0,536	1,338	0,943	6
Agosto	648	116,9	16	0,473	1,800	0,648	1	0,632	1,331	0,713	3
Setembro	722	430,4	17,5	1,367	1,226	0,734	9	0,718	2,012	0,973	11
Outubro	778	181,6	21,3	1,715	1,117	0,628	41	1,717	1,378	0,734	27
Novembro	836	174,5	21	1,7	1,018	0,587	33	2,995	1,165	0,776	34
Dezembro	846	63,6	27,9	1,869	1,814	0,669	18	2,964	2,033	0,822	17
Janeiro	817	84,8	26,2	1,075	1,206	0,759	61	3,029	1,391	0,965	91
Fevereiro	808	23,4	25,3	0,027	1,275	0,480	3	0,245	2,070	0,772	3
Março	753	342,6	21,6	0,081	1,237	0,569	38	0,521	1,393	0,650	29
Total							258				278

Tabela 2. Resultados dos testes de correlação estatística de Spearman entre as médias mensais do índice gonadossomático (IGS) de machos e fêmeas de *Diapoma speculiferum* e os dados abióticos e bióticos.

	r Spearman	p	Significância
Machos			
IGS x fotoperíodo	0,4788	0,1663	não significante
IGS x pluviosidade	0,006061	1	não significante
IGS x temperatura da água	0,1758	0,6321	não significante
IGS x IR	-0,2727	0,4483	não significante
IGS x IHS	0,2667	0,4933	não significante
Fêmeas			
IGS x fotoperíodo	0,5874	0,0446	significante
IGS x pluviosidade	-0,1538	0,6331	não significante
IGS x temperatura da água	0,2732	0,3902	não significante
IGS x IR	-0,3497	0,2652	não significante
IGS x IHS	0,5273	0,1003	não significante

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Macropsobrycon uruguayanae* EIGENMANN,
1915 (CHARACIDAE: CHEIRODONTINAE: COMPSURINI) DO RIO IBICUÍ,
RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

*Marco Aurélio Azevedo*¹

Luiz Roberto Malabarba^{1,2}

*John Robert Burns*³

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e PPG Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. E-mail: arruaca@vortex.ufrgs.br

²Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

³Department of Biological Science, The George Washington University

RESUMO

No presente trabalho, *Macropsobrycon uruguayanae*, uma espécie de caracídeo com inseminação da tribo Compsurini de Cheirodontinae, tem sua biologia reprodutiva descrita e é estudado o desenvolvimento de seus caracteres de dimorfismo sexual secundário. Foram capturados 117 machos e 143 fêmeas da espécie entre abril de 2001 e março de 2002 no rio Ibicuí, entre os municípios de Cacequi e São Vicente do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil, utilizando-se rede do tipo picaré e puçá. Os valores individuais e as médias do índice gonadossomático (IGS), bem como as frequências relativas de indivíduos com gônadas maduras ou em estágios avançados de maturação, mostraram a ocorrência de indivíduos em reprodução na maioria dos meses amostrados. Através de análise histológica foram observados espermatozoides nos ovários de fêmeas

em diferentes estádios de maturação gonadal coletadas na maioria dos meses. Nenhuma fêmea imatura apresentou ovários inseminados. O tamanho de primeira maturação gonadal, obtido através da análise das distribuições das frequências relativas de jovens e adultos por classe de comprimento padrão, foi estimado em 24mm para machos e fêmeas. A fecundidade absoluta média, estimada a partir da contagem do total de ovócitos maduros de treze fêmeas maduras, foi de 191,08 ovócitos por fêmea ($\pm 48,83$) e a fecundidade relativa foi de 0,539 ovócitos por mg do peso da fêmea ($\pm 0,069$). A análise das frequências de classes de diâmetro de ovócitos de fêmeas maduras mostrou uma desova do tipo total para a espécie. O diâmetro médio dos ovócitos maduros foi de 0,6711mm. Os ganchos na nadadeira anal, caudal e nadadeiras ventrais e a presença de filamentos branquiais fusionados e células glandulares no primeiro arco branquial dos machos, formando uma glândula branquial, constituíram os caracteres de dimorfismo sexual secundário. Machos com ganchos bem desenvolvidos e sem ganchos nas nadadeiras ocorreram na maioria dos meses, com maiores frequências em julho e novembro, respectivamente. Os ganchos nas nadadeiras começam a surgir em machos que ultrapassam cerca de 25mm de comprimento padrão. Machos que não possuem ganchos nas nadadeiras apresentam baixos valores de IGS. O número de raios com ganchos nas nadadeiras correlacionou-se positivamente com os valores de comprimento padrão e IGS. As análises histológicas e de microscopia eletrônica de varredura e transmissão mostraram que a glândula branquial ocorreu em todos os machos maduros analisados. Em machos em maturação avançada estas estruturas foram observadas mas em um número menor de filamentos da brânquia, sendo ausente em machos em maturação inicial ou imaturos e em fêmeas. A glândula branquial da espécie pode compreender cerca de 24 filamentos da hemibrânquia externa do primeiro arco e o fusionamento inicia nos filamentos mais anteriores e a partir da base de cada filamento,

com a expansão do epitélio que reveste o mesmo. As lamelas secundárias da glândula branquial são reduzidas e há proliferação de células secretoras colunares entre elas. Aparentemente estas células formam uma camada única. As imagens de microscopia eletrônica de transmissão mostraram que estas células colunares são preenchidas por inúmeros vacúolos, sugerindo intensa atividade secretora. Os resultados mostraram que a espécie não apresentou um período reprodutivo sazonalmente definido, podendo reproduzir-se o ano todo e as fêmeas podem estar inseminadas antes de completar a maturação plena. As fêmeas de *M. uruguayanae* desenvolvem um único lote de ovócitos maduros a cada evento reprodutivo mas como a reprodução da espécie é contínua, possivelmente estas desovam mais de uma vez ao ano. A fecundidade absoluta da espécie foi considerada baixa mas a fecundidade relativa é semelhante à encontrada para a maioria das espécies de Cheirodontinae. O diâmetro dos ovócitos maduros da espécie foi menor do que o encontrado para a maioria das espécies de Characidae. O desenvolvimento de ganchos nas nadadeiras e da glândula branquial estão aparentemente relacionados à maturação sexual. Machos sem ganchos nas nadadeiras normalmente tem comprimento menor, IGS baixo e ainda não participaram da reprodução. Machos com ganchos nas nadadeiras tem normalmente maior comprimento e encontram-se em reprodução ou já reproduziram. Sugere-se que os ganchos nas nadadeiras dos machos da espécie não são perdidos após a reprodução. A morfologia da glândula branquial de *M. uruguayanae* é muito semelhante à da maioria das espécies de Characidae que possuem esta estrutura e sugere-se que a secreção produzida por esta glândula possa ter função sexual.

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *Macropsobrycon uruguayanae* EIGENMANN,
1915 (CHARACIDAE: CHEIRODONTINAE: COMPSURINI) FROM RIO
IBICUÍ, RIO GRANDE DO SUL, BRAZIL**

ABSTRACT

In the present work, it is described the reproductive biology of the inseminating characid species *Macropsobrycon uruguayanae* of the tribe Compsurini of the Cheirodontinae, along with the development of secondary sexually dimorphic characters. A total of 117 males and 143 females were collected from April 2001 through March 2002 in the rio Ibicuí, along the border of the municipalities of Cacequi and São Vicente do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil, with dip net and seine net. The gonadosomatic index (IGS) values and the frequencies of specimens with mature or advanced maturing gonads demonstrated the presence of reproductive specimens along all sampled months. Through histological analysis of the ovaries it was observed the presence of sperm in ovaries of females in different stages of maturation along most of the sampled months. None of the immature females had inseminated ovaries. Body size at first maturation obtained through the analysis of the distribution of standard length classes of young and adult specimens was estimated as 24 mm to males and females. Absolute fecundity mean, estimated from the total count of mature oocytes of 13 mature females was 191.08 oocytes per female (± 48.83) and relative fecundity 0.539 oocytes per mg of body weight (± 0.069). The analysis of the frequencies of classes of oocyte diameter in mature females demonstrates a total spawning for this species. The mean of the mature oocyte diameter was 0.6711 mm. Hooks on anal, caudal and pelvic fins and the fused gill filaments with glandular cells in the first gill arch of males constitute secondary sexual characters for this species. Males with developed hooks and no hooks

on fins occurred along most of the studied months, with higher frequencies in July and November, respectively. Hooks on fins are found in males larger than 25 mm of standard length. Males without hooks on fins have low IGS. The number of rays with hooks is positively correlated with standard length and IGS. Histology and Scanning Electronic Microscopy allowed the detection of a gill gland in all mature males. The gill glands of males in advanced maturation embraced a smaller number of gill filaments, being absent in initial maturing or immature males and in all females. The gill gland may comprise 24 gill filaments of the external hemibranch of the first gill arch, starting its development from the base of the anteriormost gill filament, with the expansion of the epithelium that cover it. The secondary lamellae are reduced in the gill gland with the development of columnar secretory cells among them, in a single layer. Transmission Electronic Microscope analysis allowed the detection of several vacuoles inside these columnar cells, suggesting an intense secretory activity. The results demonstrated that this species does not have a defined seasonal reproductive period, spawning all along the year. Females develop an unique lot of oocytes, but since the reproductive period is continuous they probably spawn more than once a year. Absolute fecundity is considered low, but similar to that found for most cheirodontines. The mature oocyte diameter is smaller than that found for most characid species. The development of hooks on fins and of the gill gland is associated with male maturation. Males without hooks on fins are usually smaller, have lower IGS and have not participated of a reproductive event. Males with hooks on fins are usually larger, are reproductive males or have already participated of a reproductive event. Hooks are considered permanent and not lost after reproduction. Gill gland morphology of *M. uruguayanae* is similar to that of other characid species and it is suggested its secretion has a reproductive function.

INTRODUÇÃO

Cheirodontinae é uma subfamília de Characidae composta por pequenos peixes de água doce neotropicais normalmente comuns em ambientes lênticos. São encontrados na maioria das drenagens da América do Sul e América Central, ocorrendo da Costa Rica até o Chile central e a Argentina, em drenagens dos Andes nos oceanos Atlântico e Pacífico. Os indivíduos adultos da maioria das espécies alcançam, no máximo, entre 30 e 40 milímetros de comprimento padrão. Atualmente são conhecidos 15 gêneros e 46 espécies de Cheirodontinae (Malabarba, 2003).

Os peixes desta subfamília são facilmente reconhecidos pela ausência de cobertura muscular na região humeral, sobre a região anterior da bexiga natatória, nos dois lados do corpo. Esta estrutura supostamente facilita a transmissão de som do ambiente para a parede da bexiga natatória e desta para o ouvido interno através do aparelho de Weber, sendo conhecida como “pseudotímpano”. A ausência ou redução da musculatura nesta região podem ser observadas em outras espécies de peixes (Böhlke, 1953; Vari, 1978; Malabarba & Lucena, 1995; Malabarba, 1998) mas a musculatura e os ossos que delimitam o pseudotímpano de Cheirodontinae são característicos do grupo. Além do pseudotímpano, outras três características constituem sinapomorfias de Cheirodontinae: a ausência de mancha humeral, a presença de dentes pedunculados, amplamente expandidos e comprimidos distalmente e a presença, na premaxila, de uma única série de dentes perfeitamente alinhados e similares entre si quanto à forma e ao número de cúspides (Malabarba, 1998).

A filogenia proposta por Malabarba (1998) reconhece duas tribos dentro da subfamília, além de alguns gêneros *incertae sedis*. A tribo Cheirodontini inclui sete gêneros, sendo reconhecida principalmente com base em caracteres de dimorfismo

sexual secundário nos raios procorrentes ventrais da nadadeira caudal dos machos. A tribo Compsurini, por sua vez, é constituída por cinco gêneros, incluindo as espécies com modificações nas escamas e raios da nadadeira caudal e nos ganchos da nadadeira anal e que apresentam inseminação (Malabarba, 1998; Burns *et al.*, 1997; Burns *et al.*, 1998).

A presença de ganchos ósseos nos raios das nadadeiras tem sido observada em diversos gêneros de Characiformes e esta característica presumivelmente constitui em sinapomorfia reunindo certos grupos dentro da ordem (Malabarba & Weitzman, 2003). O posicionamento e a distribuição destes ganchos em relação aos raios da nadadeira anal são diagnósticos da tribo Compsurini (Malabarba, 1998).

A inseminação é caracterizada pela transferência de espermatozóides do testículo para o interior dos ovários. Como não são encontrados ovócitos fertilizados nos ovários destas espécies, tem-se empregado o termo inseminação, em detrimento de fecundação interna, uma vez que o exato momento da fertilização dos ovócitos é desconhecido. Esta estratégia reprodutiva foi verificada primeiramente por Burns *et al.* (1995) para a subfamília Glandulocaudinae de Characidae. Mais tarde, os membros da tribo Compsurini foram também caracterizados e diagnosticados pela presença de inseminação (Burns *et al.*, 1997; 1998; Malabarba, 1998). Além destes dois grupos, diversos outros gêneros de Characidae também apresentam inseminação (Burns *et al.*, 2000; Burns e Weitzman, in press; M. Azevedo, dados não publicados). Alguns trabalhos tem sugerido que a inseminação tem origens independentes em Glandulocaudinae e Cheirodontinae (Burns *et al.*, 1997; 1998) e Malabarba & Weitzman (2003) sugerem que a inseminação tenha surgido ao menos três vezes dentro da família Characidae.

Entre as espécies de Characidae com inseminação são comuns algumas modificações na estrutura do testículo e do espermatozóide, tais como a presença de uma zona de armazenamento de espermatozóide nos testículos e o alongamento do núcleo espermático (Burns *et al.*, 1995; 1997; 1998; Burns & Weitzman in press; M. Azevedo dados não publicados). Entre os membros da tribo Compsurini não existe uma região distinta do testículo de machos maduros e o núcleo do espermatozóide é moderadamente alongado na maioria das espécies e esférico em apenas uma delas (Burns *et al.*, 1997).

Além destas características, alguns estudos tem mostrado peculiaridades em relação a aspectos da reprodução de espécies inseminadas, principalmente em relação à fecundidade, duração e sazonalidade da reprodução (Kramer, 1978; Winemiller, 1989; Menni & Almirón, 1994; Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000; Oliveira, 2003, Silvano *et al.*, 2003).

Dados sobre a reprodução de espécies de Cheirodontinae são escassos na literatura (Sendra & Freyre, 1981a; 1981b; Winemiller, 1989; Menni & Almirón, 1994; Gelain *et al.*, 1999; Oliveira *et al.*, 2002; Oliveira, 2003; Silvano *et al.*, 2003). Especificamente em relação a espécies inseminadas de Cheirodontinae, dados de biologia reprodutiva de membros de Compsurini são conhecidos apenas para *Compsura heterura* (Oliveira, 2003).

A presença de tecidos glandulares em algumas regiões do corpo de espécies de Characidae inseminadas também tem sido descrita. Estes tecidos são principalmente encontrados na base do pedúnculo caudal de machos de espécies de Glandulocaudinae (Atkins & Fink, 1979; Daniel, 2002) e no primeiro arco branquial de diversas espécies de Characidae com e sem inseminação, incluindo algumas espécies de

Glandulocaudinae e Compsurini (Burns *et al.*, 1996; Bushman *et al.*, 2002; Lampert, 2003; Oliveira, 2003; Burns & Weitzman, in press).

Neste trabalho, o queirodontineo da tribo Compsurini *Macropsobrycon uruguayanae* tem sua biologia reprodutiva avaliada em relação ao período reprodutivo, período de inseminação, fecundidade, tipo de desova, diâmetro dos ovócitos maduros e tamanho de primeira maturação gonadal. Além disso, são descritas as características da glândula branquial da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

Exemplares de *M. uruguayanae* foram coletados mensalmente entre abril de 2001 e março de 2002 no rio Ibicui (29°50'14"S, 54°47'53"W), pertencente ao sistema do rio Uruguai, na divisa entre os municípios de Cacequi e São Vicente do Sul, estado do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. As amostras foram feitas utilizando-se rede do tipo picaré e puçá (malhas 5mm e 2,5mm entre nós, respectivamente). O rio Ibicui, no ponto de amostragem, caracteriza-se por apresentar água de transparente a marrom com fundo arenoso e correnteza variando de média a rápida.

Em campo, os animais foram fixados em formol 10% e foi medida a temperatura da água. Dados de pluviosidade da região foram obtidos junto ao 8° Distrito de Meteorologia e os dados do comprimento do dia foram obtidos através de aparelho GPS. Espécimens testemunho foram catalogados na coleção de peixes do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (UFRGS 6779).

Em laboratório, os animais foram preservados em álcool 70% e de cada indivíduo foram tomados os dados de comprimento padrão (SL) e peso total (WT). Os indivíduos foram dissecados para estabelecimento do sexo, reconhecimento do estágio

de maturação gonadal e para a retirada e pesagem das gônadas (Wg). Foi então calculado o índice gonadossomático (IGS), de acordo com a seguinte fórmula (Vazzoler, 1996):

$$\text{IGS} = (\text{Wg} \times 100) / \text{WT}$$

O período em que a espécie se reproduz foi estimado a partir das médias mensais de IGS de machos e fêmeas e a partir das frequências de machos e fêmeas com gônadas maduras e em maturação avançada. Estes estádios foram definidos a partir das seguintes características:

Estádio Maduro (Mad) – Ovários rígidos, amarelados, alongados e expandidos, estendendo-se desde o fígado até a abertura urogenital e cobrindo a maior parte das vísceras, ocupando normalmente de 1/3 até quase 1/2 da cavidade abdominal. Bordas lobuladas ou arredondadas, podendo haver fusão dos dois ovários. Ovócitos grandes, amarelados e sem transparência. Poucos ovócitos menores e menos desenvolvidos ainda podem ser visualizados. Testículos rígidos, esbranquiçados ou amarelados, alongados e expandidos, ocupando cerca de 1/3 da cavidade abdominal.

Estádio Em maturação avançada (Emat av) – Ovários amarelados ou alaranjados apresentando ainda partes transparentes ou esbranquiçadas. Geralmente um pouco menos rígidos, alongados e expandidos que no estágio Mad, ocupando cerca de 1/4 a 1/3 da cavidade abdominal. Bordas geralmente lobuladas. Muitos ovócitos são grandes e amarelados, outros são menores e esbranquiçados, havendo ainda ovócitos pequenos, translúcidos e sem formação de vitelo. Testículos esbranquiçados e alongados, menos expandidos do que no estágio Mad, ocupando entre 1/4 e 1/3 da cavidade abdominal.

Para se estimar o tamanho de primeira maturação gonadal de machos e fêmeas, foram obtidas as distribuições das frequências relativas de jovens (indivíduos com gônadas não desenvolvidas) e adultos (indivíduos com gônadas desenvolvidas ou em

desenvolvimento) por classes de comprimento padrão. Os resultados foram lançados em gráficos e a curva obtida foi ajustada segundo a expressão matemática:

$$Fr = 1 - (e^{-aLt^b}), \text{ onde:}$$

Fr = frequência relativa de indivíduos adultos;

e = base dos logarítimos naturais;

Lt = comprimento padrão em mm;

a e b = constantes estimadas relacionadas ao ajuste da curva.

O tamanho de primeira maturação gonadal foi considerado como aquele em que 50% da população é adulta (Santos, 1978).

Alguns ovários foram analisadas histologicamente para observação da presença ou não de inseminação.

Para todos os indivíduos amostrados, foi verificada a ocorrência ou não de ganchos nas nadadeiras anal, ventrais e caudal através de observação em lupa. Foi feita a contagem do número de raios que continham ganchos em cada nadadeira. Além disso, os ganchos nas nadadeiras foram subjetivamente classificados em quatro estágios de desenvolvimento (modificado de Azevedo, 2000):

- Estágio não desenvolvido - nenhum gancho presente em nenhum dos raios das nadadeiras

- Estágio pouco desenvolvido - ganchos pouco salientes, em pequeno número e em poucos raios

- Estágio moderadamente desenvolvido - ganchos mais salientes, em maior número e em um número maior de raios em relação ao estágio anterior

- Estágio bem desenvolvido - ganchos salientes e pontiagudos, presentes em grande número e em grande parte dos raios.

As frequências de cada estágio de desenvolvimento de ganchos em cada nadadeira foram analisadas mensalmente. Além disso, foi feito o acompanhamento individual do número de raios que continham ganchos e os dados de comprimento padrão e do índice gonadossomático de cada indivíduo. A correlação estatística entre estas variáveis e o número de raios com ganchos na nadadeira anal foi testada através do teste não paramétrico de Spearman.

A fecundidade absoluta da espécie foi estimada a partir da contagem do total de ovócitos vitelinados de 13 fêmeas maduras e a fecundidade relativa foi obtida pelo número de ovócitos vitelinados por miligrama de peso destas mesmas fêmeas (Adebisi, 1987). A estimativa do tipo de desova da espécie foi feita a partir da medição do maior diâmetro de todos os ovócitos das fêmeas maduras e posterior análise das frequências relativas das classes de diâmetro destes ovócitos (Vazzoler, 1996). Também foi obtida a variação e a média dos diâmetros dos ovócitos maduros destas fêmeas.

Foram retirados o primeiro arco branquial direito e esquerdo de alguns indivíduos machos em diferentes estádios de maturação coletados em diferentes meses e de algumas fêmeas maduras, para verificar a ocorrência e descrever a estrutura da glândula branquial através de análise histológica e de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e transmissão (MET). Para as análises de MET, os tecidos foram desidratados em acetona, pós fixados em tetróxido de osmio, corados em acetato de uranila 0,5% e embebidos em resina araldite. Os cortes semi-finos foram obtidos através de ultramicrotomo Leica RM2165. Os cortes ultrafinos foram obtidos através de ultramicrotomo Leica Ultracut UCT e foram corados em solução saturada de acetato de uranila em etanol 50% e citrato de chumbo 0,2% em solução de NaOH a 1N. Eletromicrografias foram obtidas a partir de microscópio eletrônico de transmissão Phillips CM 100. Para as análises de MEV, as amostras foram transferidas para séries de

álcool 70%, 80%, 90% e absoluto, e desidratadas em ponto crítico. As peças foram então aderidas a fitas de carbono sobre os stubs e posteriormente metalizadas para análise ao microscópio. Para análise histológica, os tecidos foram desidratados em série alcoólica, clarificados em xilol e embebidos em resina de glicolmetacrilato. Os cortes histológicos foram feitos à uma espessura de 3 a 5µm em micrótomo Leica RM2145. Estes foram, então corados com técnica de hematoxilina-eosina (H-E), periodic acid Schiff (PAS) e azul de toluidina.

RESULTADOS

Foram analisados 260 indivíduos de *M. uruguayanae*, sendo 117 machos (entre 21,93mm e 33,08mm de SL) e 143 fêmeas (entre 17,18mm e 34,04mm de SL). Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum indivíduo foi amostrado.

Ao longo do ano, no ponto de amostragem, a temperatura da água variou entre 17 e 27°C. Os valores da temperatura da água mostraram tendência de aumento entre outubro e março mas houveram valores altos em junho e agosto. A pluviosidade apresentou picos em junho, setembro e março e o fotoperíodo foi maior entre setembro e março (**Tabela 1**).

A análise da variação mensal das médias de IGS dos machos de *M. uruguayanae* (**Fig. 1A, Tabela 1**) mostrou que os valores variaram entre 1,109 (junho) e 2,576 (novembro). As médias baixas de IGS em alguns meses devem-se a presença de indivíduos ainda não maduros, o IGS extremamente alto encontrado em novembro refere-se a um único macho maduro capturado neste mês. Em relação às fêmeas, as médias de IGS (**Fig. 1B, Tabela 1**) foram baixas (abaixo de 2,0) entre maio e julho. Em setembro houve uma elevação acentuada da média de IGS (alcançando 7,2). Em novembro a média voltou a ser baixa e em janeiro e fevereiro houve novo aumento dos

valores (2,9 e 4,3 respectivamente). As falhas amostrais não permitiram o estabelecimento de picos reprodutivos a partir das médias mensais de IGS de machos e fêmeas.

A análise do IGS individual de machos e fêmeas ao longo dos meses amostrados (**Fig. 2**) mostrou a ocorrência de machos com IGS baixo e alto (abaixo e acima de um) em todos os meses amostrados. Para fêmeas, valores de IGS relativamente altos (acima de quatro) ocorrem somente em setembro, fevereiro e março.

A análise das frequências relativas de machos e fêmeas maduras e em maturação avançada mostrou que machos maduros ocorreram em todos os meses em que houve amostras. As maiores frequências de machos maduros ocorreram nos meses de maio, fevereiro e março e as menores frequências foram encontradas em julho e novembro. Machos em maturação avançada são encontrados na maioria dos meses em frequências variadas. Para fêmeas, indivíduos maduros foram encontrados em setembro, fevereiro e março. Fêmeas em maturação avançada são encontradas principalmente em maio mas também em junho e fevereiro, com menores frequências (**Fig. 3**).

O tamanho de primeira maturação gonadal foi estimado em torno de 24 mm de comprimento padrão para machos e fêmeas da espécie (**Fig. 4**).

Nenhuma das fêmeas imaturas analisadas histologicamente apresentou ovários inseminados. Os ovários de fêmeas em estágios iniciais ou intermediários de maturação apresentaram ou não espermatozóides no seu interior. Todas as fêmeas em maturação avançada ou maduras apresentaram ovários inseminados. Ovários inseminados foram observados em fêmeas coletadas nos meses de maio, junho, setembro, fevereiro e março. Nenhuma fêmea analisada em julho e novembro apresentou ovários inseminados. Nos demais meses, nenhuma fêmea foi amostrada. Os espermatozóides encontrados no interior dos ovários apresentaram a mesma aparência daqueles

encontrados nos testículos maduros. Espermatozóides foram encontrados em várias porções dos ovários, formando pequenos grupos mas em orientações distintas e aparentemente não aderidos um ao outro, não formando pacotes (**Fig. 5**).

O comprimento padrão das fêmeas utilizadas na análise da fecundidade de *M. uruguayanae* variou entre 25,17mm e 31,43mm. O IGS destas fêmeas variou entre 7,03 e 9,89. O número de ovócitos maduros nos ovários destas fêmeas variou entre 98 e 260. A fecundidade absoluta média da espécie foi estimada em 191,08 ovócitos ($\pm 48,83$) e a fecundidade relativa em 0,539 ovócitos por mg do peso da fêmea ($\pm 0,069$).

A análise das frequências de classes de diâmetro de ovócitos de fêmeas maduras de *M. uruguayanae* (**Fig. 6**) mostrou duas modas de tamanho de ovócitos. A primeira moda é constituída por ovócitos de diâmetro menor, representando os ovócitos de reserva, e a segunda por ovócitos de maior diâmetro, representando os ovócitos maduros. Entre estas duas modas, as classes de diâmetro alcançam frequências baixas, caracterizando, assim, uma desova do tipo total para a espécie (Vazzoler, 1996). O diâmetro dos ovócitos maduros da espécie variou entre 0,4056mm e 1,0140mm. O diâmetro médio dos ovócitos maduros foi de 0,6711mm.

A análise mensal das frequências relativas dos estágios de desenvolvimento dos ganchos nas nadadeiras (**Fig. 7**) mostrou que machos com ganchos bem desenvolvidos e sem ganchos nas nadadeiras ocorreram na maioria dos meses, com maiores frequências em julho e novembro, respectivamente.

A análise mensal do número de raios com ganchos por comprimento padrão mostrou que os indivíduos sem ganchos nas nadadeiras são normalmente os menores da amostra. Os ganchos nas nadadeiras começam a surgir em machos que ultrapassam cerca de 25mm de comprimento padrão (**Figs. 8-10**). A análise mensal do número de raios com ganchos por IGS (**Figs. 11-13**) mostrou que os indivíduos sem ganchos nas

nadadeiras apresentaram, na grande maioria dos casos, um valor de IGS muito baixo (< 0,5). O teste estatístico não paramétrico de Spearman mostrou correlação positiva extremamente significativa entre o desenvolvimento de ganchos nas nadadeiras e o comprimento padrão e IGS dos machos que possuíam ganchos (**Tabela 2**).

Células glandulares nas lamelas das brânquias e o fusionamento dos filamentos branquiais ocorreram em todos os machos maduros analisados. Em machos em maturação avançada estas estruturas também foram observadas mas em um número menor de filamentos da brânquia. Em machos em maturação inicial ou imaturos, não foram encontradas estas modificações nos tecidos das brânquias. Nenhuma fêmea analisada apresentou células glandulares ou fusionamento de filamentos nas brânquias. As imagens de microscopia eletrônica de varredura mostraram que a glândula branquial de *M. uruguayanae* pode compreender cerca de 24 filamentos da hemibrânquia externa do primeiro arco, ocupando uma grande extensão da brânquia (**Fig. 14A**). O fusionamento inicia nos filamentos mais anteriores e a partir da base de cada filamento, com a expansão do epitélio que reveste o mesmo (**Fig 14B**). Este epitélio passa, então, a recobrir quase todo o comprimento dos filamentos, permanecendo livres apenas as porções mais distais que vão constituir as aberturas das câmaras formadas internamente, entre um filamento e outro (**Fig. 14C e D**). Através da análise histológica observou-se que as lamelas secundárias dos filamentos envolvidos na formação da glândula branquial são reduzidas (**Fig. 15A**). Entre as lamelas secundárias, há proliferação de células colunares cujo núcleo é localizado na base, junto a inserção da célula no filamento branquial. Aparentemente estas células formam uma camada única que se abre para o interior das câmaras branquiais (**Fig. 15A-C**). Através da análise de microscopia eletrônica de transmissão observou-se que estas células colunares são preenchidas por inúmeros vacúolos (**Fig. 16**).

DISCUSSÃO

A presença de machos maduros e em maturação avançada em todos os meses amostrados, assim como a presença de fêmeas inseminadas em quase todo o período, demonstram que *M. uruguayanae* não apresenta um período reprodutivo sazonalmente definido e que este pode ocorrer na maioria dos meses ou mesmo ao longo de todo o ano. A maioria dos Characiformes apresenta um padrão de reprodução sazonal, a qual ocorre normalmente nos meses de primavera e verão e pode ser determinado pelo aumento da temperatura e do fotoperíodo (sobretudo em regiões temperadas) ou pelo aumento da pluviosidade, associado muitas vezes ao aumento da disponibilidade de alimento (principalmente em regiões tropicais) (Vazzoler & Menezes, 1992).

Avaliando os dados disponíveis na literatura em relação ao período reprodutivo de espécies de Cheirodontinae, pode-se observar que algumas delas mantiveram o padrão descrito por Vazzoler & Menezes (1992) mas outras apresentaram algum tipo de variação. As populações de *Odontostilbe pulcher* e *Cheirodontops geayi* de riachos venezuelanos estudadas por Winemiller (1989) mostraram reprodução sazonal, com duração de aproximadamente cinco e dois meses, respectivamente. Para uma população de *Cheirodon interruptus* da laguna Chascomus, na Argentina, Sendra & Freyre (1981a) encontraram dois períodos de maturação: um entre fevereiro e maio e outro entre junho e setembro. Como consequência disso, estes autores relatam também dois períodos de desova (um na primavera e outro no outono) e duas coortes ou contingentes anuais. Uma outra população desta mesma espécie foi estudada por Menni & Almirón (1994) em lagos artificiais próximos a La Plata, também na Argentina, apresentando altas frequências de indivíduos maduros entre agosto e novembro (fim do inverno e primavera) e entre janeiro e abril (verão). Oliveira *et al.* (2002) estudaram uma

população de *C. ibicuiensis* de um arroio do sul do Brasil e encontraram um período reprodutivo sazonal e longo para a espécie, iniciando em setembro e estendendo-se até fevereiro (meses correspondentes a primavera e verão). Gelain *et al.* (1999), estudando uma população de *Serrapinnus calliurus* do mesmo arroio, também observaram que a reprodução da espécie é sazonal, ocorrendo nos meses de primavera e verão. Silvano *et al.* (2003), estudando uma população de *S. piaba* de um rio do nordeste brasileiro, encontraram um período reprodutivo definido sazonalmente somente para as fêmeas da espécie, o qual ocorre no verão e começo do outono. As médias de IGS das fêmeas desta espécie mostraram correlação positiva com os valores de pluviosidade e temperatura da água. Os machos da espécie, por sua vez, mostraram gônadas ativas durante todo o período estudado, mostrando correlação negativa entre as médias de IGS e os valores do fotoperíodo (Silvano *et al.*, 2003). Por fim, Oliveira (2003) estudou populações de *Odontostilbe pequirá* e *Compsura heterura*, duas espécies de Cheirodontinae, respectivamente do sul e do nordeste do Brasil. A primeira espécie apresentou dois eventos reprodutivos, entre setembro e outubro e entre janeiro e fevereiro, os quais foram desencadeados pelo fotoperíodo. Para *C. heterura*, um Compsurini inseminado, a autora relata um período reprodutivo sazonal, ocorrendo entre janeiro e abril. Houve correlação entre a pluviosidade e o IGS das fêmeas e entre a temperatura da água e o IGS de ambos os sexos.

Em relação às demais espécies inseminadas de Characidae, dados sobre reprodução são disponíveis apenas para membros de Glandulocaudinae. Alguns estudos tem mostrado que as espécies mais primitivas de Glandulocaudinae reproduzem-se na primavera e no verão, ou em meses muito próximos deste período (Menni & Almirón, 1994; Azevedo *et al.*, 2000; Azevedo, dados não publicados) enquanto algumas das espécies mais derivadas da subfamília podem reproduzir-se nos meses de inverno

(Azevedo, 2000; F. Melo, dados não publicados; C. Machado, dados não publicados), apresentar mais de um período reprodutivo dentro de um ano (Menni & Almirón, 1994), ou apresentar indivíduos maduros o ano todo ou na maioria dos meses (Kramer, 1978; Winemiller, 1989; Azevedo, 2000). O conjunto de dados sobre reprodução de Glandulocaudinae, apesar do número reduzido de espécies avaliadas, permitiu estabelecer a hipótese de que o menor número de adaptações à inseminação apresentado pelas espécies mais primitivas da subfamília, tais como o espermatozóide apenas moderadamente alongado ou esférico, a não formação de pacotes de espermatozóide (spermatozeugmata) e a ausência de tecido glandular na base do pedúnculo caudal de machos (Burns *et al.*, 1995; 1998; Pécio & Rafinski, 1994; 1999; Daniel, 2002), poderia refletir também na retenção de características reprodutivas mais primitivas. Em contrapartida, o maior número de adaptações à inseminação apresentado pelas espécies mais derivadas, como espermatozoides muito alongados, a formação de pacotes de espermatozóide e a presença de tecido glandular na base do pedúnculo caudal dos machos (Burns *et al.*, 1995; 1998; Pécio & Rafinski, 1994; 1999) poderiam representar uma maior especialização ao processo de inseminação destas espécies em relação às do gênero *Diapoma*, sugerindo que a capacidade fisiológica de alterar a sazonalidade e/ou a duração do ciclo reprodutivo, maturando nos meses mais frios ou ao longo de todo ano seja também uma característica mais derivada.

Dentre as espécies de Compsurini, contudo, espécies mais basais e não inseminadas também podem apresentar variação em relação ao padrão reprodutivo sazonal da maioria dos Characiformes. Além disso, *C. heterura* tem reprodução sazonal e é mais derivada do que *M. uruguayanae*, que parece reproduzir-se durante a maior parte do ano.

Machos e fêmeas de *M. uruguayanae* atingem a primeira maturação gonadal com aproximadamente o mesmo comprimento. Não parece haver, portanto, diferenças nas taxas de nascimento, mortalidade, crescimento e desenvolvimento sexual entre os sexos. Em alguns meses, a maioria da população encontra-se com as gônadas desenvolvidas, sugerindo que a maior parte dos machos e fêmeas encontram-se sexualmente ativos. Estes dados podem sugerir que não existem indivíduos dominantes na população, como é sugerido para algumas espécies inseminadas de Glandulocaudinae como *M. rheocharis* (Azevedo, 2000) e *P. doriae* (C. Machado, dados não publicados), onde aparentemente os machos que se reproduzem atingem comprimentos maiores e inibem a maturação de outros indivíduos da população.

A fecundidade absoluta de *Macropsobrycon uruguayanae* mostrou um valor baixo (191,08 ovócitos) tanto em relação às espécies de Cheirodontinae com fertilização externa, como *Odontostilbe pequirá* (722 ovócitos, Oliveira, 2003), *Cheirodon ibicuhiensis* (513 ovócitos, Oliveira *et al.*, 2002), *Cheirodon interruptus* (400 ovócitos, Vazzoler & Menezes, 1992; Sendra & Freyre, 1981b) e *Serrapinnus calliurus* (406 ovócitos, Gelain *et al.*, 1999), quanto em relação à espécie inseminada *Compsura heterura* (434 ovócitos, Oliveira, 2003). A fecundidade relativa de *M. uruguayanae* (0,539 ovócitos por mg de peso da fêmea), no entanto, apresentou um valor próximo ao encontrado para as espécies acima (*O. pequirá*: 0,71; *C. ibicuhiensis*: 0,5; *S. calliurus*: 0,631 e *C. heterura*: 0,55 ovócitos por mg de peso da fêmea), havendo, aparentemente, pouca diferença na alocação de energia para a produção de ovócitos entre as espécies inseminadas ou não em Cheirodontinae.

A fecundidade relativa de *M. uruguayanae* é maior do que a da maioria das espécies de Glandulocaudinae (Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000; M. Azevedo, dados não publicados). Alguns trabalhos tem sugerido que espécies inseminadas podem

diminuir o esforço energético na produção de ovócitos porque a inseminação oferece maior garantia de fecundação destes ovócitos (Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000). A baixa fecundidade, contudo, pode ser característica de alguns grupos naturais dentro de Characidae, independente da presença de inseminação, uma vez que espécies de *Bryconamericus* não inseminadas e com relativa proximidade filogenética com Glandulocaudinae também apresentam fecundidade relativa baixa (Lampert, 2003). A fecundidade relativa de *M. uruguayanae*, assim como a de *C. heterura*, é um pouco menor do que a de *O. pequirá* e *S. calliurus* mas é maior do que a de *C. ibicuiensis* e do que a da maioria dos glandulocaudíneos. A relação entre a fecundidade baixa, a inseminação e o grau de derivação em espécies de Glandulocaudinae proposta por Azevedo parece não ser válida para Cheirodontinae. Segundo Vazzoler (1996), a fecundidade pode ser um carácter muito lábil, apresentando variações inter e intra-específicas, latitudinais, entre períodos reprodutivos sucessivos e entre indivíduos de um mesmo tamanho em um mesmo período. Assim, outros estudos sobre fecundidade destas e de outras espécies de Cheirodontinae podem auxiliar a compreensão e interpretação do significado deste carácter para estes peixes.

A desova do tipo total, encontrada para *M. uruguayanae*, está associada ao mecanismo de desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em dois grupos, onde, a cada período de reprodução, evidenciam-se dois lotes de ovócitos dentro dos ovários: o do estoque de reserva e aquele dos ovócitos que irão maturar sincronicamente e serem eliminados no período de desova (Wallace & Sellman, 1981). Segundo Vazzoler (1996), a desova total ocorre em espécies que desovam periodicamente durante sua vida mas apenas um lote de ovócitos é eliminado a cada período, sendo comum em espécies que realizam longas migrações reprodutivas. No caso de *M. uruguayanae*, os resultados obtidos mostram que nas fêmeas maduras existem apenas ovócitos de reserva e ovócitos

maduros, não havendo mais lotes de ovócitos em fases distintas de desenvolvimento. Porém, como a espécie apresenta, aparentemente, uma reprodução contínua, é possível supor que as fêmeas desovem mais de uma vez ao longo do ano, desenvolvendo outro lote de ovócitos a partir dos ovócitos de reserva.

Diferentemente de *M. uruguayanae*, outras espécies de Cheirodontinae como *S. calliurus* (Gelain *et al.*, 1999) e *C. ibicuiensis* (Oliveira *et al.*, 2002) mostraram desova do tipo parcelada, ou seja, mais de um lote de ovócitos é liberado durante um mesmo período reprodutivo.

Embora existam alguns dados sobre tipo de desova na literatura, o diâmetro dos ovócitos maduros é desconhecido para a maioria das espécies. Este dado pode ser importante para a interpretação das estratégias reprodutivas pois algumas espécies podem produzir ovócitos maiores, que ofereçam maior garantia de sobrevivência dos ovos e larvas, em detrimento da produção de um número maior de ovócitos de tamanho inferior. Kramer (1978) apresentou dados sobre a variação do diâmetro dos ovócitos maduros de seis espécies de Characidae do Panamá (*Bryconamerycus emperador*: 1,2-1,15mm; *Brycon petrosus*: 1,6-1,9mm; *Piabucina panamensis*: 1,5-1,7mm; *Hyphessobrycon panamensis*: 0,7-0,8mm; *Gephyrocharax atricaudata*: 0,7-0,8mm e *Roeboides guatemalensis*: 0,85-1,0mm). A variação no diâmetro dos ovócitos maduros de *D. terofali* foi de 0,5408 a 1,2168mm, com média de 0,8375mm (M. Azevedo, dados não publicados). Os diâmetros mínimo e máximo dos ovócitos maduros de *M. uruguayanae* foram menores do que os da maioria das espécies de caracídeos.

Winemiller (1989) caracterizou como “estratégia oportunista” as características de história de vida de diversas espécies de peixes da Venezuela, como curto tempo de geração, baixa fecundidade e investimento mínimo na prole. Esta estratégia foi associada a espécies de tamanho pequeno que permaneceram reprodutivamente ativas

apesar da aparente alta taxa de mortalidade durante as condições ambientais desfavoráveis das estações secas. O crescimento destas populações de espécies “oportunistas” foi atribuído a combinação de múltiplos eventos reprodutivos por adultos velhos sobreviventes, com rápido recrutamento de novos adultos através de rápidas taxas de maturação. O autor aponta ainda que estas características fazem parte dos atributos apresentados por espécies “r-estrategistas”, conforme Pianka (1970). *Macropsobrycon uruguayanae* é uma espécie de pequeno porte, apresentou uma população em contínua reprodução, com fêmeas inseminadas antes de completarem a maturação plena, e produção de ovócitos de diâmetro pequeno e em número absoluto reduzido. De modo geral, as características reprodutivas apresentadas pela espécie se assemelham àquelas apresentadas pelas espécies oportunistas de Winemiller (1989).

As diferentes estratégias apresentadas pelas espécies em resposta às variações no ambiente dependem, segundo Winemiller (1989), da interação entre fatores relacionados à ecologia trófica, à variação na abundância de recursos e à pressão de predação. O autor aponta que espécies “oportunistas” são normalmente de pequeno porte, estão sujeitas à intensa predação e têm dieta comparativamente ampla enquanto que a maioria das espécies consideradas “sazonais” são onívoras e insetívoras, apresentando uma dieta baseada em recursos aquáticos e terrestres cuja disponibilidade é fortemente influenciada pelo regime sazonal de chuvas. Dados preliminares sobre a alimentação de *M. uruguayanae* mostram que a espécie se alimenta principalmente de microcrustáceos, insetos e matéria vegetal mas a dieta pode ser complementada por diversos outros itens como sedimento, algas, ácaros, ovos de insetos e escamas de peixes, sugerindo que a espécie pode ter amplas possibilidades alimentares (T. Dias, comunicação pessoal). Por outro lado, a presença de espécies predadoras como *Hoplias malabaricus*, *Crenicichla* spp., entre outras, nos ambientes do rio Ibicui onde *M.*

uruguayanae foi capturada sugere que a espécie esteja sujeita a pressão predatória (M. Azevedo, observação pessoal).

A exemplo do que é encontrado para outros caracídeos (Azevedo, 2000; M. Azevedo, dados não publicados; Gonçalves, in prep.), o desenvolvimento de ganchos em machos de *M. uruguayanae* mostrou ser uma característica relacionada com a maturação sexual. Os resultados mostram que os machos sem ganchos são aqueles que apresentam IGS baixo e tem tamanho reduzido, não tendo participado ainda da reprodução. Machos com IGS alto ou intermediário e com ganchos desenvolvidos são aqueles maduros ou em maturação que estão participando da reprodução. Machos com baixos valores de IGS mas que apresentaram muitos ganchos nas nadadeiras são, provavelmente, indivíduos que já participaram da reprodução e mantiveram os ganchos. Collette (1977) faz uma extensa revisão da ocorrência de ganchos e de outros órgãos de contato em diversos grupos de peixes, e aponta que estes estão presentes em partes do corpo e nadadeiras dos machos as quais estão diretamente em contato com a fêmea durante ato da desova e que, na maioria dos peixes, estas estruturas surgem antes da reprodução e regridem ao final desta. Foster (1967) sugeriu que os ganchos possam ter função tátil, possibilitando que o macho saiba sua posição exata em relação à fêmea. Os resultados aqui obtidos sugerem ainda que os ganchos nas nadadeiras são uma estrutura permanente, ou seja, não são perdidos após a reprodução. Conforme é discutido para espécies de Glandulocaudinae, é possível que os ganchos nas nadadeiras de espécies inseminadas desempenhem um papel importante na aproximação entre macho e fêmea durante o processo de inseminação.

Da mesma forma que os ganchos nas nadadeiras, o desenvolvimento das alterações nos tecidos das brânquias que formam a glândula branquial de *M. uruguayanae* está relacionado com a maturação sexual dos machos. Esta relação

também foi encontrada para outras espécies de Cheirodontinae como *Cheirodon ibicuihensis* (Oliveira *et al.*, 2002), *Odontostilbe pequirá* e *Compsura heterura* (Oliveira, 2003), além de *Aphyocharax anisitsi*, uma espécie de Characidae sem inseminação (Gonçalves *et al.*, in prep.). Bushmann *et al.* (2002) também sugerem que os sinais químicos supostamente liberados pela glândula branquial de espécies de Glandulocaudinae estejam envolvidos com a reprodução. Estes autores apontam que, embora haja consideráveis variações morfológicas entre espécies de Glandulocaudinae, as glândulas branquiais em geral são formadas pelo fusionamento dos filamentos branquiais na porção anterior do primeiro arco branquial de cada lado do corpo, levando à formação de uma série de câmaras abertas ventralmente para a cavidade branquial. Na maioria dos casos, há também a redução ou desaparecimento das lamelas secundárias dos filamentos envolvidos e as células secretoras tem formato colunar. A glândula branquial de *M. uruguayanae* apresenta o mesmo padrão geral encontrado por estes autores e tal situação pode sugerir que esta glândula representa uma estrutura homóloga em várias espécies de Characidae.

Muitos peixes Ostariophysi, inclusive caracídeos, exibem reações comportamentais a componentes químicos liberados através de injúrias nos tecidos do corpo. Estes sinais químicos podem exercer um importante papel no comportamento, especificamente em relação a corte, interação entre indivíduos, agressões e inibição da maturação sexual entre machos e reações de alerta contra predadores (Pfeiffer, 1962; 1977; Borowsky, 1978; Johnes & Thompson, 1980; Hughes, 1985; Brown & Godin, 1999; Brown *et al.*, 2000; Bushmann & Burns, 1994; Bushmann *et al.*, 2002). Conforme Bushmann *et al.* (2002), a função da glândula branquial não tem sido determinada experimentalmente e as interpretações sobre funcionalidade desta estrutura permanecem especulativas.

LITERATURA CITADA

- Adebisi, A. A. 1987. The relationships between fecundities, gonadosomatic indices and egg sizes of some fishes of Ogun River, Nigéria. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 111:151-156.
- Atkins, D. L. & W. L. Fink. 1979. Morphology and histochemistry of the caudal gland of *Corynopoma riisei* Gill. *Journal of Fish Biology*, 14:465-469.
- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 84p.
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 2000(4):983-989.
- Böhlke, J. E. 1953. Studies on fishes of family Characidae, No.5: A review of the genus *Microschemobrycon* with descriptions of two new species *Annals of Magazine of Natural History*, series 12, 6:841-849.
- Borowsky, R. L. 1978. Social inhibition of maturation in natural populations of *Xiphophorus variatus* (Pisces: Poeciliidae). *Science*, 201:933-935.
- Brown, G. E. & J.-G. J. Godin. 1999. Who dares, learns: chemical inspection behaviour and acquired predator recognition in a characin fish. *Animal Behavior*, 57:475-481.
- Brown, G. E., J. A. Paige & J.-G. J. Godin. 2000. Chemically-mediated predator inspection in the absence of predator visual cues by a characin fish. *Animal Behavior*, 60:315-321.

- Burns, J. R. & S. H. Weitzman. (in press). Insemination in ostariophysan fishes. Proceedings of the Second International Symposium on Livebearing Fishes, Querétaro, Mexico. 2005.
- Burns, J. R. B., S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Copeia*, 1997(2):433-438.
- Burns, J.R.; S.H. Weitzman; H.J. Grier & N.A. Menezes. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei, Characidae, Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 210:45-53.
- Burns, J.R. & S.H. Weitzman. 1996. Novel gill-derived gland in the male swordtail characin, *Corynopoma riisei* (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Copeia*, (1996)3:627-633.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, K. R. Lange, & L. R. Malabarba. 1998. Sperm ultrastructure in Characid fishes (Teleostei: Ostariophysa). Pp. 235-244. In: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, L. R. Malabarba & A. D. Meisner. 2000. Sperm modifications in inseminating ostariophysan fishes, with new documentation of inseminating species. In: Proc. VI Intl. Symp. Reprod. Physiol. Fish. B. Norberg, O. S. Kjesbu, G. L. Taranger, E. Andersson & S. O. Stefansson (eds). Inst. Mar. Res. e Univ. Bergen, Bergen, Norway.
- Bushmann, P. J., J. R. Burns & S. H. Weitzman. 2002. Gill-derived glands in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 253:187-195.

- Bushmann, P. J. & J. R. Burns. 1994. Social control of sexual maturation in the swordtail characin, *Corynopoma riisei*. *Journal of Fish Biology*, 44:263-272.
- Collette, B. B. 1977. Epidermal breeding tubercles and bony contact organs in fishes. *Symposia of the Zoological Society of London*, 39:225-268.
- Daniel, R. 2002. Secretory cells of the caudal gland in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). Dissertação de Mestrado não publicada. The George Washington University, Washington, DC. 40p.
- Foster, N. R. 1967. Trends in the evolution of the reproductive behavior in killifishes. *Studies in Tropical Oceanography*, 5:549-566.
- Gelain, D., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 1999. Biologia reprodutiva de *Serrapinus calliurus* (Characidae, Cheirodontinae) do arroio Ribeiro, Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 12:71-82.
- Godoy, M. P. 1975. Peixes do Brasil: subordem Characoidei; bacia do rio Mogi Guassu. Editora Franciscana, Piracicaba, São Paulo. 4:629-847.
- Hughes, A. L. 1985. Seasonal trends in body size of adult male mosquitofish, *Gambusia affinis*, with evidence for their social control. *Environmental Biology of Fishes*, 14:251-258.
- Jones, G. P. & S. M. Thompson. 1980. Social inhibition of maturation in females of the temperate wrasse *Pseudolabrus celidotus* and a comparison with the blennioid *Trypetygion varium*. *Marine Biology*, 59:247-256.
- Kramer D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5):976-985.
- Lampert, V. R. 2003. Biologia reprodutiva de duas espécies do gênero *Bryconamericus* (Characidae: Tetragonopterinae) dos sistemas dos rios Jacuí e Uruguai, RS.

- Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 73p.
- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Malabarba, L. R. & Z. M. S. Lucena. 1995. *Phenacogaster jancupa*, new species, with comments on the relationships and a new diagnosis of the genus (Ostariophysi: Characidae). *Ictiological Exploration Freshwaters*, 6(4):337-344.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1):67-151.
- Menni, R. C. & A. E. Almirón. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. *Neotrópica*, 40(103-104):75-85.
- Oliveira, C. L. C., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 2002. Período reprodutivo, desova e fecundidade de *Cheirodon ibicuhiensis* Eigenmann, 1915 (Ostariophysi: Characidae) do arroio Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 15(1):3-14.
- Oliveira, C. L. C. 2003. Análise comparada de caracteres reprodutivos e da glândula branquial de duas espécies de Cheirodontinae (Teleostei: Characidae) Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 80p.
- Pfeiffer, W. 1962. The fright reaction of fish. *Biol. Ver.*, 37:495-511.

- Pfeiffer, W. 1977. The distribution of the fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia*, 1977(4):653-665.
- Santos, E. P. dos. 1978. Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura. São Paulo: HUCITEC, Ed. da Univ. de São Paulo. 129 p.
- Sendra, E. D. & S. R. Freyre. 1981a. Estudio demografico de *Cheirodon interruptus* (Pisces: Tetragonopteridae) de laguna Chascomus. I. Crecimiento. *Limnobiós*, 2(2):111-126.
- Sendra, E. D. & S. R. Freyre. 1981b. Estudio demografico de *Cheirodon interruptus* (Pisces: Tetragonopteridae) de laguna Chascomus. II. Supervivencia y evaluacion de modelos demograficos. *Limnobiós*, 2(4):265-272.
- Silvano, J., C. L. C. Oliveira, C. B. Fialho & H. C. B. Gurgel. 2003. Reproductive period and fecundity of *Serrapinnus piaba* (Characidae: Cheirodntinae) from the rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1):61-66.
- Vari, R. P. 1978. The genus *Leptagoniates* (Pisces: Characoidei), with a description of a new species from Bolivia. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 91(1):184-190.
- Vazzoler, A. E. A. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI. 169 p.
- Vazzoler, A. E. A. de M. & N. A. Menezes. 1992. Síntese dos conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysii). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4):627-640.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

Fig 1. Médias mensais do índice gonadossomático (IGS) de machos (A) e fêmeas (B) de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. As barras verticais representam os valores de desvio padrão sobre as médias.

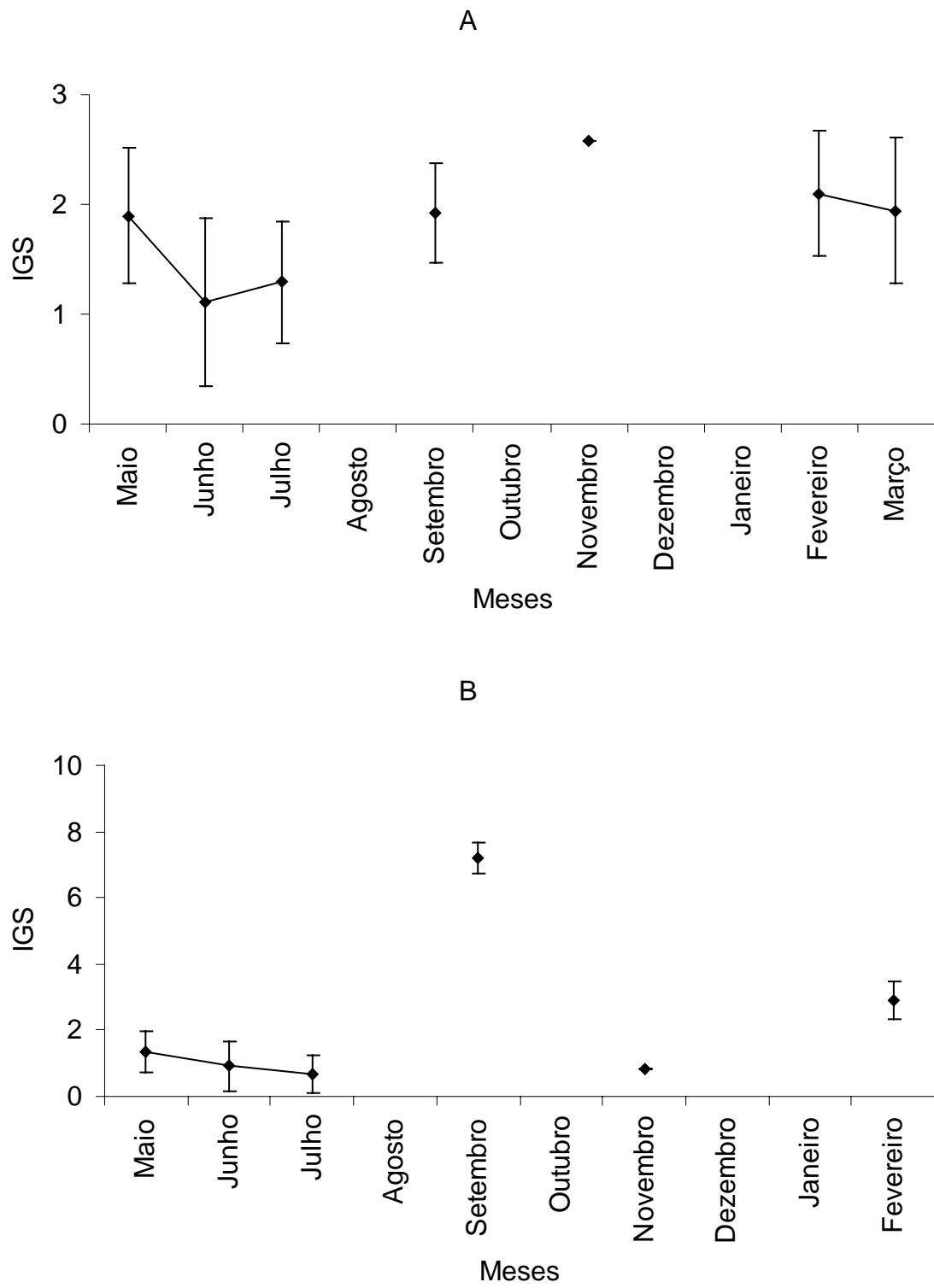


Fig. 1.

Fig. 2. Distribuição mensal dos valores do índice gonadossomático (IGS) de machos (A) e fêmeas (B) de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002.

Fig. 3. Frequência relativa de machos (A) e fêmeas (B) de *Macropsobrycon uruguayanae* com gônadas maduras e em maturação avançada coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002.

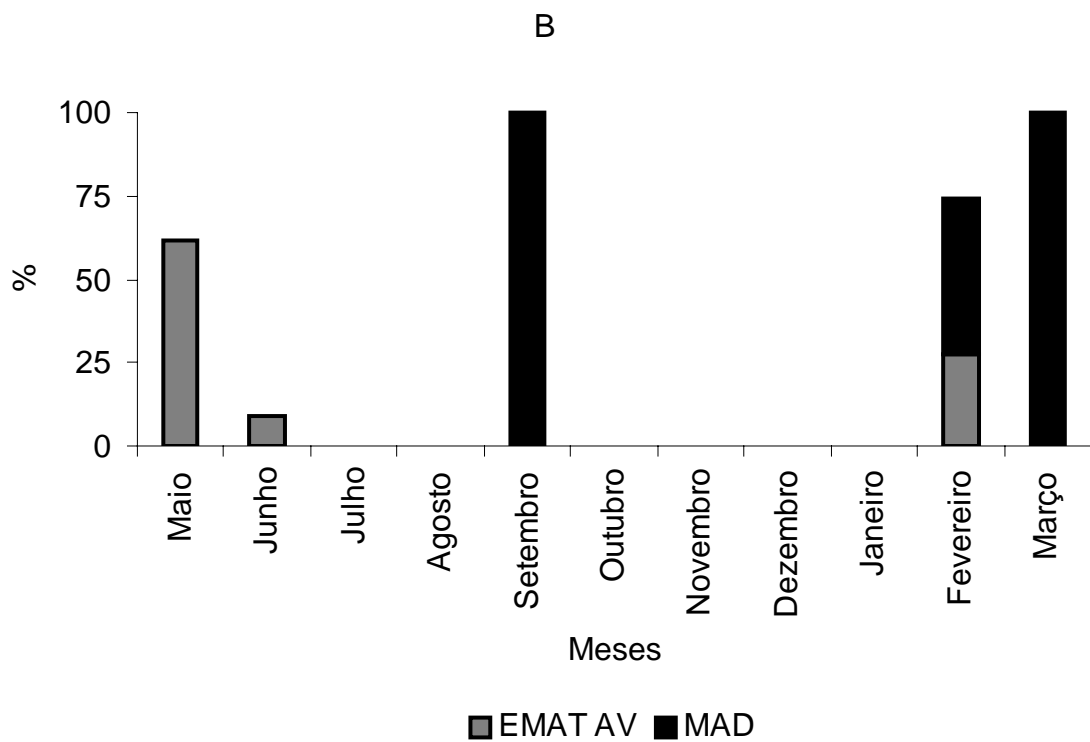
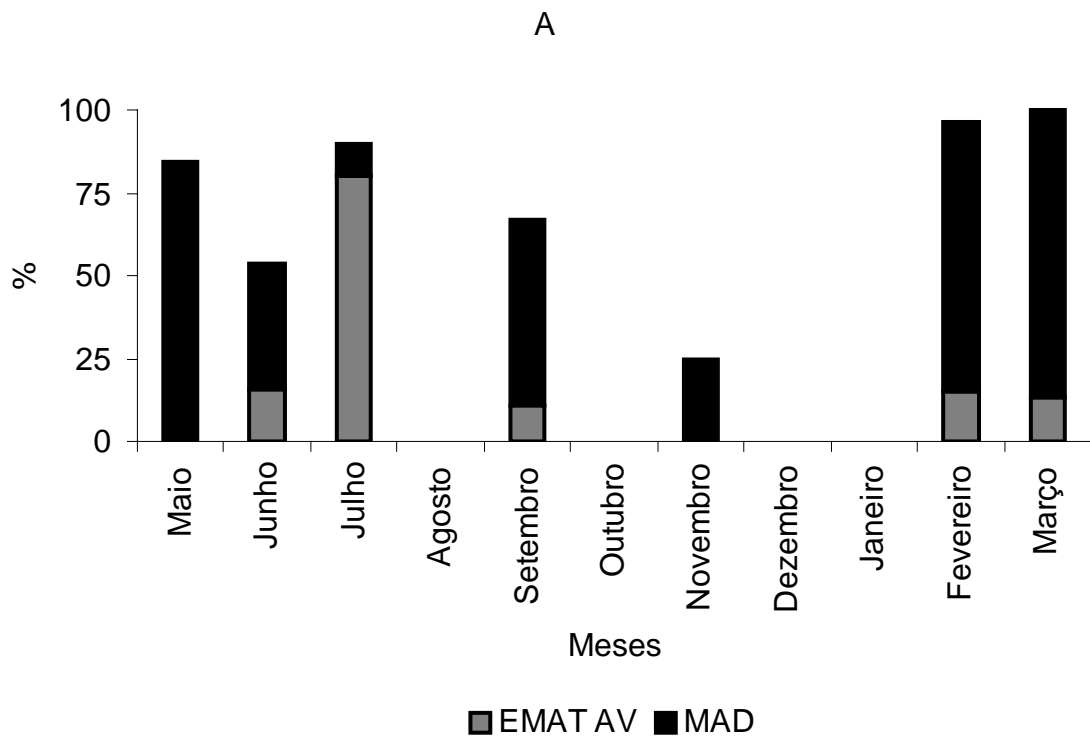


Fig. 3.

Fig. 4. Distribuição das frequências relativas de machos adultos (A) e fêmeas adultas (B) por comprimento padrão (SL, em mm) de *Macropsobrycon uruguayanae* e estimativa do tamanho de primeira maturação gonadal.

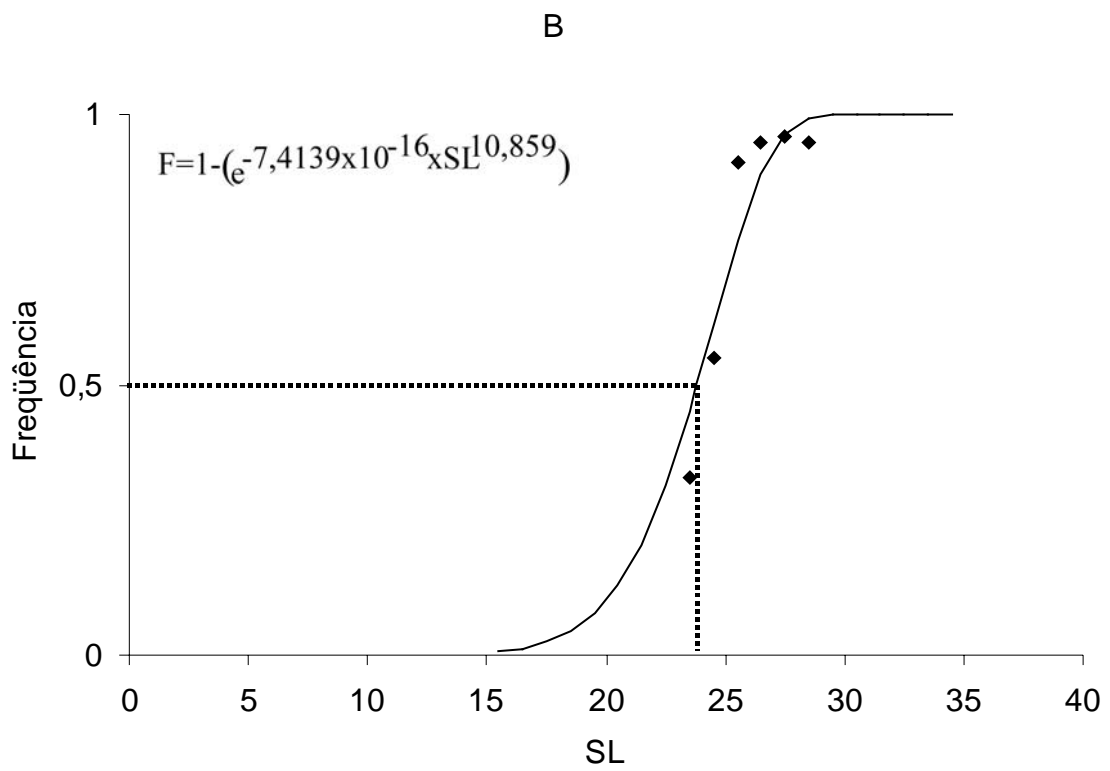
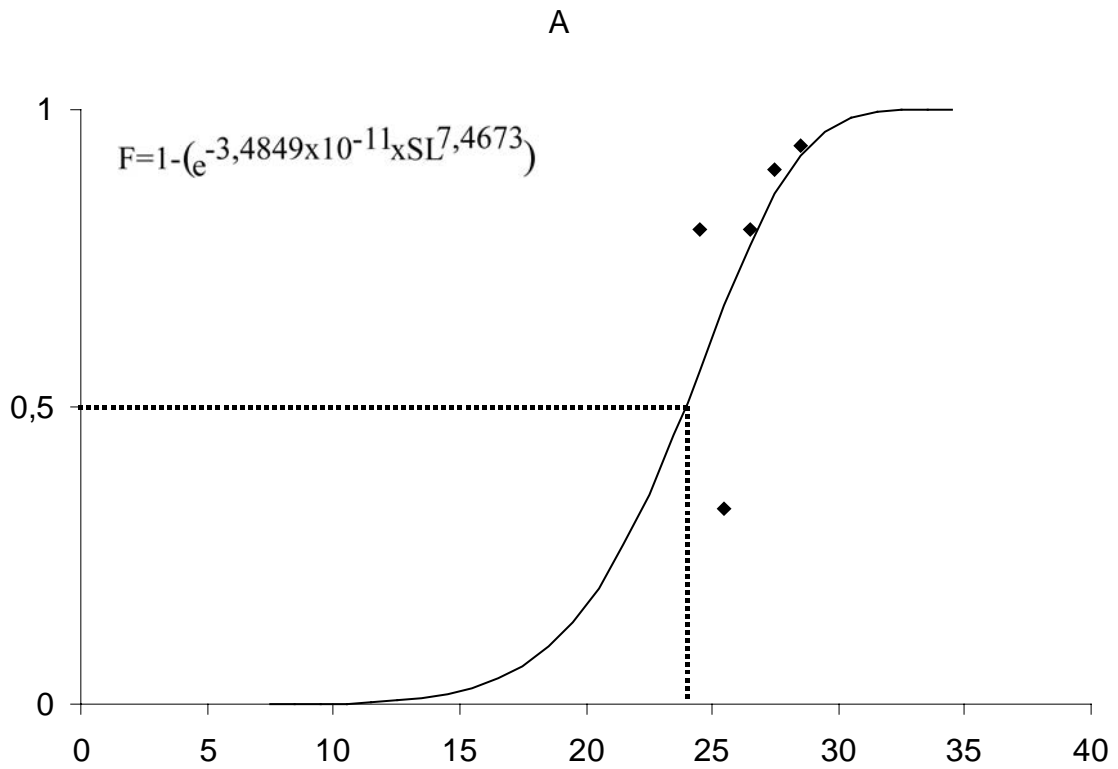


Fig. 4.

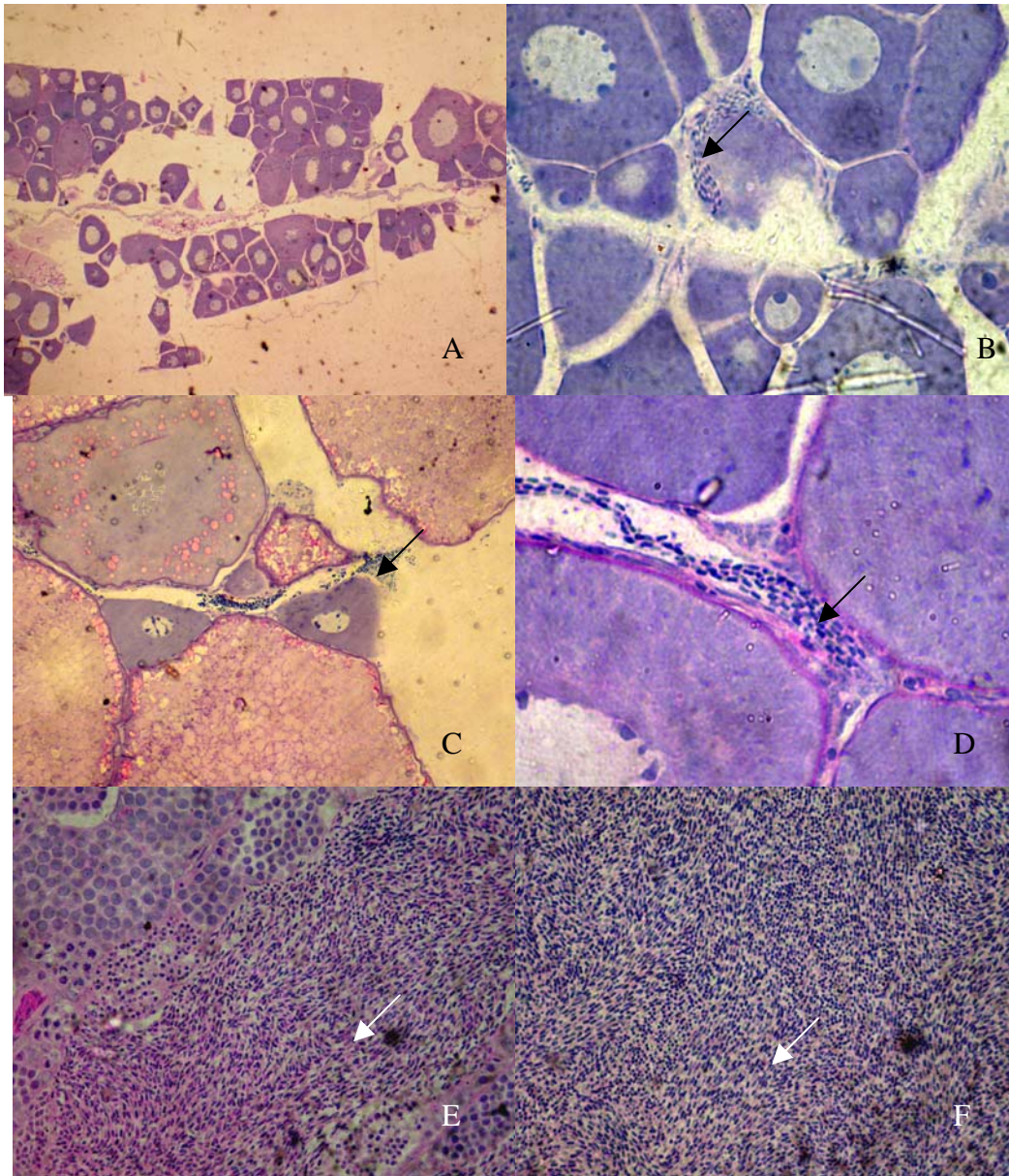


Fig. 5. Secções sagitais (3 μ m) coradas com hematoxilina–eosina de ovários (A-D) e testículos (E-F) de *Macropsobrycon uruguayanae* do rio Ibicui. A - Visão geral de um ovário inseminado em estágio inicial de desenvolvimento contendo principalmente ovócitos pré-vitelogênicos. Aumento: 10x10. B – Detalhe do ovário em estágio inicial de desenvolvimento contendo espermatozoides. C-D – Ovários maduros contendo espermatozoides. E-F – Testículos maduros mostrando o formato alongado do espermatozóide. Aumento: 40x10. As setas indicam os núcleos dos espermatozoides.

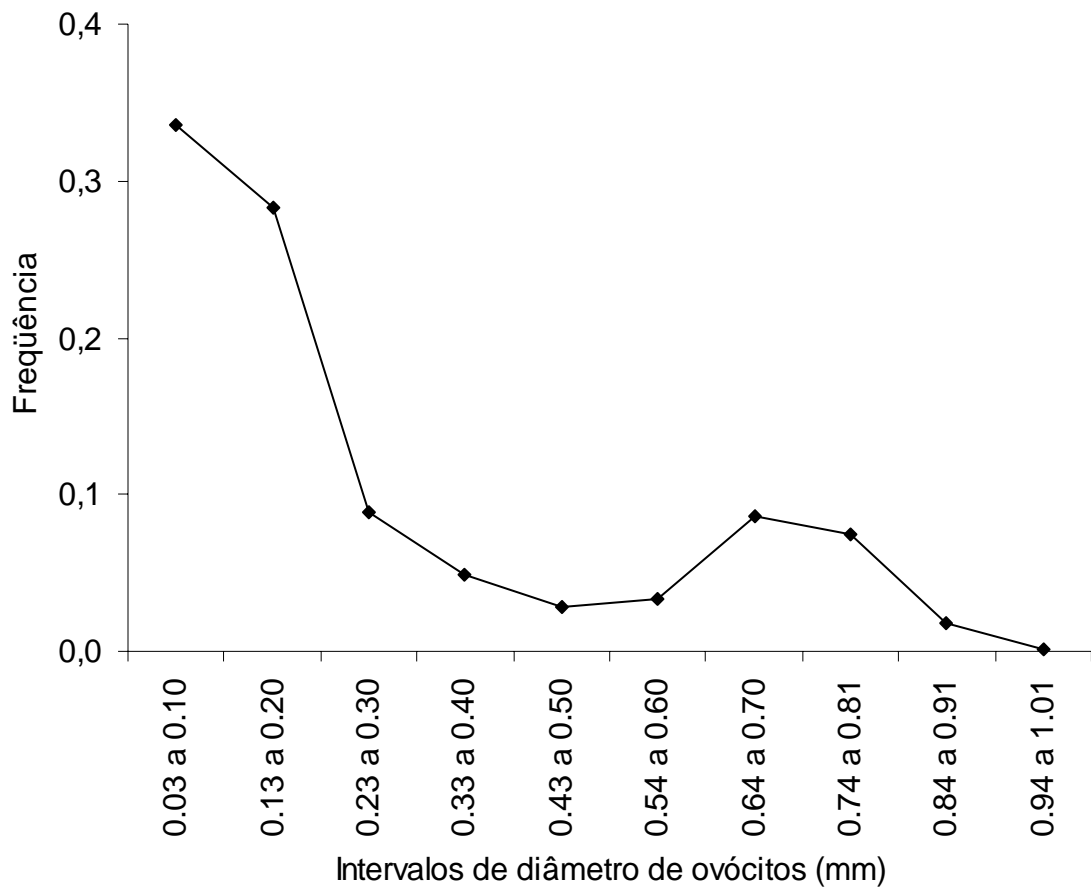
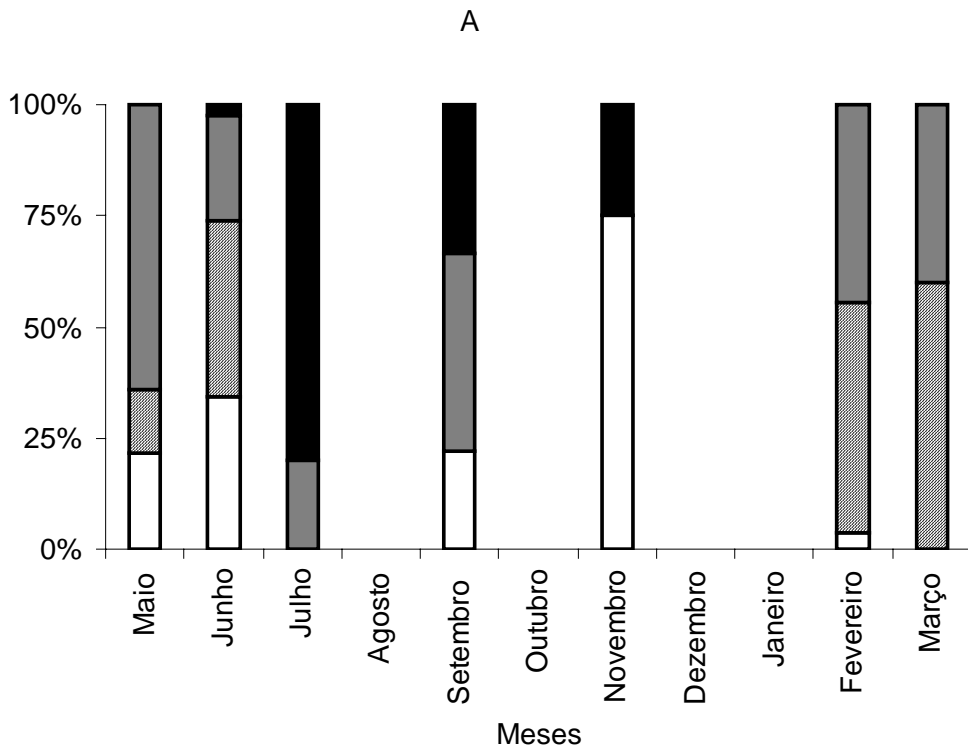
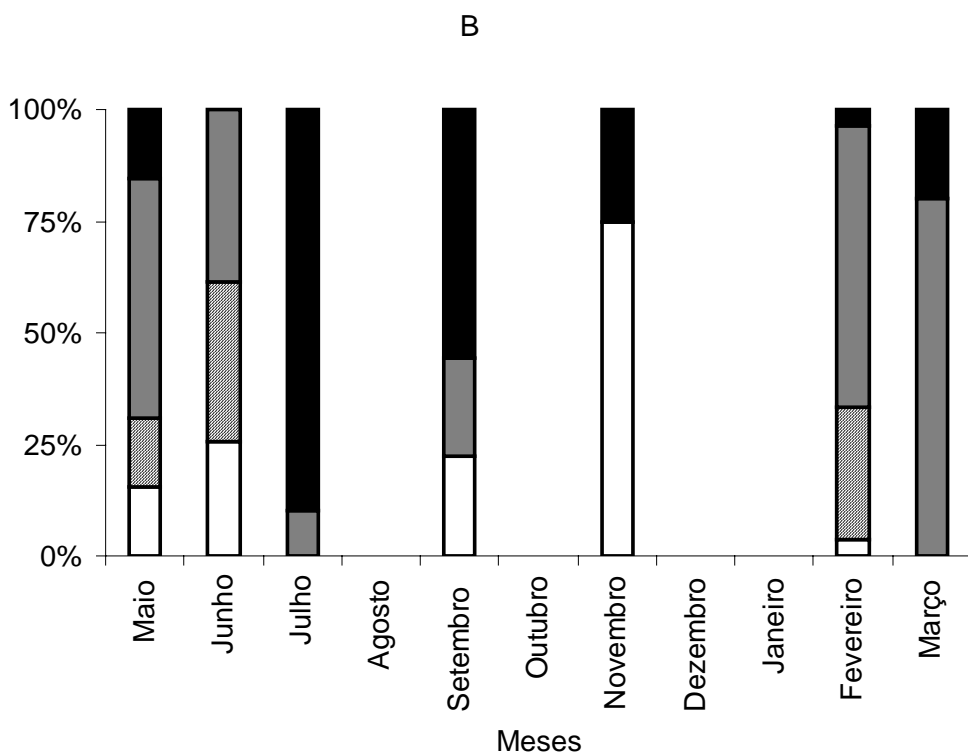


Fig. 6. Frequência relativa dos intervalos de diâmetro de ovócitos de fêmeas maduras de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui.



□ ND ▨ PD ■ MD ■ BD



□ ND ▨ PD ■ MD ■ BD

Fig. 6.

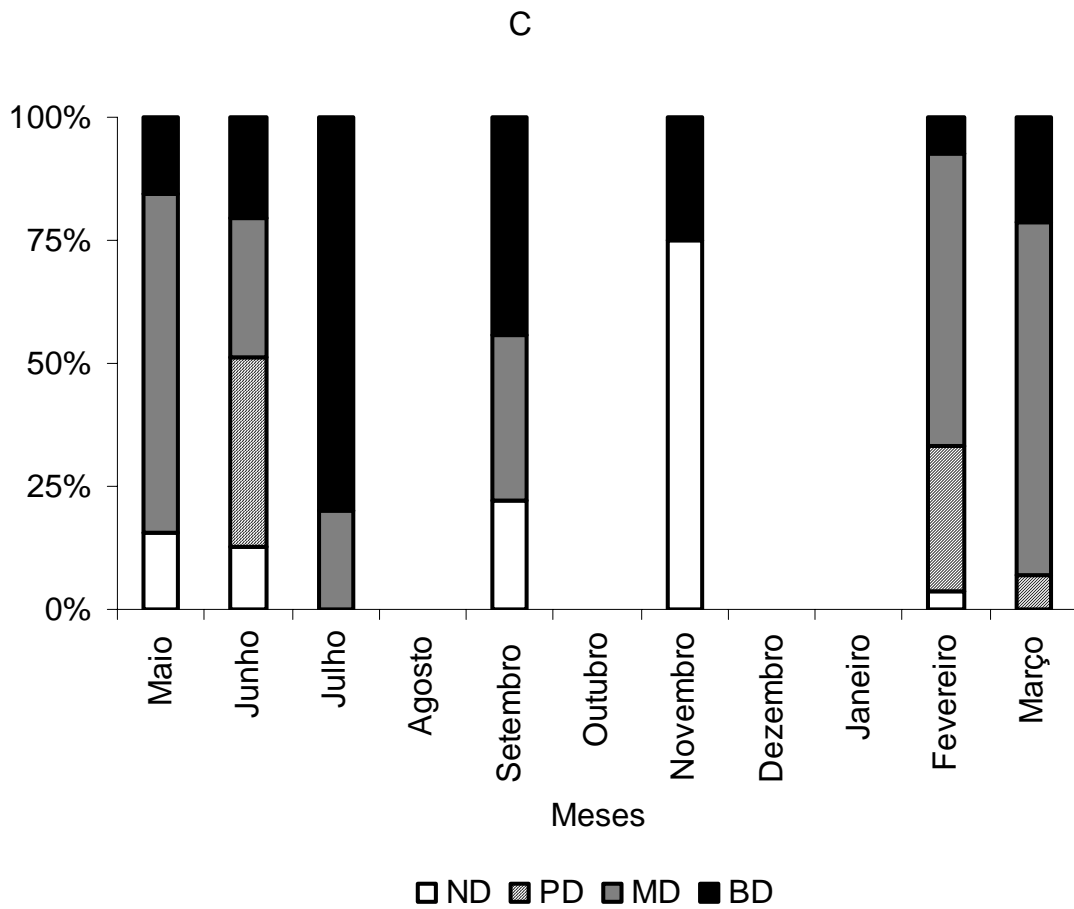


Fig. 7. Frequências mensais dos estágios de desenvolvimento dos ganchos na nadadeira anal (A), nadadeiras pélvicas (B) e nadadeira caudal (C) de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002.

Fig. 8. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira anal por comprimento padrão (SL, em mm) de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

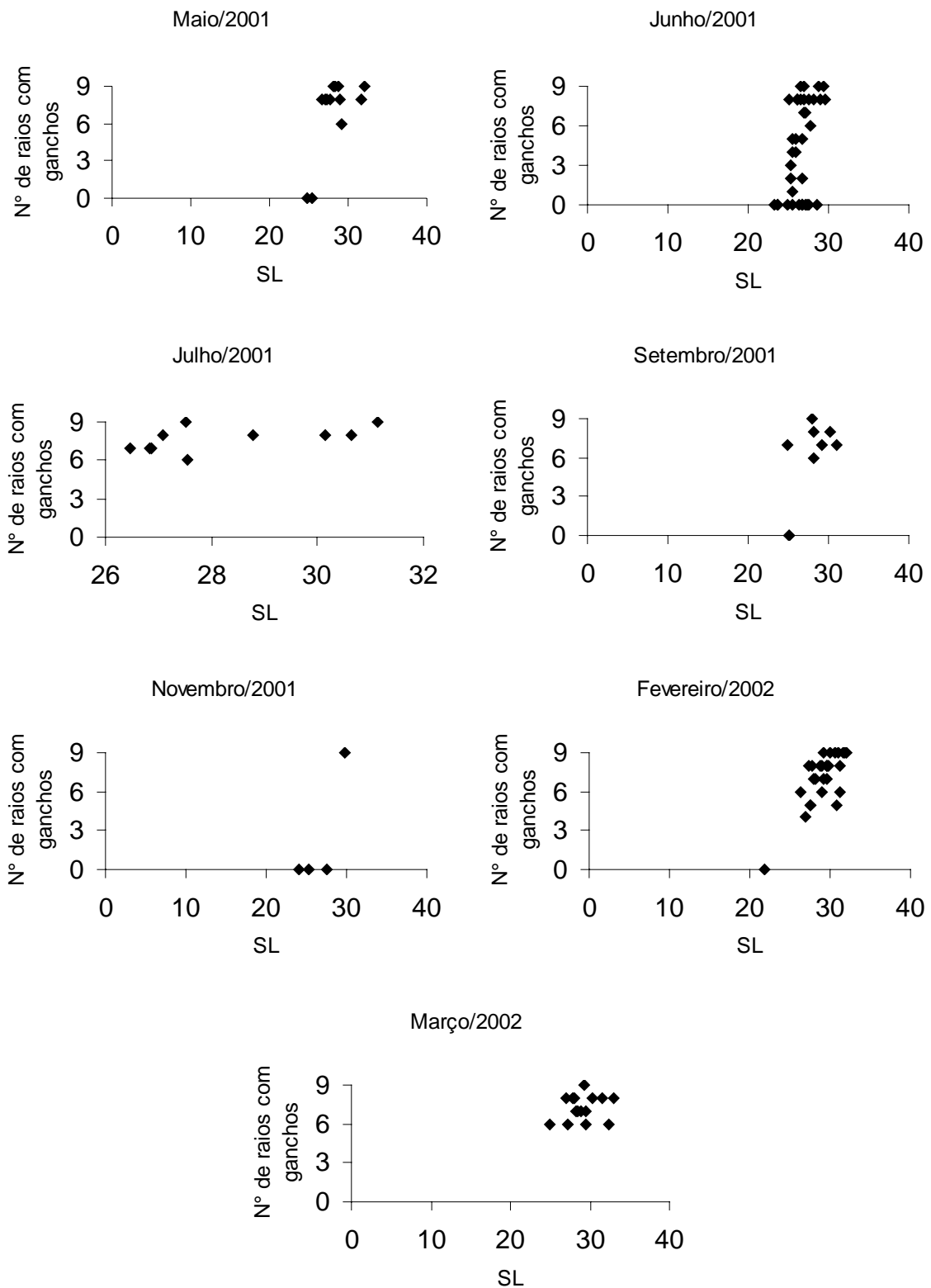


Fig. 8

Fig. 9. Variação mensal do número de raios com ganchos nas nadadeiras ventrais por comprimento padrão (SL, em mm) de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

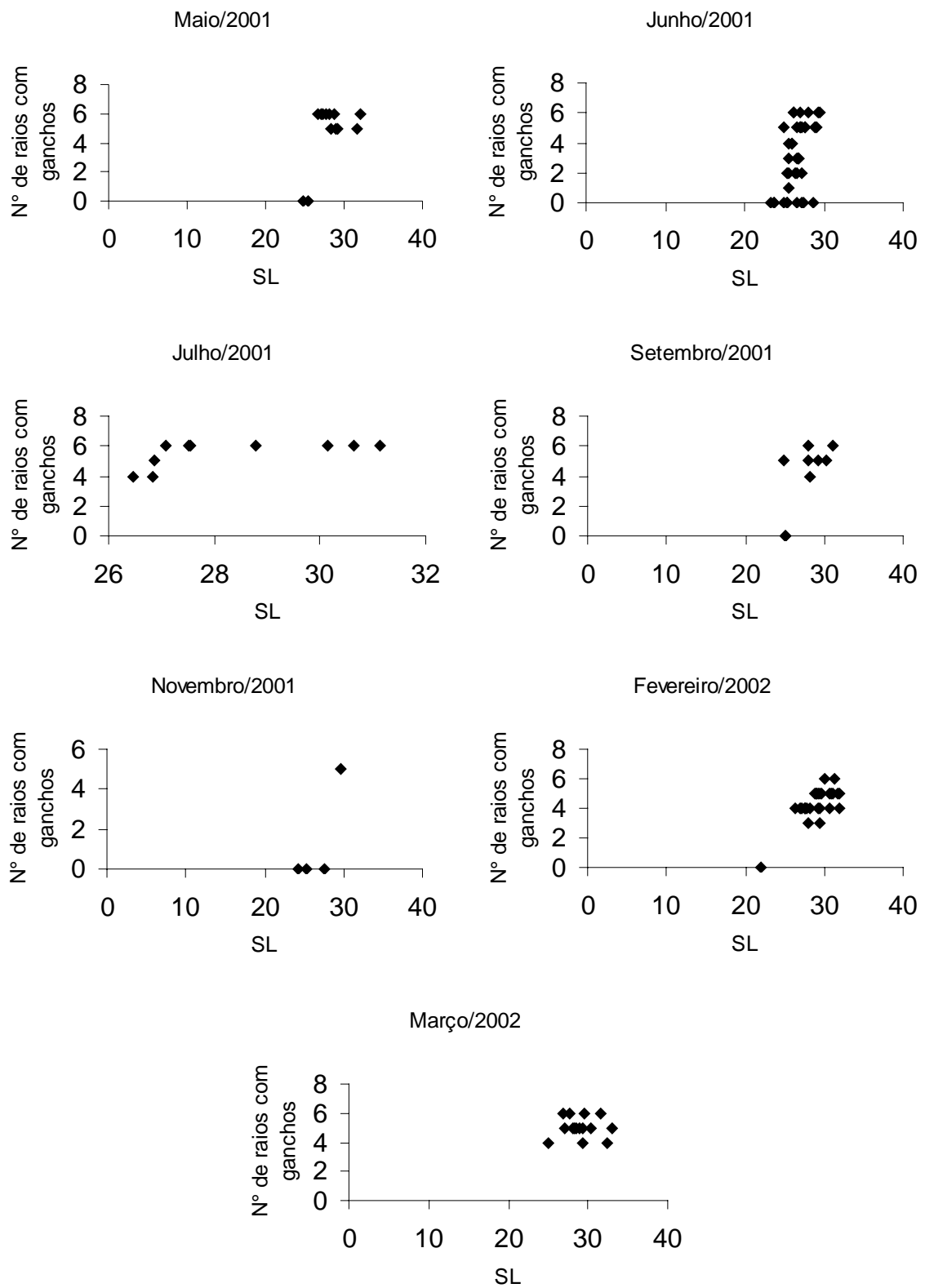


Fig. 9

Fig. 10. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira caudal por comprimento padrão (SL, em mm) de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

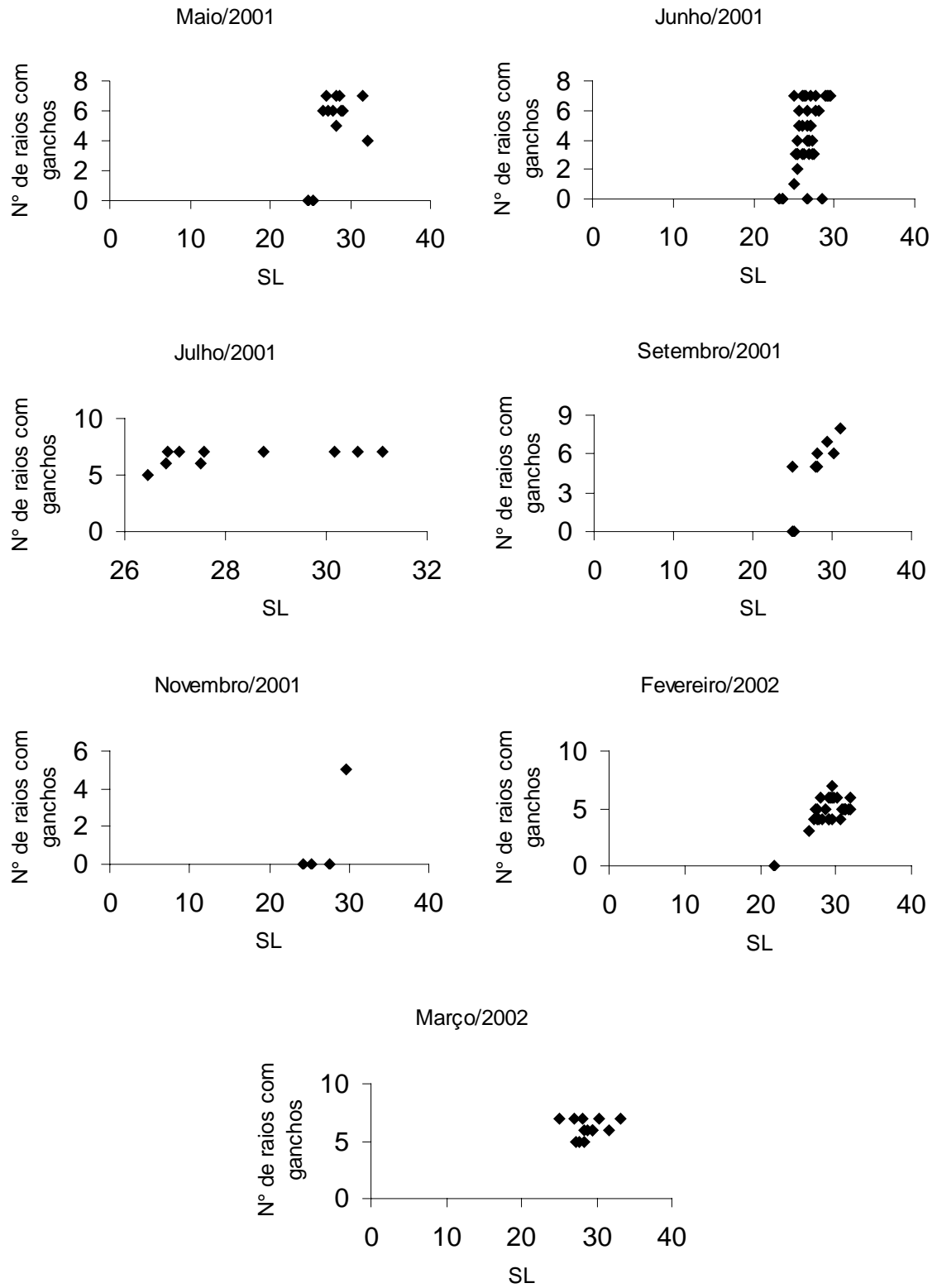


Fig. 10

Fig. 11. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira anal por IGS de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

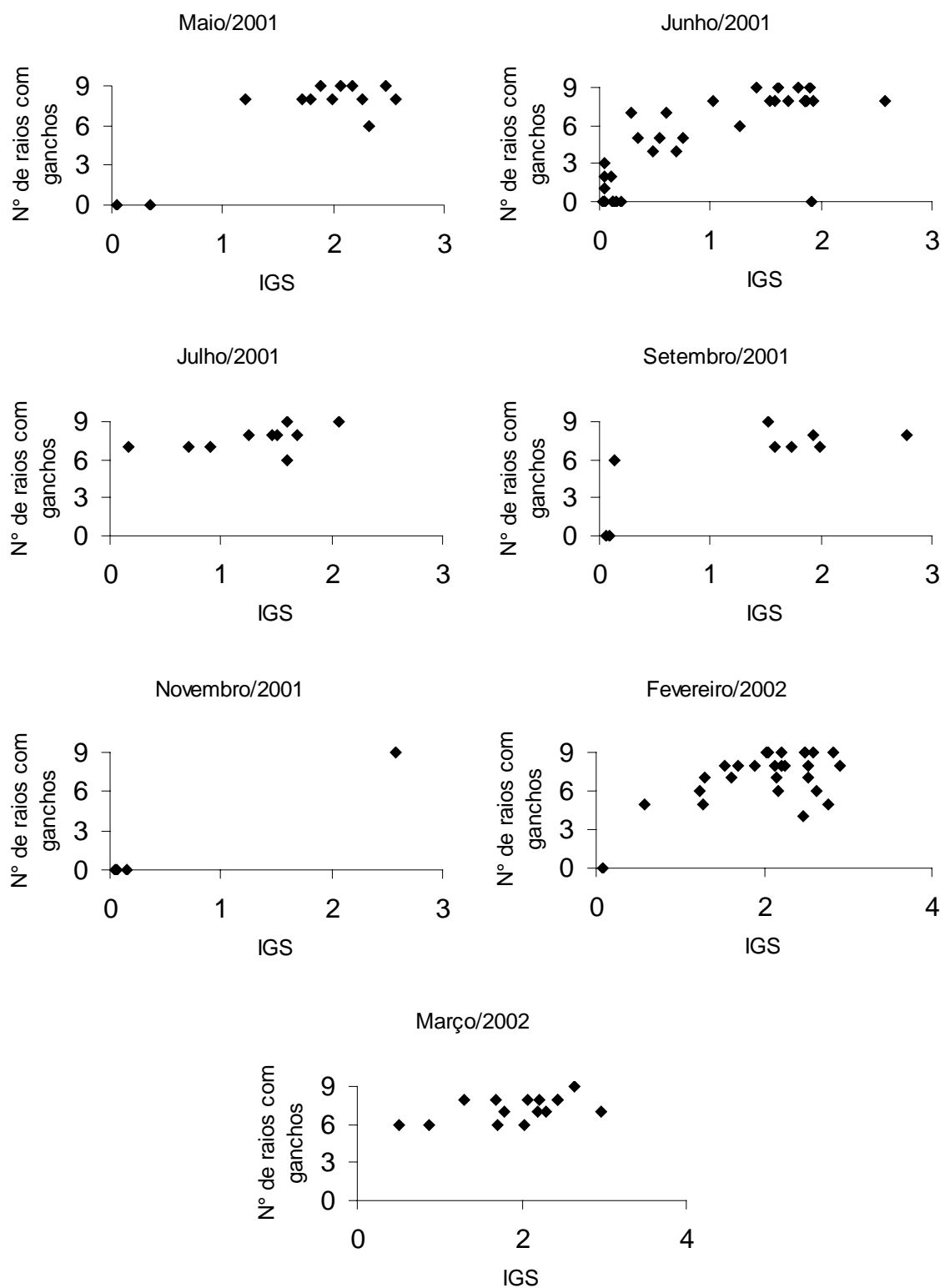


Fig. 11

Fig. 12. Variação mensal do número de raios com ganchos nas nadadeiras ventrais por IGS de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

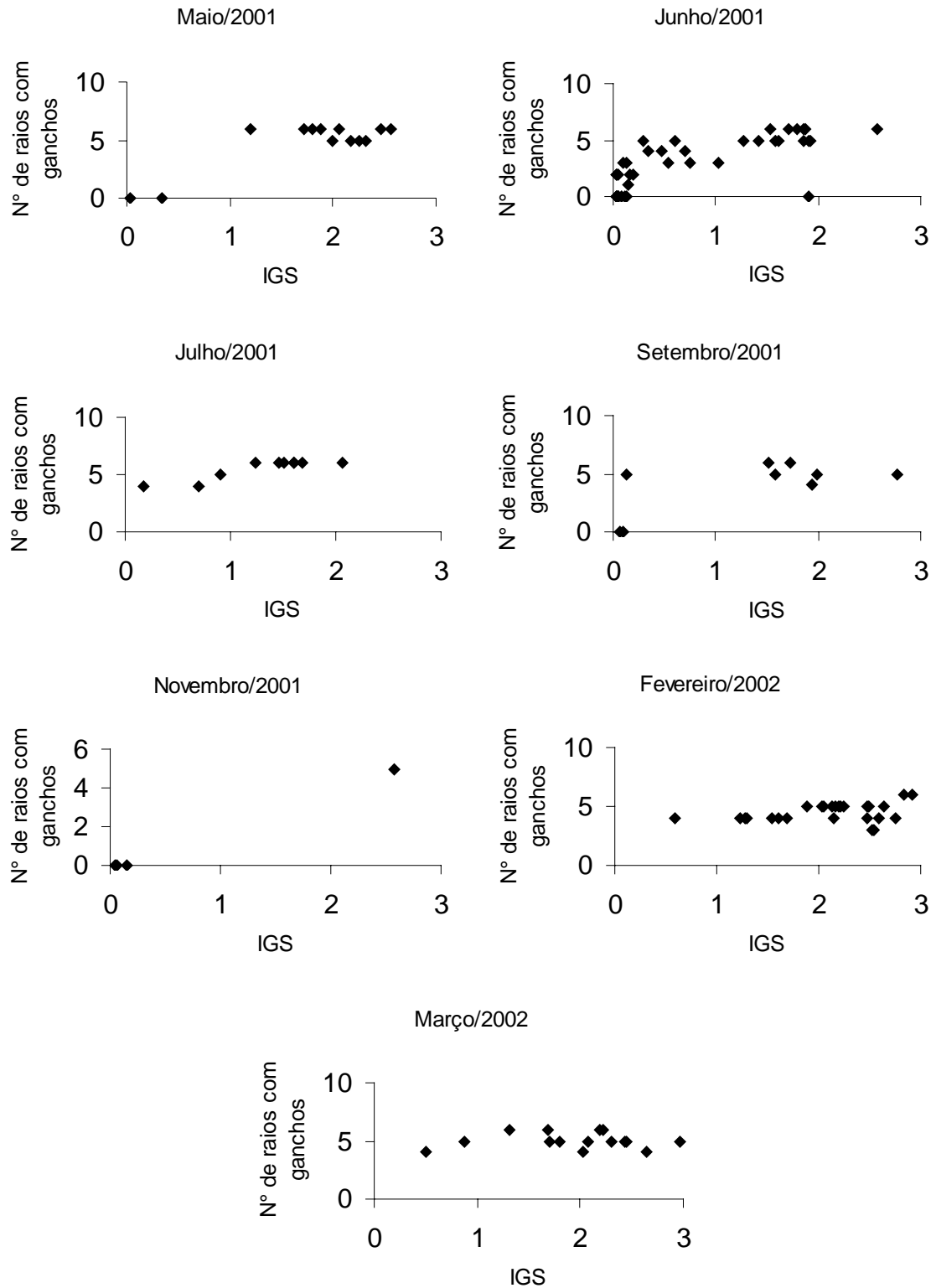


Fig. 12

Fig. 13. Variação mensal do número de raios com ganchos na nadadeira caudal por IGS de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui entre maio de 2001 e março de 2002. Nos meses de agosto, outubro, dezembro e janeiro nenhum macho foi capturado.

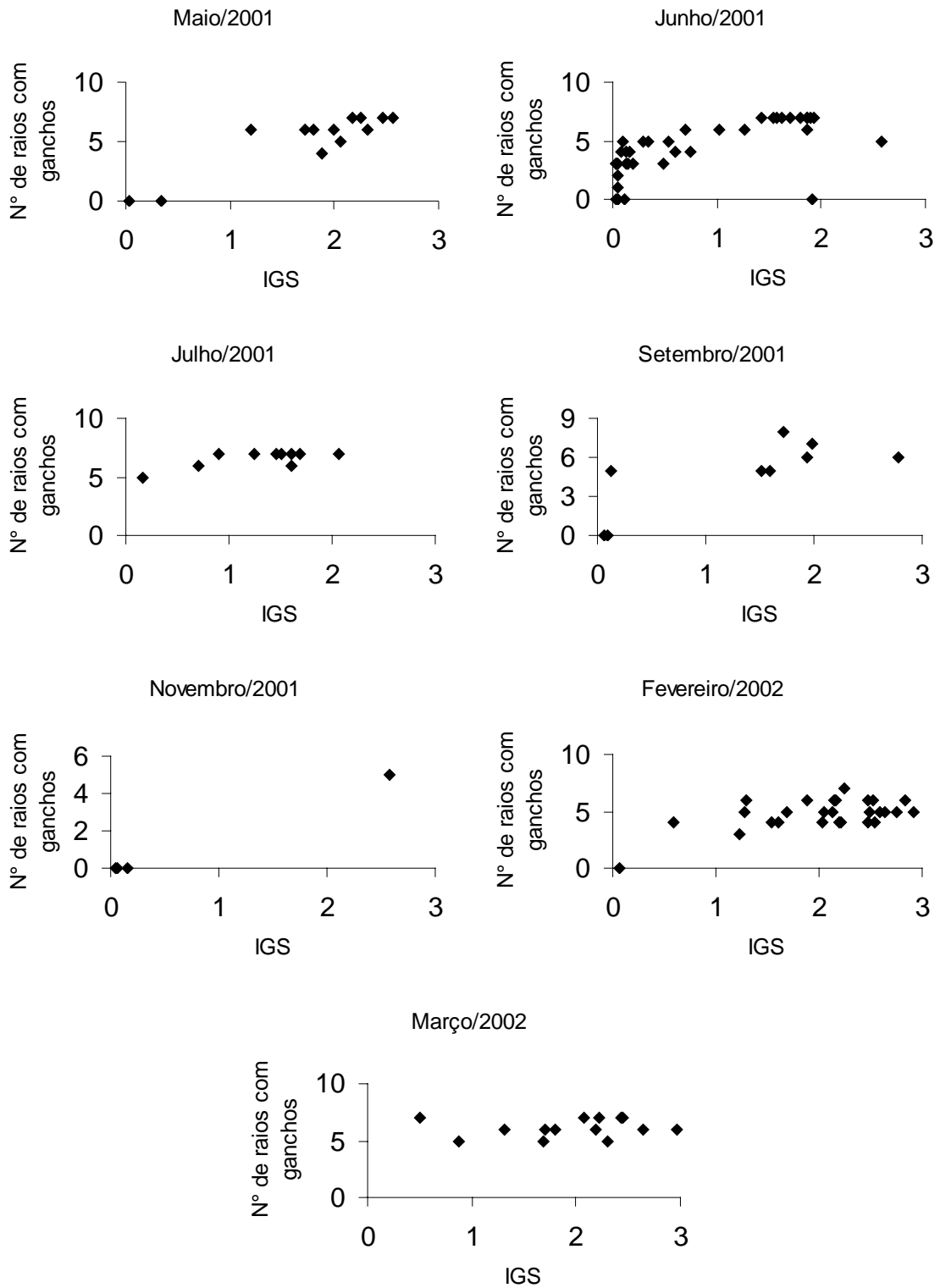


Fig. 13

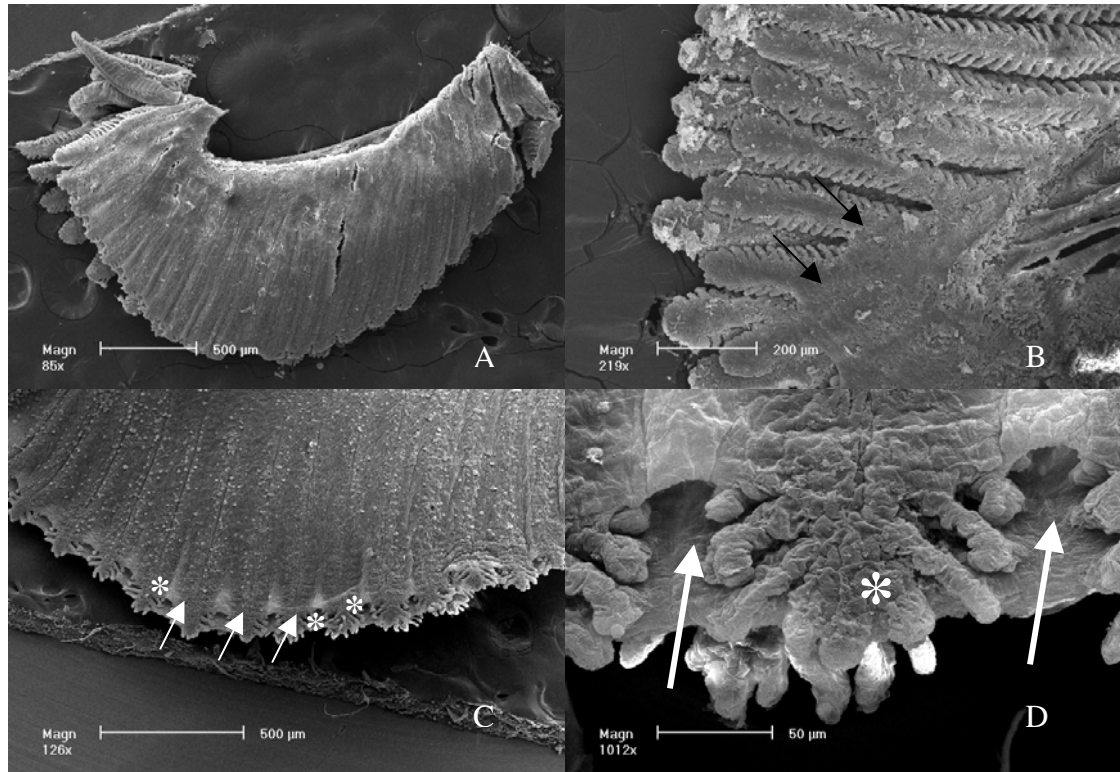


Fig. 14. Imagens de microscopia eletrônica de varredura do primeiro arco branquial direito de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* do rio Ibicui. A – Aspecto geral do arco branquial mostrando 24 filamentos branquiais fusionados. B – Filamentos branquiais anteriores em início de fusão a partir da base (setas). C-D – Margem ventral do arco branquial mostrando as extremidades livres dos filamentos (asteriscos) e a abertura das câmaras branquiais (setas).

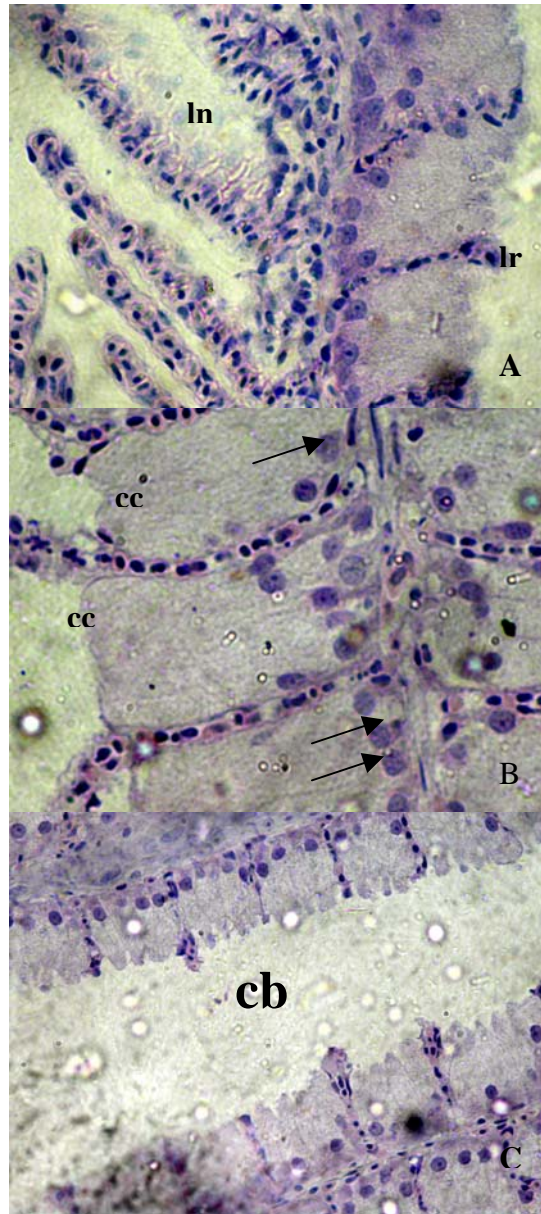


Fig. 15. Secções sagitais (3 μ m) do primeiro arco branquial esquerdo de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* do rio Ibicuí. A – Lamelas secundárias dos filamentos branquiais normais (ln) e reduzidas (lr). B – Detalhe das células colunares (cc) entre as lamelas branquiais, com o núcleo localizado na base (setas). C – Câmara branquial (cb) formada entre dois filamentos branquiais modificados, preenchidos por células colunares. Aumento: 40x10. Coloração: hematoxilina-eosina.

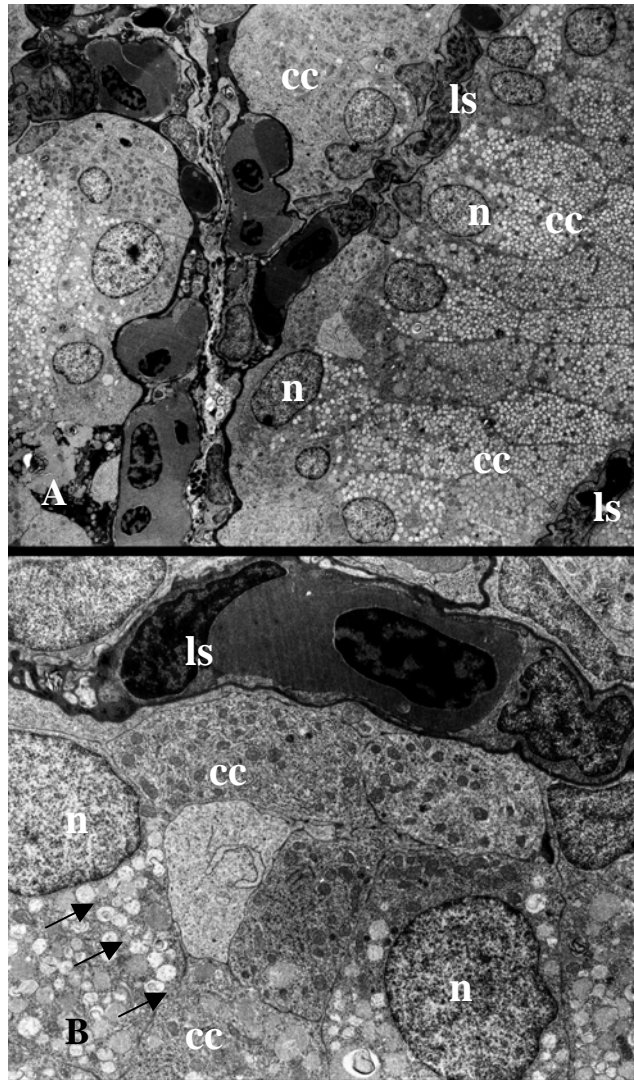


Fig. 16. Secção oblíqua do primeiro arco branquial direito de macho de *Macropsobrycon uruguayanae* do rio Ibicui em microscópio eletrônico de transmissão mostrando as células colunares (cc) com núcleo na base (n) preenchidas por vacúolos (setas) entre as lamelas secundárias da brânquia (ls). A – aumento: 1290,62x. B – aumento: 4135,56x.

Tabela 1. Variação mensal do fotoperíodo (em min) e da pluviosidade (em mm) da região de Cacequi, RS; da temperatura da água do rio Ibicui e das médias mensais do índice gonadossomático (IGS) de machos e fêmeas de *Macropsobrycon uruguayanae* entre maio de 2001 e março de 2002 . n = número de indivíduos capturados.

Meses	Fotoperíodo (min)	Pluviosidade (mm)	Temperatura da água (C)	IGS de machos	n	IGS de fêmeas	n
Maio	641	196,8	17	1,898	13	1,342	13
Junho	614	319,2		1,109	39	0,914	44
Julho	617	162,8	17,7	1,294	10	0,678	3
Agosto	648	116,9	20,1				
Setembro	722	430,4	17,8	1,921	9	7,208	22
Outubro	778	181,6	22,5				
Novembro	836	174,5	22,9	2,576	4	0,836	4
Dezembro	846	63,6	27				
Janeiro	817	84,8	26				
Fevereiro	808	23,4	24	2,096	27	2,902	51
Março	753	342,6	22,5	1,944	15	4,259	6
Total					117		143

Tabela 2. Resultados dos testes de correlação estatística de Spearman entre os valores de comprimento padrão (SL) e do índice gonadossomático (IGS) e o número de raios nas nadadeiras de machos de *Macropsobrycon uruguayanae* coletados no rio Ibicui.

	r Spearman	p	Significância
SL x nº de raios com ganchos na nadadeira anal	0,4197	<0,0001	extremamente significativa
SL x nº de raios com ganchos nas nadadeiras ventrais	0,3341	0,0007	extremamente significativa
SL x nº de raios com ganchos na nadadeira caudal	0,2856	0,0035	muito significativa
IGS x nº de raios com ganchos na nadadeira anal	0,4619	<0,0001	extremamente significativa
IGS x nº de raios com ganchos nas nadadeiras ventrais	0,3397	0,0006	extremamente significativa
IGS x nº de raios com ganchos na nadadeira caudal	0,3602	0,0002	extremamente significativa

**OCORRÊNCIA DE INSEMINAÇÃO E DESCRIÇÃO DA MORFOLOGIA DO
TESTÍCULO E ULTRAESTRUTURA DO ESPERMATOZÓIDE DE ESPÉCIES
DE *Hollandichthys* (EIGENMANN, 1909) (OSTARIOPHYSI: CHARACIDAE)**

*Marco Aurélio Azevedo*¹

Luiz Roberto Malabarba^{1,2}

*John Robert Burns*³

*Vinicius de Araújo Bertaco*²

*Irani Quagio-Grassiotto*⁴

¹Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia e PPG Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. E-mail: arruaca@vortex.ufrgs.br

²Laboratório de Ictiologia, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

³Department of Biological Science, The George Washington University

⁴Departamento de Morfologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Câmpus de Botucatu, Botucatu, SP

RESUMO

Descreve-se a ocorrência de inseminação em espécies do gênero *Hollandichthys*, a partir da observação da presença de espermatozóides nos ovários, em exemplares de diferentes espécies coletados em vários corpos d'água da região sul e sudeste do Brasil ou obtidos de coleções científicas. A maioria das fêmeas maduras ou em maturação avançada das espécies de *Hollandichthys* apresentaram ovários inseminados e em nenhum dos ovários foram encontrados ovócitos fecundados. A presença da inseminação em espécies de *Hollandichthys* tem, provavelmente, o mesmo significado

adaptativo que nos demais caracídeos inseminados, de facilitar o encontro dos gametas durante a desova. Descreve-se a presença de uma zona de armazenamento e não espermiogênica nos testículos. Tanto o núcleo quanto a peça intermediária da célula espermática das espécies de *Hollandichthys* são alongados. O comprimento do núcleo variou entre 4,20µm e 6,14µm e a largura entre 0,65µm e 0,91µm e o comprimento da peça intermediária entre 6,8µm e 7,7µm. Através da análise de microscopia eletrônica de transmissão observou-se que a inserção do flagelo nas espermátides iniciais é lateral, mas posterior ao núcleo nas espermátides tardias, com rotação nuclear total. Não há formação de fossa nuclear, apenas de um hemiarco raso. A compactação da cromatina se dá inicialmente em grumos mas a compactação final é homogênea. Os centríolos são paralelos. O espermatozóide de *Hollandichthys* possui canal e bainha citoplasmáticas e mitocôndrias alongadas em espiral. O axonema é do tipo clássico, 9+2, não formando projeções laterais. O alongamento do núcleo espermático e a formação de uma zona de estocagem de esperma nos testículos também está presente na maioria das espécies inseminadas de Characidae. Estas modificações estão possivelmente associadas com a inseminação, facilitando a penetração dos espermatozóides no interior dos ovários e permitindo a produção e reserva de grandes quantidades de esperma. A presença de uma projeção do envoltório nuclear, formando uma espécie de alça, e a forma espiralada das mitocôndrias são características exclusivas do espermatozóide de *Hollandichthys*. A posição posterior do flagelo e a disposição dos centríolos são semelhantes ao do espermatozóide da espécie inseminada *M. uruguayanae*, de Cheirodontinae, mas difere no grau de alongamento do núcleo e da peça intermediária, e pela presença de vesículas e de microtúbulos adicionais junto ao flagelo no espermatozóide de *M. uruguayanae*. A rotação nuclear, a posição do flagelo e a direção do alongamento do núcleo distinguem os espermatozóides de *Hollandichthys* e de *M. uruguayanae* daqueles das espécies

inseminadas de Glandulocaudinae. Os resultados obtidos corroboram as hipóteses de surgimento independente da inseminação em diferentes linhagens de Characidae e são congruentes com as proposições de resolução parcial da filogenia da família.

**PRESENCE OF INSEMINATION AND DESCRIPTION OF TESTIS
MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF THE SPERM CELLS IN
Hollandichthys (EIGENMANN, 1909) (OSTARIOPHYSI: CHARACIDAE)**

ABSTRACT

It is described the presence of insemination in *Hollandichthys*, through the presence of sperm cells in the ovaries of different species of the genus collected in several localities of southern and southeastern Brazil or obtained through scientific collections. Most mature or advanced maturing females presented inseminated ovaries, but no fertilized eggs. Presence of insemination in *Hollandichthys* has probably the same putative advantage as for other inseminating characids that is to guarantee a higher fertilization during spawning. Testis presents a storage and an aspermatogenic area. Both the nucleus and midpiece of the sperm are elongated. Nucleus length varying from 4.20 μm to 6.14 μm and width from 0.65 μm to 0.91 μm ; midpiece length varying between 6.8 μm and 7.7 μm . The Transmission Electronic Microscopic images allowed the detection of a flagellum laterally inserted in the early spermatids, and posteriorly inserted in late spermatids, with total nuclear rotation. The nuclear fossa is absent, with a shallow hemiarch. Initial chromatin condensation heterogeneous, and homogeneous in late sperm formation. Centrioles are parallel. The sperm cell possesses a cytoplasmic channel and cytoplasmic sheath, and spiral elongated mitochondria. A classic axonema is found, 9+2, without lateral projections. The elongated sperm nucleus and the development of a storage sperm area in the testis are also present in most inseminating characid species. These are possibly associated with insemination, facilitating the penetration of the sperm in the ovaries and allowing the production and storage of large amounts of sperm. The presence of a projection of the nuclear envoltório, forming a

cytoplasmic sheath and the spiral mitochondria are exclusive characters for *Hollandichthys*. The posterior position of the flagellum and centrioles arrangement are similar to the flagellum of the inseminating *M. uruguayanae* of the Cheirodontinae, but differing in the grade of elongation of the nucleus and midpiece, and by the presence of vesicles and additional microtubules near the flagellum in *M. uruguayanae*. The nuclear rotation, flagellum position and direction of nuclear elongation distinguish the sperm of *Hollandichthys* and *M. uruguayanae* from inseminating species of the Glandulocaudinae. The results corroborate the hypotheses of independent origin of insemination in different lineages of characid fishes and are congruent with the phylogenetic hypotheses of relationships among the members of the subfamily.

INTRODUÇÃO

Os peixes formam um grupo com mais de 25000 espécies e se utilizam das mais diversas estratégias para reproduzirem-se. Segundo Vazzoler (1996), praticamente todas as estratégias reprodutivas conhecidas podem ser encontradas em espécies de peixes. A maioria das espécies neotropicais de água doce apresenta fecundação externa, com a fusão de gametas ocorrendo no meio aquático, sendo a fecundação interna um evento relativamente raro entre os teleósteos (Jamieson, 1991). Entre os Characiformes, uma das principais ordens de peixes de água doce, um número crescente de espécies da família Characidae tem sido caracterizado como peixes com inseminação. Primeiramente, esta estratégia foi descrita para os membros da subfamília Glandulocaudinae (Burns *et al.*, 1995), e mais recentemente em espécies de todos os gêneros da tribo Compsurini de Cheirodontinae (Burns *et al.*, 1997). Entre os caracídeos, a inseminação é observada ainda em várias espécies *incertae sedis* em Characidae, incluindo *Bryconamericus pectinatus*, *Bryttanichthys axelrodi*, “*Cheirodon*” *ortegai*, *Monotocheirodon pearsoni*, dois gêneros de Characidae ainda não descritos (Burns *et al.*, 2000), uma espécie do gênero *Creagrutus* e uma espécie do gênero *Knodus* (Burns & Weitzman, 2004) e em uma espécie e gênero novos de caracídeo ocorrente na bacia do rio Uruguai (L. R. Malabarba, comunicação pessoal). A inseminação é caracterizada pela transferência de espermatozóides do testículo para o interior dos ovários, podendo ser evidenciada através da análise histológica dos ovários. O exato momento da fecundação dos ovócitos nestes peixes ainda não é conhecido, uma vez que ovócitos fertilizados, em qualquer estágio de desenvolvimento, não foram encontrados nos ovários (Burns *et al.*, 1995; 1997; Azevedo *et al.*, 2000). Diante disto, tem se empregado o termo inseminação para caracterizar a estratégia adotada por estes peixes.

Burns *et al.* (1997), Malabarba (1998) e Weitzman & Menezes (1998) consideram a presença de inseminação em Glandulocaudinae e Compsurini como um carácter homoplástico e surgido independentemente nos dois táxons, com base nas evidências morfológicas de parentesco mais próximo dos Compsurini com os demais Cheirodontinae, e não com Glandulocaudinae. A filogenia de Characidae proposta por Malabarba & Weitzman (2003) sugere ainda que a inseminação tenha surgido pelo menos três vezes dentro da família, pelo fato de estar presente em dois grupos naturais reconhecidos por aqueles autores (Cheirodontinae incluindo Compsurini e em um grupo hipoteticamente monofilético denominado de Clado A incluindo Glandulocaudinae, *Bryconamericus*, *Monotocheirodon*, *Creagrutus*, e as espécies e gêneros novos mencionados acima), e em táxons externos aos dois grupos, referidos como *incertae sedis* em Characidae. Apesar da hipótese de surgimento independente desta estratégia nestes grupos, algumas características importantes parecem ser compartilhadas entre algumas espécies com inseminação tais como o alongamento do núcleo espermático e a formação de uma zona de armazenamento de esperma nos testículos (Burns *et al.*, 1995; 1998; Pecio & Rafinski, 1994; 1999).

O gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1910 compreende espécies de pequenos peixes caracídeos conhecidos por Lambarí, Lambarí-listrado, Maria mole ou Peixe-folha. Em recente revisão, Bertaco (2003) descreve cinco espécies novas de *Hollandichthys*, reconhecendo um total de oito espécies para o gênero, fornecendo também informações acerca da distribuição geográfica e da filogenia do grupo. O gênero distribui-se em rios costeiros e ilhas marinhas do norte do Rio Grande do Sul ao sul do Rio de Janeiro e no alto rio Tietê na drenagem continental do alto rio Paraná. As suas relações de parentesco mais próximas foram definidas por Bertaco (2003) como:

(*Nematocharax* + ((*Nematobrycon* + (*Aphyocharax* + *Rachoviscus*)) + (*Hollandichthys* + *Pseudochalceus*))).

Neste trabalho descrevemos, através de técnicas de microscopia óptica e eletrônica, a ocorrência de inseminação em espécies de *Hollandichthys*, de alongamento do núcleo espermático e a presença de uma zona de estocagem de esperma no testículo. É feita a descrição morfológica do testículo e da ultraestrutura dos espermatozóides destas espécies. Ao final, discute-se as possíveis relações de *Hollandichthys* com outros caracídeos com base em caracteres relacionados a morfologia e ultraestrutura dos espermatozóides, e a evolução da inseminação em Characidae.

MATERIAL E MÉTODOS

O material examinado pertence à seguintes instituições: MCP, Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, Porto Alegre, Brasil; MHNG, Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva; MZUSP, Museu de Zoologia, USP, São Paulo, Brasil; UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil:

- *Hollandichthys affinis*: MCP 13859, 1 macho - histologia gônadas; Guaratuba, Paraná, Brasil; MCP 30553, 1 macho – microscopia eletrônica de transmissão e varredura; São Francisco do Sul, Santa Catarina, Brasil.

- *Hollandichthys perstriatus*: MCP 36582, 1 macho – microscopia eletrônica de verredura; Jacupiranga, São Paulo, Brasil.

- *Hollandichthys* esp. nov. A: MCP 24621, 2 machos, 1 fêmea - histologia gônadas; MCP 25273, 1 macho, 2 fêmeas - histologia gônadas; Maquiné, Rio Grande do Sul, Brasil; MCP 29244, 1 macho – microscopia eletrônica de transmissão e varredura; Itati, Rio Grande do Sul, Brasil.

- *Hollandichthys* esp. nov. C: MHNCI7823, 1 macho – microscopia eletrônica de varredura; Guaraqueçaba, Paraná, Brasil.

- *Hollandichthys* esp. nov. D: MZUSP 63130, 1 macho, 1 fêmea - histologia gônadas; Bertioxa, São Paulo, Brasil; MCP 30660, 1 macho – microscopia eletrônica de transmissão; MCP 30659, 1 macho – microscopia eletrônica de varredura; São Sebastião, São Paulo, Brasil.

- *Hollandichthys* esp. nov. E: UFRJ 0589, 2 fêmeas - histologia gônadas, 1 macho – microscopia eletrônica de varredura; Tarituba, Rio de Janeiro, Brasil. MNRJ 20247, 1 macho, 2 fêmeas - histologia gônadas; Parati, Rio de Janeiro, Brasil.

- *Nematocharax venustus*: MCP 17773, 1 macho; MCP 17991, 2 fêmeas - histologia gônadas; MCP 17987, 3 fêmeas - histologia gônadas; Bahia, Brasil.

- *Pseudochalceus* sp.: MHNG 2536.96, 2 fêmeas - histologia gônadas; Colômbia.

Os ovários e testículos foram analisados histologicamente a fim de determinar a presença ou não de espermatozoides nos ovários, a presença da zona de armazenamento de espermatozoides nos testículos e a forma do núcleo espermático. Os tecidos foram desidratados em série alcoólica, clarificados em xilol e impregnados e emblocados em resina de glicolmetacrilato. Foram feitos cortes de 3 a 5µm em micrótomo Leica RM2145. Os cortes foram corados com técnica de hematoxilina-eosina ou com azul de toluidina. Para fins de comparação com espécies aparentadas a *Hollandichthys*, exemplares de *Pseudochalceus* sp. e *N. venustus* também tiveram suas gônadas submetidas a análise histológica seguindo a mesma técnica.

Para uma descrição mais detalhada da morfologia e da ultraestrutura da célula espermática, testículos de exemplares de três espécies de *Hollandichthys*, *H.* esp. nov. A, *H.* esp. nov. D e *H. affinis*, foram fixados em solução de Glutaraldeído e

Paraformaldeído e submetidos a análises de microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microscopia eletrônica de transmissão (MET). Para as análises de MET, os tecidos foram pós fixados em tetróxido de osmio, corados em acetato de uranila 0,5%, desidratados em acetona e embebidos em resina araldite. Os cortes semi-finos foram obtidos através de ultramicrotomo Leica RM2165. Os cortes ultrafinos foram obtidos através de ultramicrotomo Leica Ultracut UCT e foram contrastados em solução saturada de acetato de uranila em etanol 50% e citrato de chumbo 0,2% e solução de NaOH a 1N. Eletromicrografias foram obtidas a partir de microscópio eletrônico de transmissão Phillips CM 100. Para as análises de MEV, amostras de testículo foram transferidas para séries de álcool 70%, 80%, 90% e absoluto, e desidratadas em ponto crítico. As peças foram então aderidas a fitas de carbono sobre os stubs, trituradas com o auxílio de uma agulha e posteriormente metalizadas em ouro e carbono para análise ao microscópio.

RESULTADOS

Ovários

A maioria dos ovários maduros ou em estágios avançados de maturação continham espermatozóides no seu interior. Estes podiam ser encontrados em pequenos grupos em diferentes porções do ovário, freqüentemente dentro dos ductos ovarianos e algumas vezes nos espaços entre os ovócitos, mas nunca aderidos ou inseridos nos mesmos (**Fig. 1**). Apresentavam a mesma aparência dos espermatozóides encontrados nos testículos e eram encontrados isolados, não formando pacotes (espermatozeugmatas). Em nenhum ovário analisado foram encontrados ovócitos fecundados, em qualquer estágio de desenvolvimento. Não foi observada a presença de espermatozóides no interior dos ovários analisados de *N. venustus* e *Pseudochalceus* sp.

Testículos

Todos os machos de *Hollandichthys* analisados com gônadas maduras ou em processo de maturação apresentaram o testículo dividido em uma zona anterior espermiogênica e uma zona posterior de armazenamento de esperma (**Fig. 2A**). Esta última consiste de um sistema de ductos tortuosos, delimitados por um epitélio colunar simples. Estas células epiteliais medem aproximadamente entre 12 e 19 μm , com núcleo arredondado e localizado na parte basal da célula. Nenhuma espermatogônia ou espermatócito foi encontrado na zona de armazenamento de esperma, mas somente massas compactadas de espermatozóides maduros em grande quantidade (**Fig. 2B**). A zona espermiogênica dos testículos de *Hollandichthys* aparentemente não apresenta nenhuma modificação em relação aos tecidos do testículo da maioria das espécies. Esta também apresenta ductos de vários tamanhos, além de espermatogônias, espermatócitos e espermátides. Espermatozóides também podem ser encontrados mas em menor número em relação a zona espermiogênica e não há formação de massas compactas (**Fig. 2C**).

Os testículos de *N. venustus* analisados histologicamente não apresentaram regiões diferenciadas de espermiogênese e de armazenamento. Espermatogônias, espermátides e espermatócitos foram observados em toda extensão do testículo, mostrando que todas as porções eram espermiogênicas. Nenhum exemplar macho de *Pseudochalceus* sp. foi analisado.

Espermatozóides

Os espermatozóides de todos os exemplares machos de *Hollandichthys* examinados apresentaram o núcleo espermático alongado, visível tanto na análise

histológica (**Fig. 2**) quanto na de microscopia eletrônica de varredura (**Fig. 3**). O comprimento do núcleo espermático variou entre 4,20 μ m e 6,14 μ m e a largura do núcleo espermático entre 0,65 μ m e 0,91 μ m. A peça intermediária do espermatozóide pode ser visualizada com nitidez em algumas imagens de MEV e MET. Esta se forma a partir de uma constrição na base do núcleo, prolongando-se no sentido do flagelo. Externamente, a peça intermediária apresenta um contorno liso e sem saliências. A peça intermediária não apresenta largura uniforme, a porção anterior possui largura maior do que a porção posterior. O comprimento da peça intermediária dos exemplares analisados variou entre 6,8 μ m e 7,7 μ m (**Fig. 3**). Embora muitas vezes os espermatozóides tenham sido encontrados próximos uns dos outros, formando massas compactas, aparentemente não havia nenhuma estrutura ou secreção que os mantivessem unidos. Todos os exemplares machos de *N. venustus* analisados histologicamente mostraram espermatozóides com núcleo esférico (**Fig. 4**).

As análises de microscopia eletrônica de transmissão mostraram que as características da espermátide e do espermatozóide das duas espécies de *Hollandichthys* analisadas são idênticas. Na espermátide inicial, a inserção do flagelo é lateral em relação ao núcleo (**Fig. 5A e B**) e durante o desenvolvimento da célula o núcleo se desloca por cima da região centriolar (**Fig. 5C**) até que, na espermátide tardia (**Fig. 5D**) e no espermatozóide (**Fig. 5E**), o flagelo ocupe uma posição basal em relação ao núcleo, configurando uma rotação nuclear total. No espermatozóide, o contorno nuclear forma apenas um hemiarco raso sobre a base do flagelo, não havendo formação de fossa nuclear. Além disso, na base do núcleo, há uma projeção do envoltório nuclear a qual não é acompanhada pela cromatina, formando uma estrutura que, em secção longitudinal se assemelha a uma alça (**Fig. 5E**). A compactação da cromatina se dá, nas espermátides, a partir de fibras que dão aspecto de grumos (**Fig. 5D**) mas a compactação

final, no espermatozóide, é homogênea (**Fig. 5E**). Os centríolos estão dispostos paralelos um ao outro, com o centríolo proximal ligeiramente anterior ao distal (**Fig. 5E**). A peça intermediária do espermatozóide de *Hollandichthys* é longa (**Fig. 5F**). Nela, as mitocôndrias permanecem sempre separadas do flagelo pelo canal citoplasmático. Em cortes longitudinais, observa-se que as mitocôndrias são alongadas e espiraladas em torno do canal citoplasmático (**Fig. 5G**). Em cortes transversais, pode-se observar até dez secções de mitocôndrias (**Fig. 5H**). A bainha citoplasmática também é longa, não apresenta vesículas e se prolonga além da peça intermediária (**Fig. 5F**). O flagelo apresenta o axonema clássico 9+2 e não possui projeções laterais (fins) (**Fig. 5H**).

DISCUSSÃO

A presença de inseminação verificada em *Hollandichthys* constitui-se, a exemplo das demais espécies de peixes inseminadas, em uma estratégia que facilita o encontro dos gametas durante a desova, garantindo que um número maior de ovócitos seja fertilizado, independentemente do momento em que a fertilização ocorre. Desta forma, as espécies inseminadas poderiam também produzir um número menor de ovócitos, com menor gasto de energia. Esta estratégia permitiria ainda que as fêmeas pudessem desovar em épocas distintas do acasalamento, em locais e circunstâncias mais favoráveis e sem a necessidade da presença do macho (Nelson, 1964; Burns *et al.*, 1995; Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000).

A presença de uma zona de armazenamento de esperma nos testículos está presente em diversas famílias de peixes teleósteos inseminados (Pusey & Stewart, 1989; Grier & Parenti, 1994; Hurk, van den, 1973; Grier & Collette, 1987; Downing & Burns, 1995; Burns, 1991; Pandey, 1969; Hurk, van den *et al.*, 1974, Grier *et al.*, 1978; Gardiner, 1978b) mas também pode ocorrer em algumas espécies de fertilização externa (Ginzburg, 1968; Lahnsteiner *et al.*, 1994; Rasotto & Sadovy, 1995; Meisner *et al.*, 2000). Entre os membros de Characidae, todas as espécies de Glandulocaudinae avaliadas por Burns *et al.* (1995) possuem uma grande porção do testículo usada apenas para armazenamento do esperma. Estes autores apontam que extensão ocupada por esta zona no testículo pode variar de acordo com a espécie. Em Compsurini, por outro lado, quase toda a extensão do testículo é espermiogênica (Burns *et al.*, 1997). A presença de uma zona de armazenamento de esperma nos testículos em *Hollandichthys*, assim como em outras espécies inseminadas, pode estar relacionada ao fato de que grandes reservas de esperma podem ser necessárias ou vantajosas para o sucesso da inseminação ou para múltiplos eventos de inseminação (Burns *et al.*, 1995).

A grande maioria dos peixes de fertilização externa possui espermatozóide com núcleo esférico ou ovóide, conhecido como aquasperma (Jamieson, 1991). O alongamento do núcleo espermático, encontrado em todas as espécies de *Hollandichthys*, é também encontrado na maioria das espécies com inseminação (Burns *et al.*, 1995; 1997; 1998; 2002; Pécio & Rafinsky, 1994; 1999; Jamieson, 1991; Mattei, 1991). Esta característica parece ser uma adaptação que facilita a passagem do espermatozóide através do poro genital da fêmea, o deslocamento da célula espermática nos ductos ovarianos e a direção do movimento da célula (Burns *et al.*, 1995; Burns & Weitzman, in press; Gardiner, 1978a; Cosson *et al.*, 2000). Os diferentes graus de alongamento do núcleo do espermatozóide observados nos diferentes grupos monofiléticos de caracídeos inseminados evidenciam a tendência de evolução paralela desta característica em caracídeos com inseminação. Tanto em Glandulocaudinae (Weitzman & Menezes, 1998) como em Compsurini (Malabarba, 1998), observa-se que as espécies mais basais na evolução destes grupos apresentam espermatozóides de núcleo esférico, como as do gênero *Planaltina* em Glandulocaudinae e *Kolpotocheiroduon* em Compsurini, enquanto que os táxons mais derivados apresentam núcleos espermáticos moderadamente a extremamente alongados (Burns *et al.*, 1995; 1998).

Apesar de não ser uma condição obrigatória para a ocorrência da inseminação, uma vez que algumas espécies inseminadas apresentam espermatozóides com núcleo esférico, os espermatozóides com núcleo alongado são característicos de espécies com inseminação ou fecundação interna, mas não necessariamente homólogos. Logo, o simples alongamento do núcleo espermático não se constitui em uma evidência consistente para o estabelecimento de uma relação mais próxima de *Hollandichthys* com quaisquer das espécies de caracídeos com inseminação.

Apenas um pequeno número de espécies de Characidae com inseminação teve a ultraestrutura do espermatozóide descrita. O espermatozóide de todas as espécies de Glandulocaudinae caracteriza-se principalmente pela ausência de rotação nuclear e o ponto de inserção do flagelo ocupa uma posição basal em relação ao núcleo da célula. Nestas não há formação de fossa nuclear, o núcleo se alonga da base do flagelo para o sentido posterior e a compactação da cromatina parece ser sempre homogênea. A falta de rotação nuclear e o alongamento do núcleo no sentido posterior fazem também com que a bainha citoplasmática se forme paralelamente ao núcleo, unindo este a porção inicial do flagelo (Burns *et al.*, 1998). Em *Mimagoniates barberi* este colar citoplasmático é perdido ao final da espermiogênese e o flagelo permanece livre desde sua base (Pécio & Rafinsky, 1999). Não são descritas projeções laterais do flagelo em espécies de Glandulocaudinae e aparentemente não há formação de vesículas na peça intermediária (Burns *et al.*, 1998; Pécio & Rafinsky, 1994; 1999). O espermatozóide de *Hollandichthys* difere do de todos os Glandulocaudinae por apresentar rotação nuclear, como observada no restante dos caracídeos, deslocando o flagelo claramente para uma posição posterior. Logo, o alongamento do núcleo espermático não é homólogo nos dois grupos.

Em Compsurini, *Macropsobrycon uruguayanae* apresenta o espermatozóide com o flagelo inserido posteriormente, enquanto que em *Odontostilbe mitoptera* e *O. dialeptura* o flagelo está inserido ao lado da parte anterior do núcleo, como nos glandulocaudíneos (J. R. Burns, comun. pess.). Em *M. uruguayanae*, o núcleo é moderadamente alongado, a compactação da cromatina é homogênea e há formação de uma fossa nuclear muito rasa. A peça intermediária aparenta ser de comprimento moderado, com grandes mitocôndrias junto a base do flagelo e inúmeras vesículas na porção mais posterior. Na maior parte da peça intermediária desta espécie não há canal

citoplasmático mas na parte mais posterior, onde se encontram as vesículas, aparentemente se forma um canal. Os centríolos são paralelos, com o proximal mais anterior ao distal, o axonema tem a forma clássica 9 + 2 mas existem microtúbulos adicionais nas margens do flagelo.

A presença de uma projeção do envoltório nuclear, formando uma espécie de alça, e a forma espiralada das mitocôndrias são características exclusivas do espermatozóide de *Hollandichthys*. A célula espermática de *Hollandichthys* apresenta características semelhantes às presentes no espermatozóide de *M. uruguayanae*, tais como a posição posterior do flagelo e a disposição dos centríolos mas difere principalmente quanto ao grau de alongamento do núcleo e da peça intermediária, à presença no espermatozóide de *M. uruguayanae* de vesículas e microtúbulos adicionais junto ao flagelo. A rotação nuclear, a posição do flagelo e a direção do alongamento do núcleo distinguem os espermatozoides de *Hollandichthys* e de *M. uruguayanae* da célula espermática das espécies de Glandulocaudinae. Em *Hollandichthys* e *M. uruguayanae* manteve-se o padrão primitivo de rotação nuclear presente na maioria das espécies de Characiformes, adquirindo, posteriormente, o alongamento do núcleo do espermatozóide. Em Glandulocaudinae, por outro lado, a evolução da perda da rotação nuclear parece ser anterior ao alongamento do núcleo, uma vez que espécies de Diapomini, mais primitivas dentro da subfamília, possuem espermatozóide com núcleo esférico ou moderadamente alongado mas ainda assim com a inserção do flagelo na região anterior do núcleo.

A peça intermediária do espermatozóide de espécies de fertilização externa é normalmente pequena enquanto que nas espécies inseminadas esta é frequentemente mais alongada (Jamieson, 1991; Mattei, 1991). Entre os caracídeos, além de *Hollandichthys*, o alongamento da peça intermediária do espermatozóide é conhecido

apenas para algumas espécies de Glandulocaudinae (Pécio & Rafinsky, 1994; 1999; Burns *et al.*, 1998), sendo relativamente curta no espermatozóide de *Macropsobrycon uruguayanae*, da tribo Compsurini (Burns, dados não publicados). Alguns autores sugerem que o alongamento da peça intermediária está relacionado ao aumento da capacidade de geração de energia da célula espermática (Fawcett, 1970; Vladié *et al.*, 2002), o que prolongaria a vida do espermatozóide durante a sua estocagem no ovário e facilitaria a dispersão dos espermatozoides no interior deste (Pécio & Rafinsky, 1994; Yao *et al.*, 1995).

O recente trabalho de Pompiani (2003) aponta que subfamílias mais primitivas de Characidae, como Serrasalminae e Bryconinae, apresentam, no espermatozóide, padrão heterogêneo de compactação da cromatina, mitocôndrias muito alongadas e pouco numerosas e projeções laterais do flagelo. O padrão homogêneo de compactação da cromatina, a presença de numerosas mitocôndrias de contorno esférico a alongado e de vesículas na peça intermediária, e a ausência de projeções laterais no flagelo são características compartilhadas, segundo Pompiani (2003), por representantes de subfamílias mais derivadas de Characidae, tais como Cheirodontinae, Characinae, Stethaprioninae e Aphyocharacinae. O espermatozóide de espécies de Glandulocaudinae aparentemente apresentam estas mesmas características à exceção das vesículas na peça intermediária (Pécio & Rafinsky, 1994; 1999; Burns *et al.*, 1998). Segundo Malabarba & Weitzman (2003), estas subfamílias, juntamente com Iguanodectinae, Rhoadsinae, *Hollandichthys*, alguns gêneros *incertae sedis* e com um clado formado por Glandulocaudinae mais dezenove gêneros, formam um grupo monofilético dentro de Characidae, diagnosticado pela ausência do osso supraorbital. Todos estes taxons tem seus ramos partindo de um único ponto no cladograma, formando uma politomia não resolvida. O clado que inclui Glandulocaudinae forma

uma outra unidade monofilética, diagnosticada por $ii + 8$ raios na nadadeira dorsal e por quatro dentes na série interna da premaxila, revelando assim, que seus membros são mais derivados e mais aparentados entre si do que com os demais membros da família.

Em algumas espécies vivíparas ou inseminadas, os espermatozóides podem ser encontrados dispostos sob a mesma orientação, formando “pacotes” (Burns *et al.*, 1995). Em Characidae, esta característica está presente em algumas espécies de Glandulocaudinae, não sendo descrita para espécies de Compsurini (Burns *et al.*, 1995; 1997). A formação destes pacotes serviria para aumentar a densidade do esperma e facilitar a transferência de um grande número de células espermáticas para os ovários (Ginzburg, 1968). Esta característica não foi encontrada nas espécies de *Hollandichthys*.

As hipóteses de relações apresentadas por Malabarba (1998) para Cheirodontinae (**Fig. 6**), Weitzman & Menezes (1998) para Glandulocaudinae (**Fig. 7**), Bertaco (2003) para *Hollandichthys* e gêneros afins (**Fig. 8**), Malabarba & Weitzman (2003) para Characidae (**Fig. 9**), e a análise dos caracteres relacionados a morfologia e ultraestrutura da célula espermática, suportam a hipótese de que a inseminação teria surgido pelo menos três vezes em Characidae, tendo origens independentes em Compsurini, no ramo que inclui *Hollandichthys* e no ramo que inclui Glandulocaudinae e outras espécies com inseminação. Os padrões e as variações encontradas nos estudos de morfologia de espermatozóides de espécies de Characidae mostram que as características da célula espermática podem refletir as relações genealógicas destas espécies e são, portanto, potencialmente úteis para a resolução das suas relações de parentesco.

A ausência de rotação do flagelo no espermatozóide e a presença de especializações formadas por raios e escamas na nadadeira caudal dos machos, geralmente associadas a tecidos glandulares, descritas em Weitzman & Menezes (1998),

representam caracteres derivados ausentes em *Hollandichthys* e que definem Glandulocaudinae como monofilético.

As semelhanças entre os espermatozóides de *Hollandichthys* e de *M. uruguayanae* referem-se a caracteres primitivos encontrados na maioria dos peixes teleósteos, como a presença de rotação nuclear e posição posterior do flagelo, reforçando a hipótese de que as modificações encontradas no espermatozóide de Glandulocaudinae constituem o estado derivado destas características. Por sua vez, a ausência em *Hollandichthys* dos caracteres morfológicos que definem a subfamília Cheirodontinae e dos caracteres morfológicos que definem a tribo Compsurini como monofiléticas (Malabarba, 1998) suportam a hipótese de surgimento independente da inseminação em *Hollandichthys* e Compsurini.

Adicionalmente, a ausência em Glandulocaudinae e em Compsurini dos caracteres morfológicos que definem o clado (*Nematocharax* + ((*Nematobrycon* + (*Aphyocharax* + *Rachoviscus*)) + (*Hollandichthys* + *Pseudochalceus*))) de Bertaco (2003), aliado a ausência de inseminação em *Aphyocharax anisitsi* (Burns *et al.*, 1998; Gonçalves, in prep.), *Pseudochalceus* sp. e *N. venustus* e a ausência da zona de armazenamento de esperma e de espermatozóides com núcleo alongado em *Aphyocharax anisitsi* e *N. Venustus*, reforçam a hipótese de surgimento independente de inseminação e de alongamento do núcleo espermático em *Hollandichthys* em relação a Compsurini e Glandulocaudinae.

Os resultados sugerem também que *Hollandichtys* manteve o padrão primitivo de alongamento das mitocôndrias e de ausência de vesículas na peça intermediária, encontrado em espécies mais basais de Characidae (como as das subfamílias Serrasalminae e Bryconinae). As espécies de *Hollandichtys*, no entanto, apresentam um número relativamente elevado de mitocôndrias, ausência de projeções laterais do flagelo

e cromatina homogeneamente compactada, como as espécies mais derivadas da família (como as das subfamílias Cheirodontinae, Characinae, Stethaprioninae, Aphyocharacinae e também Glandulocaudinae) (Pompiani, 2003). Estes resultados são congruentes com a proposição de resolução parcial da filogenia de Characidae (Malabarba & Weitzman, 2003).

Alguns padrões de variação das características do espermatozóide podem, entretanto, não estar relacionados à história filética das espécies envolvidas, sendo resultado de convergência evolutiva. No caso de caracídeos, chama a atenção que, a despeito da origem independente da inseminação, em todas as linhagens em que está presente, os espermatozoides são alongados. Tal alongamento está presente mesmo em outros grupos de peixes inseminados de parentesco mais distante. Este fato faz supor que, para estas espécies, a pressão seletiva sobre a célula espermática se deu no sentido de aumentar a sua hidrodinâmica e que, dentre as possibilidades celulares disponíveis para este fim, o alongamento do núcleo é o mecanismo mais fácil. Desta forma, reforça-se a idéia de que o alongamento do núcleo espermático constitui uma vantagem adaptativa para as espécies com inseminação. O sucesso na perpetuação e irradiação de qualquer novidade evolutiva depende, em grande parte, do sucesso na transmissão por herança desta característica, ou seja, da reprodução. Assim, é possível que as modificações nas características relacionadas à reprodução que se mostram vantajosas sejam mais diretamente selecionadas e mais rapidamente incorporadas geneticamente, explicando, em parte, o alto grau de variabilidade nas características da célula espermática observado nos estudos comparados.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com recursos financeiros do CNPq (proc. 464545/00-5; 476821/2003-7). Os autores agradecem aos professores e técnicos do Laboratório de Histologia da UFRGS, do Laboratório de Histologia da PUCRS, do Centro de Microscopia Eletrônica da UFRGS, do Centro de Microscopia e Microanálises da PUCRS e do Centro de Microscopia Eletrônica da UNESP/Botucatu.

LITERATURA CITADA

- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 84p.
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 2000(4):983-989.
- Bertaco, V. A. 2003. Taxonomia e filogenia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae) do sul e sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado não publicada, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 159p.
- Burns, J. R. 1991. Testis and gonopodium development in *Anableps dowi* (Pisces: Anablepidae) correlated with pituitary gonadotropic area development. *Journal of Morphology*, 210:45-53.
- Burns, J. R. & S. H. Weitzman. (in press). Insemination in ostariophysan fishes. *Proceedings of the Second International Symposium on Livebearing Fishes*, Querétaro, Mexico. 2005.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, H. J. Grier & N. A. Menezes. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae: Glandulocaudinae). *Journal of Morphology*, 210:45-53.

- Burns, J. R. B., S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Copeia*, 1997(2):433-438.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, K. R. Lange & L. R. Malabarba. 1998. Sperm ultrastructure in characid fishes (Teleostei: Ostariophysi). Pp. 235-244. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Burns, J. R., S. H. Weitzman, L. R. Malabarba & A. Downing Meisner. 2000. Sperm modifications in inseminating Ostariophysian fishes, with new documentation of inseminating species. P. 255. In: B. Norberg, O. S. Kjesbu, G. L. Taranger, E. Andersson and S. O. Stefansson (Eds). *Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish: Institute of Marine Research and University of Bergen*. Bergen, Norway.
- Burns, J. R., A. D. Meisner, S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. 2002. Sperm and spermatocyte ultrastructure in the inseminating catfish, *Trachelyopterus lucenai* (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae). *Copeia*, 2002(1):173-179.
- Cosson, J., O. Lindhart, S. D. Mims, W. L. Shelton & M. Rodina. 2000. Analysis of motility parameters from paddlefish and shovelnose sturgeon, spermatozoa. *Journal of Fish Biology*, 56:1348-1367.

- Downing, A. L. & J. R. Burns. 1995. Testis morphology and spermatozeugma formation in three genera of viviparous halfbeaks: *Nomorhamphus*, *Dermogenys* and *Hemirhamphodon* (Teleostei: Hemirhamphidae). *Journal of Morphology*, 225:329-343.
- Eigenmann, C. H. 1909. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. Pp. 225-374. In: Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3(3). Princeton University & Stuttgart. 511 p.
- Fawcett, D. W. 1970. A comparative view of sperm ultrastructure. *Biology of Reproduction*, 2:90-127.
- Gardiner, D. M. 1978a. Fine structure of the spermatozoon of the viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata*. *Journal of Fish Biology*, 13:435-438.
- Gardiner, D. M. 1978b. The origin and fate of spermatophores in the viviparous teleost *Cymatogaster aggregata* (Perciformes: Embiotocidae). *Journal of Morphology*, 155:157-172.
- Ginzburg, A. S. 1968. Fertilization in fishes and the problem of polyspermy. Academy of Sciences of the Union of Soviet Socialist Republics, Moscow. 366 pp
- Grier, H. J. & B. B. Collette. 1987. Unique spermatozeugmata in testes of halfbeaks of the genus *Zenarcopterus* (Teleostei: Hemiramphidae). *Copeia*, 1987(2):300-311.
- Grier, H. J. & L. R. Parenti. 1994. Reproductive biology and systematics of phalostethid fishes as revealed by gonad structure. *Environmental Biology of Fishes*, 41:287-299.

- Grier, H. J., J. M. Fitzsimmons & J. R. Linton. 1978. Structure and ultrastructure of the testis and sperm formation in goodeid teleosts. *Journal of Morphology*, 156:419-438.
- Hurk, van den, R. 1973. The localization of steroidogenesis in the testes of oviparous and viviparous teleosts. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Ser. C*, 76:270-279.
- Hurk, van den, R., Meek, J. & Peute, J. 1974. Ultrastructure study of the testis of the black molly (*Mollienisia latipinna*). II. Sertoli cells and Leydig cells. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Ser. C*, 77:470-475.
- Jamieson, B. G. M. 1991. *Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa*. Cambridge: Cambridge University Press, 319p.
- Lahnsteiner, F., R. A. Patzner & T. Weismann. 1994. The testicular main ducts and the spermatic ducts in some cyprinid fishes - II. Composition of the seminal fluid. *Journal of Fish Biology*, 44:459-467.
- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). Pp. 193-233. *In*: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1): 67-151.
- Mattei, X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implications in fishes. *Canadian Journal of Zoology*, 69:3038-3055.

- Meisner, A. D., J. R. Burns, S. H. Weitzman & L. R. Malabarba. 2000. Morphology and histology of the male reproductive system in two species of internally inseminating South American Catfishes, *Trachelyopterus lucenai* and *T. galeatus* (Teleostei: Auchenipteridae). *Journal of Morphology*, 246:131-141.
- Nelson, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). University of California Press, 75:59-152.
- Pandey, S. 1969. Effects of hipophysectomy on the testis and secondary sex characters of the adult guppy *Poecilia reticulata* Peters. *Canadian Journal of Zoology*, 47:775-781.
- Pecio, A. & J. Rafinski. 1994. Structure of the testis, spermatozoon and spermatozeugmata of *Mimagoniates barberi* Regan 1907 (Teleostei, Characidae), an internal fertilizing, oviparous fish. *Acta Zoologica*, 75:179-185.
- Pecio, A. & J. Rafinski. 1999. Spermiogenesis in *Mimagoniates barberi* Regan, 1907 (Teleostei: Ostariophysi: Characidae), an oviparous, internally fertilizing fish. *Acta Zoologica*, 80:35-45.
- Pompiani, P. G. 2003. Ultraestrutura da espermiogênese e dos espermatozoides dos peixes da ordem Characiformes, família Characidae (Teleostei, Ostariophysi): uma abordagem filogenética. Dissertação de mestrado não publicada, Universidade Estadual Paulista, câmpus de Botucatu, Botucatu. 86p.
- Pusey, B. J. & T. Stewart. 1989. Internal fertilization in *Lepidogalaxias salamandroides* Mees (Pisces: Lepidogalaxiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 97:69-79.

- Rasotto, M. B. & Y. Sadovy. 1995. Peculiarities of the male urogenital apparatus of two grunt species (Teleostei: Haemulidae). *Journal of Fish Biology*, 46:936-948.
- Vazzoler, A. E. A. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI. 169 p.
- Vladié, T., B. A. Afzelius & G. E. Bronnikov. 2002. Sperm quality as reflected through morphology in salmon alternative life histories. *Biology of Reproduction*, 66:98-105.
- Weitzman, S. H. & N. A. Menezes. 1998. Relationships of the tribes and genera of the Glandulocaudinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with a description of a new genus, *Chrysobrycon*. Pp. 171-192. In: Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Yao, Z., C. J. Emerson & L. W. Crim. 1995. Ultrastructure of the spermatozoa and eggs of the ocean pout (*Macrozoarces americanus* L.), an internally fertilizing marine fish. *Molecular Reproduction and Development*, 42:58-64.

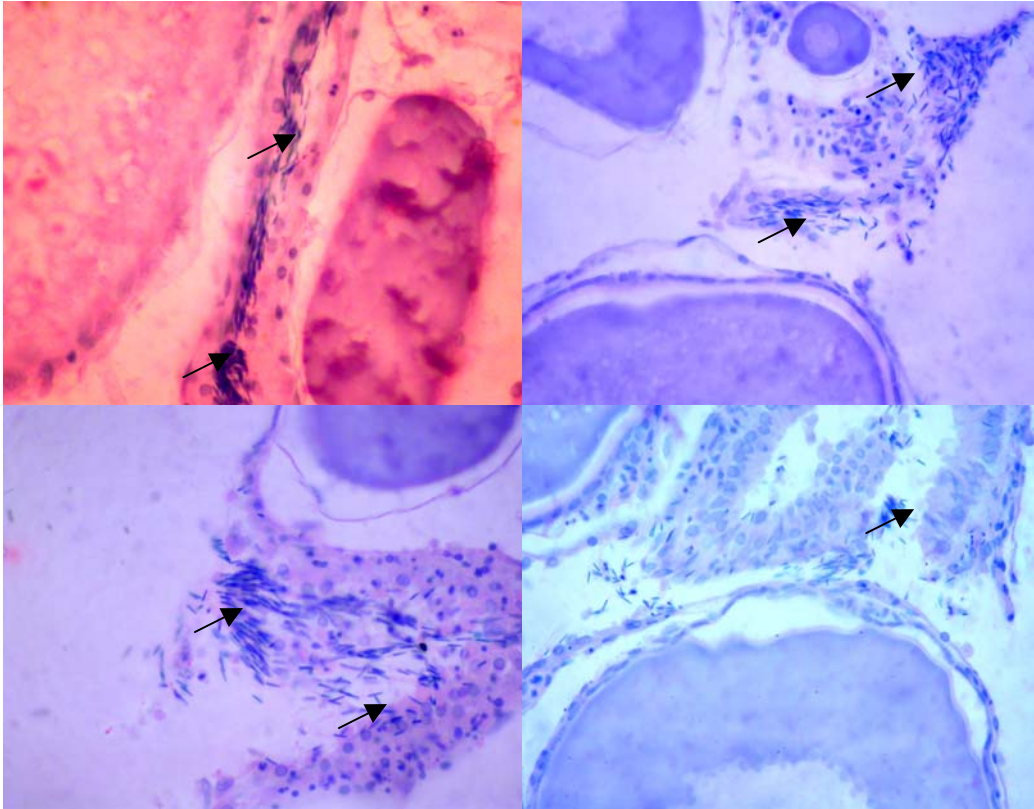


Fig. 1. Secções sagitais (3 μ m) de ovários inseminados de *Hollandichthys* corados com ematoxilina-eosina. Aumento: 40x10. As setas indicam os espermatozóides entre os ovócitos e nos ductos dos ovários.

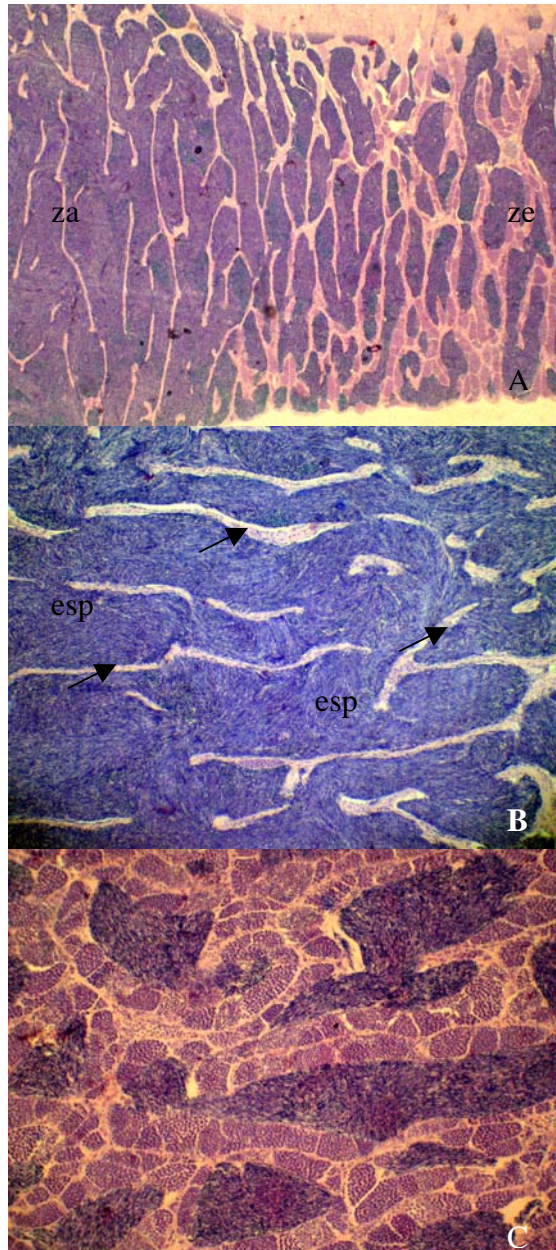


Fig. 2. Secções sagitais (3 μ m) do testículo de *Hollandichthys* coradas com hematoxilina-eosina. A – Testículo dividido em uma zona de armazenamento de esperma (za) e uma zona espermiogênica (ze). Aumento: 10x10. B – detalhe da zona de armazenamento de esperma com massas compactas de espermatozoides (esp) delimitadas por epitélio colunar simples (setas). Aumento: 40x10. C – Detalhe da zona espermiogênica mostrando células em diferentes fases de desenvolvimento. Aumento: 40x10.

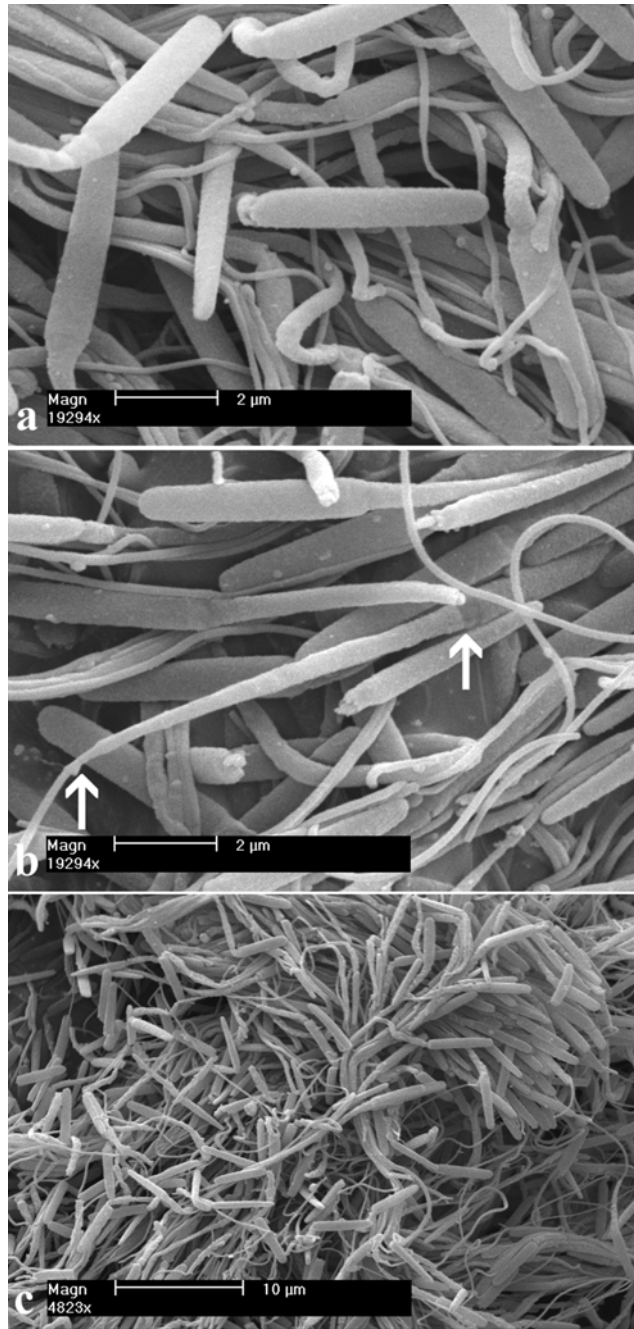


Fig. 3. Imagens de espermatozoides de *Hollandichthys* em microscopia eletrônica de varredura. A – Detalhe do núcleo dos espermatozoides. B – Detalhe da peça intermediária (as setas indicam os limites da peça intermediária). C – Massa compacta de espermatozoides no testículo.

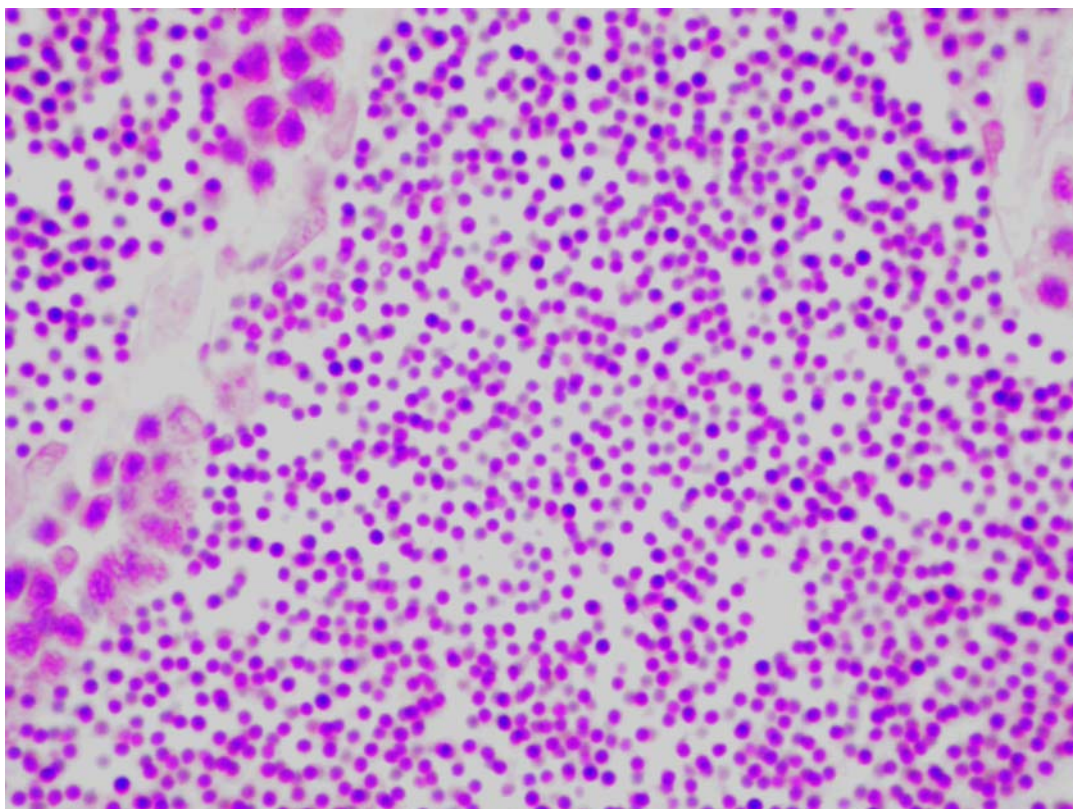


Fig. 4. Secção sagital (3 μ m) de testículo de *Nematoccharax venustus* corada com hematoxilina-eosina mostrando células espermáticas com núcleo esférico. Aumento: 40x10.

Fig 5. Secções de espermatozóide de *Hollandichthys* em microscopia eletrônica de transmissão. **A-B:** espermátides iniciais mostrando a inserção lateral do flagelo (**A**, secção transversal, aumento 8122,22x e **B**, secção oblíqua, aumento 9268,66x) e - **C** - a rotação nuclear (**C**, secção longitudinal, aumento 7,914,34x). **D:** secção longitudinal da espermátide tardia mostrando a inserção posterior do flagelo (aumento 23625x). **E-G:** espermatozóides; secções longitudinais mostrando a posição posterior do flagelo, a compactação homogênea da cromatina e a disposição paralela dos centríolos (aumentos: 27461,54x; 15723,24x; 19628,87x). **H:** secção transversais de diferentes porções dos flagelos (aumento 38905,26x). **N** = núcleo, **PI** = peça intermediária, **Setas** = flagelo, **cc** = canal citoplasmático, **bc** = bainha citoplasmática, **cg** = compactação em grumos da cromatina, **ch** = compactação homogênea da cromatina, **ha** = hemiarco na base do núcleo, * = projeção do envoltório nuclear formando uma “alça”, **cp** = centríolo proximal, **cd** = centríolo distal, **M** = mitocôndrias, **mt** = microtúbulos do axonema.

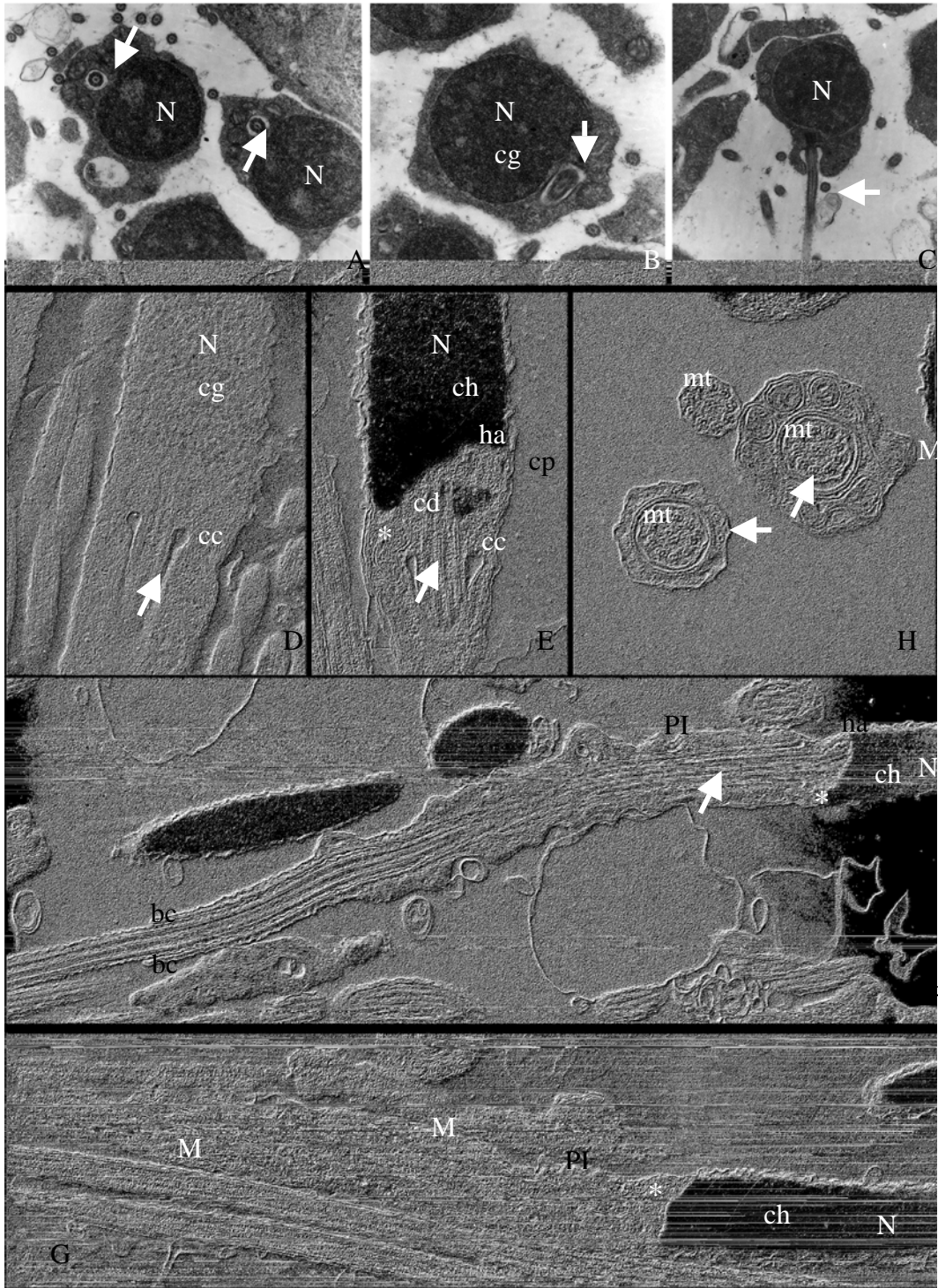


Fig. 5.

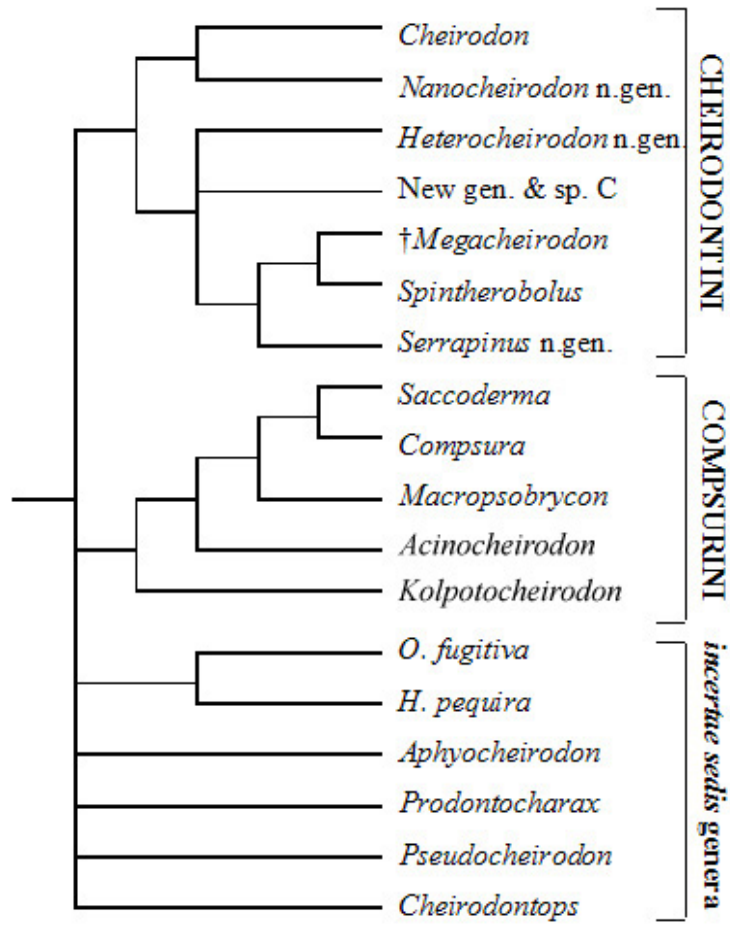


Fig. 6. Hipóteses de relações entre os gêneros de Cheirodontinae, modificado de Malabarba (1998).

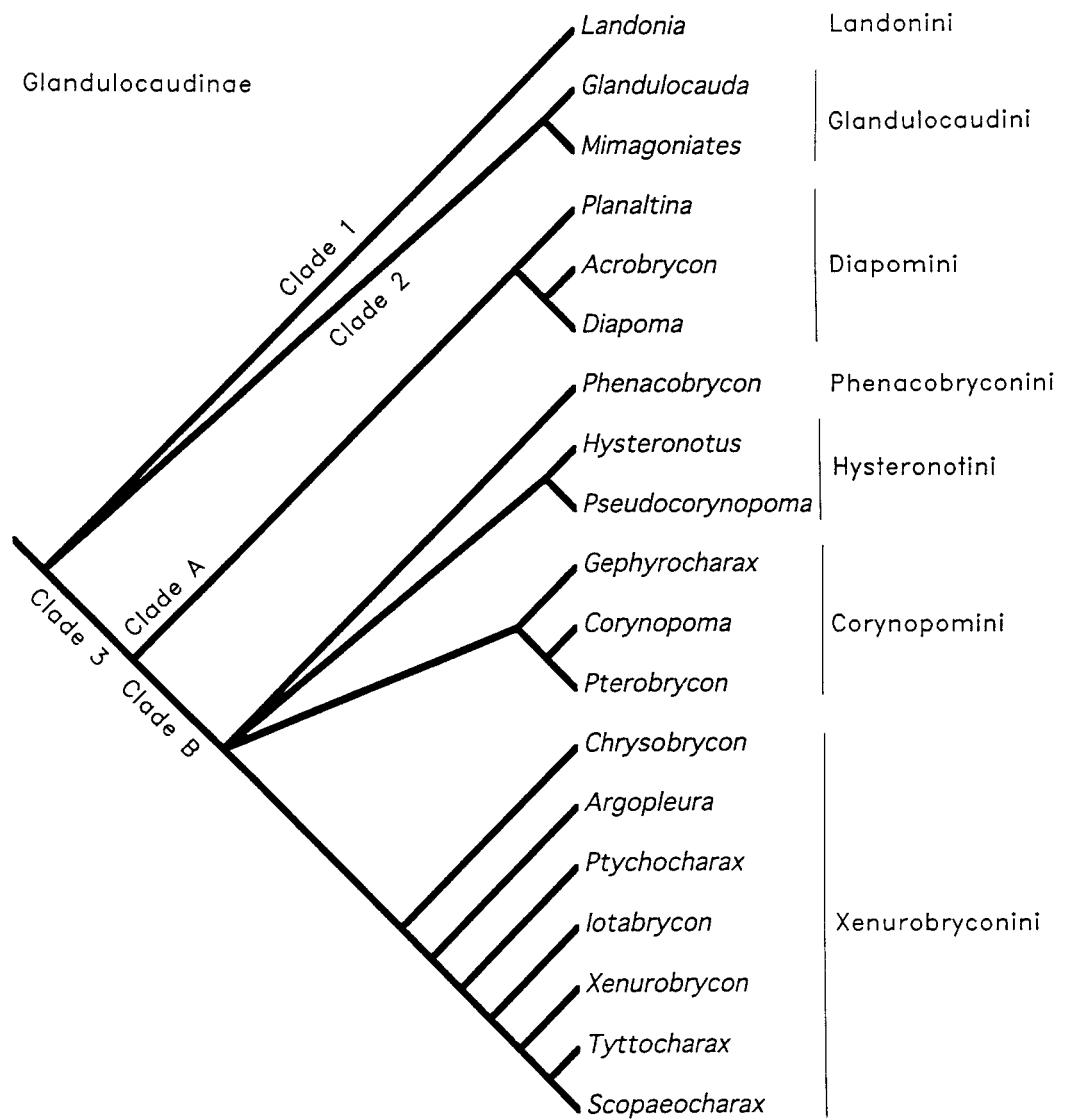


Fig. 7. Hipóteses de relações entre os gêneros de Glandulocaudinae (Weitzman & Menezes, 1998).

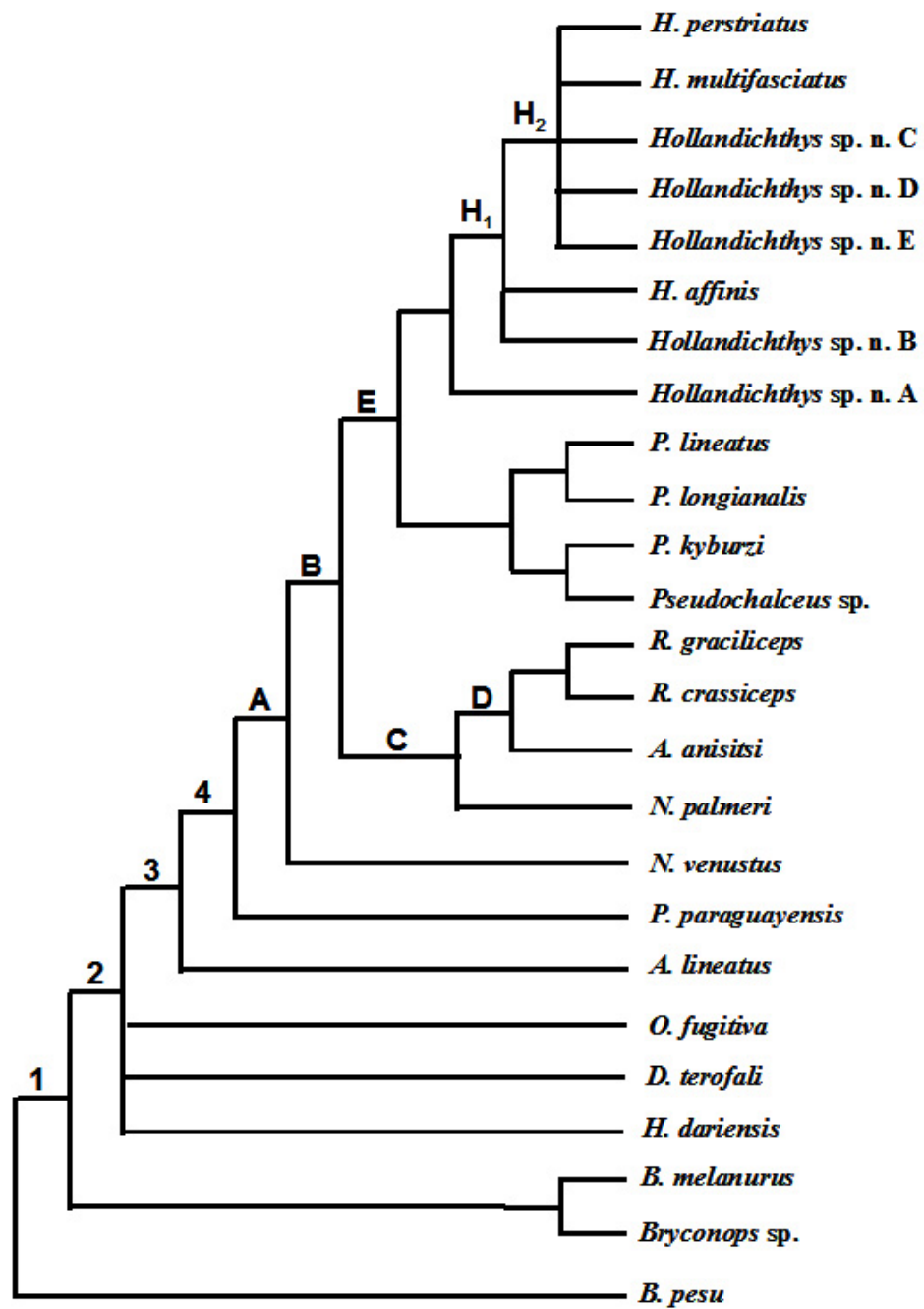


Fig. 8. Hipótese de relações apresentadas por Bertaco (2003) para *Hollandichthys* e gêneros afins.

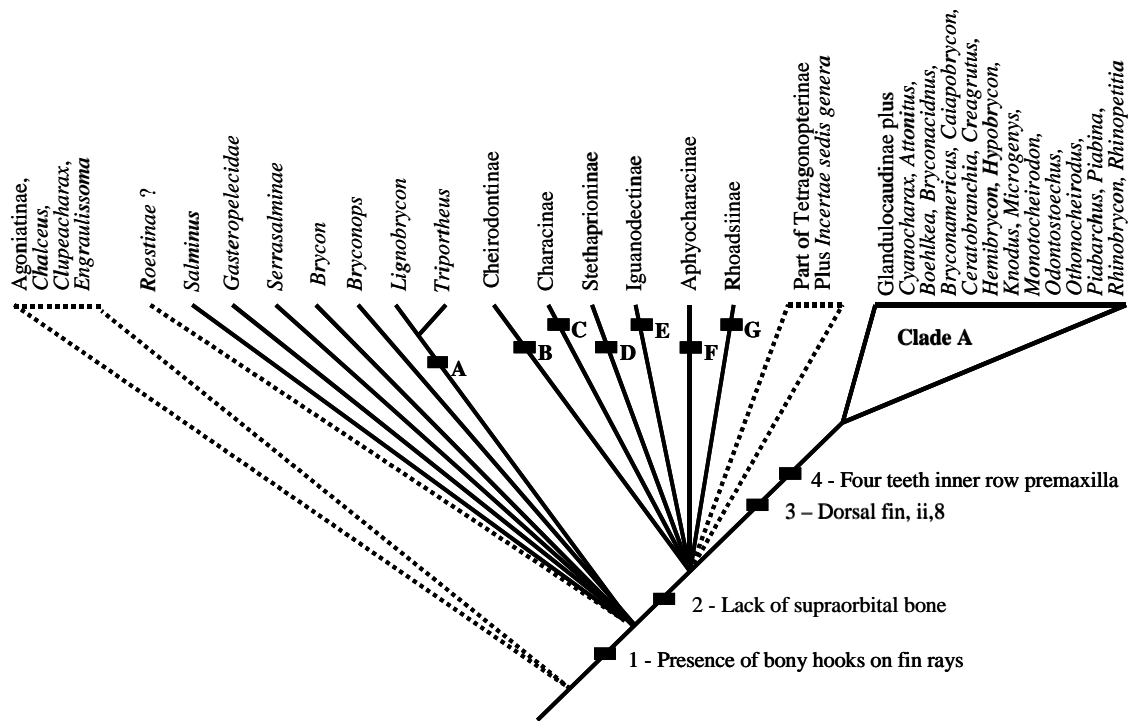


Fig. 9. Hipóteses de relações entre gêneros e subfamílias de Characidae (Malabarba & Weitzman, 2003).

**CARACTERÍSTICAS DA REPRODUÇÃO DE ESPÉCIES DE CHARACIDAE
(TELEOSTEI: CHARACIFORMES) E SUAS RELAÇÕES COM O TAMANHO
CORPORAL E FILOGENIA**

Estima-se que os peixes compreendem entre 47 a 51% do total de espécies de vertebrados do mundo (Groombridge, 1992). Cerca de 24% destas espécies de peixes ocorrem em águas doces neotropicais (Vari & Malabarba, 1998). Tão surpreendente quanto a grande diversidade de espécies de peixes no planeta e, particularmente, nas águas epicontinentais do Neotrópico, é a sua imensa diversidade de formas, comportamentos e modos de vida, o que permite que esta fauna ocupe os mais variados tipos de ambientes.

Um dos aspectos mais importantes e interessantes da plasticidade alcançada pelos peixes é o número diverso de estratégias reprodutivas utilizadas por diferentes grupos. Em um mesmo ambiente podemos, muitas vezes, encontrar padrões reprodutivos muito distintos entre os membros de uma comunidade íctica. Em alguns casos, espécies intimamente aparentadas exibem estratégias reprodutivas diferentes e, em outros, espécies filogeneticamente distantes convergem independentemente para o mesmo tipo de estratégia.

Outro ponto interessante relacionado à diversidade de peixes no Neotrópico refere-se aos diferentes tamanhos alcançados pelas diferentes espécies. Dentro de algumas famílias podemos encontrar espécies de diferentes tamanhos, variando de pouco mais de 1,5cm até mais de 1m. Espécies de tamanhos similares podem ser

encontradas em diferentes tipos de ambientes, explorando diferentes recursos alimentares e apresentando distintas características reprodutivas e de história de vida.

Embora alguns autores apontem para a influência do tamanho e das relações genealógicas nos aspectos reprodutivos das espécies de peixes, existem ainda poucos estudos a esse respeito. Neste trabalho, são avaliadas algumas das informações disponíveis na literatura acerca da reprodução de espécies da família Characidae, de Characiformes. As informações disponíveis são analisadas considerando as relações de tamanho corporal das espécies e são também interpretadas dentro de um contexto filogenético, procurando contribuir para a compreensão da evolução das diferentes estratégias reprodutivas encontradas entre as espécies da família.

Redução do tamanho corporal em Characidae

A ictiofauna Neotropical de águas doces, um dos componentes mais diversificados dentre os vertebrados do planeta, apresenta como grupos dominantes as ordens Siluriformes e Characiformes, representando, aproximadamente, 47 e 37% do total de espécies de águas doces descritas para o Neotrópico, respectivamente (Reis et al., 2003).

Segundo Castro (1999), cerca de 50% das espécies de Characiformes e Siluriformes neotropicais de água doce apresentam tamanho corporal reduzido. Diversos autores apontam que espécies de peixes de pequeno porte podem apresentar diversos caracteres redutivos como a diminuição no número de escamas, no número de ossos infra orbitais e no número de raios nas nadadeiras (Myers, 1958; Fink, 1981; Weitzman & Vari, 1988). Estas características redutivas podem estar associadas à pedomorfia, ou seja, a retenção de caracteres juvenis, larvais ou embrionários em um indivíduo adulto (Fink, 1981; 1982; Weitzman & Vari, 1988). Castro (1999) aponta que

a pedomorfose é uma condição gerada pela heterocronia, que consiste na alteração, geneticamente transmissível, do período de duração relativa dos eventos ao longo do desenvolvimento ontogenético do indivíduo. Segundo Gould (1977), uma das formas de heterocronia, a progênese, consiste na antecipação da maturação gonadal, truncando o processo ontogenético e produzindo um adulto que se assemelha em aspecto geral e dimensões ao estágio larval ou juvenil de seu ancestral filogenético. Castro (1999), referindo-se especificamente à ictiofauna de riachos sulamericanos, dominada principalmente por espécies de pequeno porte das ordens Siluriformes e Characiformes, discute que os ambientes de riachos exerceram uma série de pressões seletivas que favoreceram a redução no tamanho das espécies de peixes e que tal redução permite o melhor aproveitamento destes ambientes. O autor hipotetiza que eventos de heterocronia sejam os principais processos evolutivos responsáveis pela redução no tamanho desta fauna e que numerosos eventos vicariantes nestes ambientes, associados à baixa capacidade de deslocamento destes peixes, propiciaram eventos de especiação alopátrica responsáveis pela irradiação destas espécies em riachos.

Em relação à ordem Characiformes, as espécies de pequeno porte concentram-se na família Characidae, a mais numerosa da ordem. Malabarba & Weitzman (2003) propõem a monofilia de Characidae com base na presença de ganchos nas nadadeiras. Estes autores propõem ainda a formação de dois clados naturais dentro da família. O primeiro deles reúne as espécies que não apresentam o osso supraorbital e dentro deste grupo, há a formação do segundo clado, chamado de “clado A”, suportado pela presença de $ii+8$ raios na nadadeira dorsal e de quatro dentes na série interna da prémaxila.

Analisando as relações filogenéticas dos membros de Characidae (Malabarba & Weitzman, 2003) e as medidas de comprimento das espécies, disponíveis em Reis *et al.* (2003), pode-se observar o seguinte padrão:

Pouco mais de 18% das espécies mais basais da família alcançam até 120mm. Dentre as espécies mais derivadas, que não apresentam o osso supraorbital (excluindo-se as do “clado A”), mais de 82% atinge até 120mm no máximo e cerca de 17% ultrapassa este comprimento. Dentre as espécies pertencentes ao “clado A”, 99,5% não ultrapassa 120mm de comprimento máximo. Assim, pode-se perceber que, a exemplo de grande parte dos outros Characiformes (famílias Erythrinidae, Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, por exemplo), os grupos mais basais da família apresentam principalmente espécies de porte maior, como as dos gêneros *Salminus*, *Brycon* e *Triportheus* e as espécies de Serrasalminae. Em contrapartida, a grande maioria das espécies mais derivadas da família apresentam tamanho muito reduzido como as espécies de Cheirodontinae, Glandulocaudinae, Aphyocharacinae e diversos outros gêneros e espécies. Considerando-se apenas as espécies do “clado A”, como os membros de Glandulocaudinae e diversos outros gêneros, a redução de tamanho é ainda mais evidente.

Muitos destes grupos e espécies de pequeno porte podem ocupar ambientes de pequenos riachos e corredeiras mas muitos outros podem ser encontrados (algumas espécies exclusivamente) em áreas mais abertas de rios maiores, em remansos da calha principal, em praias de água doce e também em lagoas. A redução do tamanho pode, portanto, representar uma adaptação também em espécies de ambientes lênticos, com características físicas e ecológicas bem diferentes daquelas caracterizadas por Castro (1999) como típicas de ambientes de riachos segundo o conceito de continuidade de rios (Vannote *et al.*, 1980). Também a família Crenuchidae de Characiformes, a título de exemplo, apresenta espécies de pequeno porte, algumas ocorrendo em pequenos riachos correntosos e outras em ambientes mais abertos e lênticos, corroborando a idéia de que a redução de tamanho tenha surgido em diferentes linhagens e tenha um

significado adaptativo. Este quadro permite, assim, hipotetizar que, ao menos em Characidae, a evolução dos caracteres redutivos e de outras características relacionadas, bem como a especiação e irradiação de linhagens de pequeno porte, tenha surgido a partir de um ancestral comum às espécies mais derivadas dentro da família e não apenas às espécies confinadas em riachos. De fato, as características apresentadas pelos ambientes de pequenos riachos parecem mais propícias para eventos de vicariância e especiação mas somente o avanço dos estudos sobre as relações filogenéticas destas espécies e sobre a história geológica dos cursos d'água onde elas ocorrem pode permitir saber em que cenário teria surgido o ancestral comum das espécies de Characidae de pequeno porte.

Possíveis relações entre a redução de tamanho corporal e as características biológicas de peixes de pequeno porte

Uma vez assumido que a redução do tamanho do corpo é uma novidade evolutiva homóloga e compartilhada pela maioria dos grupos mais derivados de Characidae e que apresenta um significado adaptativo, pode-se perguntar: quais seriam as vantagens adaptativas da redução de tamanho nestes peixes e quais as implicações secundárias ou colaterais da aquisição deste carácter?

No trabalho de Castro (1999) são discutidos alguns padrões geralmente associados ao pequeno porte como o comportamento anti-predação, dado pela ocupação de ambientes pequenos e irregulares, inacessíveis aos peixes maiores. O autor também discute que a dieta da maioria das espécies de pequeno porte, sobretudo as que ocorrem em riachos, é baseada em insetos aquáticos e terrestres de pequeno porte. Moyle & Cech (1996) também apontam que o pequeno porte é ideal para uma alimentação baseada primariamente em pequenos artrópodes aquáticos e terrestres. Em relação aos

caracídeos de pequeno porte, diversos estudos mostram que as diferentes espécies podem se alimentar de itens de diferentes origens. A predominância de artrópodes alóctones na dieta pode ocorrer tanto em espécies de riachos correntosos, estreitos e cobertos por mata (Lampert *et al.*, 2003; Dufech *et al.*, 2003, como exemplos) quanto em espécies de outros ambientes mais abertos (Graciolli *et al.*, 2003, como exemplo). Por outro lado, nos dois tipos de ambiente, algumas espécies podem apresentar dieta baseada em outros itens como matéria vegetal superior, algas e sedimento, além de artrópodes aquáticos como microcrustáceos e larvas aquáticas de insetos (Graciolli *et al.*, 2003; T. S. Dias, comunicação pessoal, como exemplos).

Outro ponto levantado por Castro (1999) e Moyle & Cech (1996) é que quando a espécie é de pequeno porte, ela atinge a maturidade sexual rapidamente. Castro (1999) aponta ainda que as condições ambientais variáveis e efêmeras como as de riachos tendem a favorecer, embora não exclusivamente, o sucesso adaptativo das espécies r-estrategistas, oportunistas caracterizados idealmente pelo pequeno porte, período de vida curto, taxa de crescimento elevada, primeira maturação sexual precoce, mortalidade natural e fecundidade elevadas e capacidade de ocupar e explorar rapidamente novos ambientes ou reocupar ambientes cujas populações de peixes foram eliminadas ou reduzidas pelas flutuações abióticas ambientais regulares ou aleatórias. Embora alguns estudos possam corroborar a existência deste padrão, a grande diversidade de estratégias reprodutivas adotadas por diferentes espécies de Characidae e de peixes em geral mostra que podem haver outros padrões mais complexos e ainda não explorados. É indiscutível, porém, que em qualquer ambiente, espécies de tamanho menor podem ocupar nichos não disponíveis para aquelas de maior tamanho e que, em determinado momento da história evolutiva, a redução de tamanho pode ter representado uma solução adaptativa para algumas espécies.

Biologia reprodutiva de caracídeos de pequeno porte

Nos últimos anos, diversos estudos sobre reprodução de caracídeos de pequeno porte vêm sendo realizados em diferentes drenagens do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Gelain *et al.*, 1999; Azevedo, 2000; Azevedo *et al.*, 2000; Oliveira, 2003; Oliveira, *et al.*, 2002; Lampert, 2003; Gonçalves, in prep.; Machado, in prep.; Azevedo, in prep.). Além destes, os resultados sintetizados por Vazzoler & Menezes (1992) e Vazzoler (1996) e os apresentados por Kramer (1978), Winemiller (1989) e Meni & Almirón (1994) fornecem um conjunto de dados de reprodução para um grande número de espécies de Characidae, muitas de pequeno porte, em diferentes tipos de ambiente. Apesar da ausência de informações a respeito de muitas espécies, estes dados permitem inferir, mesmo que de modo genérico, sobre a evolução das características reprodutivas de Characidae, sobre os aspectos filogenéticos envolvidos e sobre a relação destas características com a redução do tamanho corporal.

Vazzoler & Menezes (1992) analisaram os dados de reprodução de espécies de Characiformes sulamericanos disponíveis na literatura da época. Neste trabalho, as táticas reprodutivas avaliadas foram período de desova, fecundidade, tipo de desova e comprimento de primeira maturação gonadal. Os autores separaram as espécies segundo as grandes bacias onde as mesmas foram estudadas e também segundo as respectivas estratégias reprodutivas: (a) de fecundação externa, grandes migradoras e sem cuidado com a prole; (b) de fecundação externa, não migradoras e sem cuidado com a prole; (c) fecundação externa, não migradoras e com cuidado com a prole. Os principais padrões reprodutivos encontrados pelos autores em relação aos dados avaliados foram os seguintes:

1) Na bacia amazônica, onde a oscilação da temperatura é reduzida, o nível fluviométrico, de forma direta ou indireta, parece ser o fator preponderante na delimitação do período de reprodução, que estende-se de novembro (início da enchente) a março (época de cheia); a época de cheia, que se estende até maio, garante as condições de abrigo e alimentação para o desenvolvimento das larvas.

2) Na bacia do rio Paraná a reprodução inicia-se em outubro, quando a temperatura, que varia consideravelmente (20-30°C), começa a subir, atingindo valores elevados (29°C) em novembro; nesta época inicia-se a enchente, sendo que a maior frequência (86,6-89,7%) de espécies em reprodução ocorre em dezembro-janeiro, quando a temperatura elevada associa-se ao nível fluviométrico alto, que se mantém até março, garantindo condições favoráveis ao desenvolvimento das larvas.

3) As espécies da bacia amazônica iniciam a primeira maturação com comprimentos maiores (80-120mm) que aquelas do rio Paraná (0-40mm).

4) Na bacia amazônica o predomínio de espécies sem cuidado com a prole (97,3%) e migradoras (62,2%) é maior do que no alto rio Paraná, onde estas frequências alcançam, respectivamente, 82,8% e 20,7%. No alto rio Paraná, as espécies que cuidam da prole (17,2%) predominam em relação à bacia amazônica (2,7%).

5) Em relação à fecundidade, generalizações devem ser vistas com reserva mas as informações disponíveis sugerem que as espécies que realizam extensas migrações reprodutivas e apresentam desova total, possuem fecundidade elevada, de algumas centenas de milhares de ovócitos (*Brycon cephalus*, *Leporinus elongatus*, *Prochilodus scrofa*, *Salminus maxillosus*); as não migradoras e sem cuidado com a prole apresentam fecundidades intermediárias (*Astyanax fasciatus*, *Parodon tortuosus*) e as com cuidado com a prole, fecundidades reduzidas (*Hoplias malabaricus*).

A influência da filogenia e do tamanho corporal nas estratégias reprodutivas das diferentes espécies não foi alvo da discussão dos autores. Analisando os dados, porém, pode-se observar que todas as espécies de Characidae avaliadas, independentemente do tamanho, estratégia reprodutiva e local, apresentaram reprodução sazonal situada nos meses próximos à primavera e verão mas houve variação quanto a duração do período reprodutivo.

Dentre os caracídeos de grande porte, a reprodução pode durar cerca de dois meses como nas quatro espécies avaliadas do gênero *Brycon*. A reprodução de *Mylossoma aureum* também durou dois meses mas a de *M. duriventris* durou de cinco a seis meses. A reprodução de *Myleus pacu* durou cinco meses. A reprodução de *Triportheus albus* durou um mês apenas mas a de *T. angulatus* e *T. elongatus* durou cerca de cinco meses. As quatro espécies de *Serrasalmus* avaliadas apresentaram período reprodutivo longo, durando entre seis e oito meses. A reprodução de *Piaractus mesopotamicus* durou cerca de três meses. Dentre as espécies de *Salminus* estudadas, *S. hilarii* reproduziu-se por cerca de dois meses enquanto *S. maxillosus* e *S. brevidens* reproduziram-se por quatro meses.

Dentre as espécies de porte pequeno, as do gênero *Astyanax* reproduziram-se entre seis e sete meses. A reprodução de *Aphyocharax difficilis* e a de *Cheirodon* (= *Serrapinnus*) *piaba* durou cerca de quatro meses; a de *Bryconamericus stramineus* cinco meses e a de *Moenkhausia intermedia* oito meses.

Dentre as espécies e gêneros de maior porte citados acima, além de *Colossoma macropomum*, observaram-se valores de fecundidade absoluta alta, variando, aproximadamente, entre 1,8 mil e 500 mil ovócitos. Apenas *Salminus brevidens* e *Triportheus angulatus* constituíram exceções, apresentando fecundidade de 100 e 400 ovócitos, respectivamente. Poucas espécies de Characidae de pequeno porte foram

contempladas neste estudo. A fecundidade absoluta das espécies do gênero *Astyanax* variou entre aproximadamente 300 e 10 mil ovócitos. A fecundidade absoluta das menores espécies de caracídeos, como *Cheirodon* (= *Serrapinnus*) *piaba* e *C. interruptus* foi de aproximadamente 500 e 400 ovócitos, respectivamente.

No trabalho de Winemiller (1989) estão disponíveis dados sobre história de vida e reprodução de cerca de 72 espécies de peixes de água doce de diferentes drenagens na Venezuela, sendo 24 espécies de Characidae. A maioria dos caracídeos apresentou estratégia reprodutiva sazonal com o período reprodutivo durando de um a três meses para as espécies de grande porte e de um a seis meses para as de porte menor. Três espécies de pequeno porte, *Bryconamericus beta*, *Corynopoma riisei* e *Roeboides dayi*, apresentaram estratégia reprodutiva oportunista e o período reprodutivo durou, respectivamente, doze, dez e entre sete e doze meses. Outras três espécies de pequeno porte, *Creagrutus* sp., *Gephyrocharax valenciae* e *Hemigrammus* sp. apresentaram estratégia reprodutiva com características sazonais e oportunistas e o período reprodutivo durou, respectivamente, seis, cinco e de sete a oito meses. Pela definição proposta por Winemiller (1989), a estratégia sazonal é caracterizada por uma reprodução cíclica, freqüentemente anual, tempo de geração relativamente longo, normalmente coincidindo com o ciclo reprodutivo, grandes desovas e pequeno investimento por prole. A estratégia oportunista apresenta como características o curto tempo de geração, a baixa fecundidade e o mínimo investimento por prole. Segundo o autor, esta estratégia foi associada com espécies de pequeno tamanho que permanecem com reprodução ativa a despeito da aparente taxa alta de mortalidade de jovens e adultos durante as condições desfavoráveis e de intensa predação da estação seca. Tanto a estratégia oportunista quanto a sazonal compartilhariam muitas das características típicas de um r-estrategista, dentro do conceito de Pianka (1970).

Em relação à fecundidade absoluta, as espécies de comprimento maior, como *Pygocentrus notatus* (248mm de comprimento padrão máximo), *Serrasalmus irritans* (147mm), *S. mediani* (140mm), *S. rhombeus* (195mm) e *Triportheus* sp. (120mm) apresentaram entre 3048 e 4303 ovócitos. A espécie *Brycon whitei* (313mm) apresentou 171545 ovócitos. Algumas espécies menores, medindo aproximadamente entre 60 e 100mm de comprimento padrão máximo, apresentaram valores de fecundidade absoluta relativamente altos como *Astyanax integer* (8400 ovócitos), *A. bimaculatus* (4287 ovócitos), *A. metae* (9528 ovócitos), *Markiana geayi* (3398 ovócitos) e *Tetragonopterus argenteus* (3398 ovócitos). Outras espécies desta mesma faixa de comprimento apresentaram fecundidade absoluta baixa como *A. superbus* (800 ovócitos), *Charax gibbosus* (280 ovócitos) e *Roeboides dayi* (280 ovócitos). Algumas espécies de comprimento mais baixo, entre 28 e 44mm de comprimento padrão máximo, apresentaram fecundidade absoluta baixa como *Aphyocharax alburnus* (617), *Bryconamericus beta* (796) *B. deuterodonoides* (243), *Corynopoma riisei*, (243), *Creagrutus* sp. (94), *Ctenobrycon spilurus* (755), *Gephyrocharax valenciae* (734) e *Hemigrammus* sp. (282) mas outras apresentaram fecundidade absoluta mais elevada como *Cheirodontops geayi* (1108) e *Odontostilbe pulcher* (1108).

Kramer (1978) estudou aspectos da reprodução de seis espécies de Characidae do Panamá, discutindo a influência da sazonalidade no tempo e duração do período reprodutivo e desova. As duas espécies maiores, *Brycon petrosus* (156mm de comprimento padrão máximo) e *Piabucina panamensis* (141mm), além de *Bryconamericus emperador* (76mm) e *Hyphessobrycon panamensis* (41mm), de porte menor, apresentaram períodos reprodutivos sazonais, aparentemente relacionados aos períodos de chuva e seca. Duas das espécies de tamanho relativamente pequeno, *Roeboides guatemalensis* (82mm), e *Gephyrocharax atricaudata* (53mm) apresentaram

indivíduos maduros em todos os meses. Para *R. guatemalensis*, a frequência de indivíduos maduros foi pequena e o número e a distribuição das frequências de tamanho dos ovócitos nos ovários sugeriram um período reprodutivo longo e não sincronizado. Para *G. atricaudata*, os indivíduos maduros constituíram a maior parte da população adulta em quase todo o período e a considerável variação no número e na distribuição das frequências de tamanho dos ovócitos nos ovários sugeriram uma estação reprodutiva individual longa e não sincronizada dentro da população. O autor discute que a duração da estação reprodutiva varia desde períodos extremamente curtos, como em *B. emperador* e *P. panamensis*, onde a maioria da população desovou em um ou dois dias por ano, até estações reprodutivas moderadamente longas, dois meses em *B. petrosus* e quatro em *H. panamensis*, além de reprodução ou desova contínua em *R. guatemalensis* e *G. atricaudata*. Kramer (1978) formula cinco hipóteses para explicar quais fatores determinam o tempo e a duração do período reprodutivo, a saber:

1) A sazonalidade reprodutiva é controlada pela disponibilidade de alimento para jovens ou adultos.

2) A sazonalidade reprodutiva é controlada por competição interespecífica por alimento entre jovens.

3) A sazonalidade reprodutiva é controlada por competição por locais de reprodução.

4) A sazonalidade reprodutiva é um mecanismo de isolamento reprodutivo.

5) A sazonalidade reprodutiva não está relacionada a condições locais mas à evolução das especializações reprodutivas primitivas anteriores e as quais comprometem uma espécie a desovar sob condições particulares.

Especificamente a esta última hipótese, o autor discute que a sazonalidade da reprodução pode ser um carácter com forte inércia filogenética. Além disso, o autor

aponta que o tamanho do corpo pode ser outro fator envolvido. Segundo ele, há uma tendência de que espécies menores tenham estações reprodutivas longas, o que também é reportado para espécies africanas do gênero *Barbus* (Loiselle & Welcomme, 1971). Espécies menores, as quais não reduziram proporcionalmente o tamanho dos ovócitos, podem ter a fecundidade reduzida, sendo menos hábeis para produzir múltiplas desovas dentro de uma estação. Kramer (1978) fornece ainda dados sobre o diâmetro dos ovócitos maduros das espécies estudadas.

Menni & Almirón (1994) analisaram a sazonalidade reprodutiva de quatorze espécies de peixes na Argentina, sendo que oito destas pertencem a família Characidae. Os autores identificaram três conjuntos distintos de espécies baseados na duração da desova, ou, mais precisamente, de acordo com a ocorrência de espécimes em desova:

1) Espécies que desovam ao longo do ano ou na maior parte dele, incluindo três espécies de Characidae de pequeno porte, *Astyanax eigenmanniorum* (66,3mm de comprimento padrão máximo), *Cheirodon interruptus* (61,4mm) e *Pseudocorynopoma doriae* (68,9mm), e uma de porte maior, *Oligosarcus jenynsii* (149,2mm).

2) Espécies que não desovam no inverno, evitando temperaturas inferiores à 20°C, incluindo dois caracídeos de porte pequeno, *Diapoma terofali* (67,5mm) e *Astyanax fasciatus* (85mm), e uma de porte maior, *Charax stenopterus* (103,2mm).

3) Espécies com curtos períodos de desova, restrito ao último mês de inverno e à primavera. Este grupo desova no período em que a temperatura varia do valor mínimo ao valor máximo. Os autores incluíram *Hyphessobrycon meridionalis*, um caracídeo de pequeno porte (56mm), neste grupo mas ponderam que as amostragens desta espécie foram irregulares.

Os trabalhos realizados com reprodução de caracídeos de pequeno porte no sul do Brasil também mostram, em conjunto, alguns padrões reprodutivos.

Dentre as espécies de pequeno porte mais basais dentro de Characidae, segundo a filogenia proposta por Malabarba & Weitzman (2003), aquelas com fecundação externa, como *Aphyocharax anisitsi* (32,31mm de comprimento padrão máximo, Gonçalves, in prep.) e as espécies de Cheirodontinae *Serrapinnus calliurus* (46mm, Gelain *et al.*, 1999) e *Cheirodon ibicuihensis* (44,6mm, Oliveira *et al.*, 2002) apresentaram, à exemplo da maioria dos Characiformes, reprodução sazonal, nos meses próximos à primavera e o verão, com duração aproximada entre quatro e seis meses e relacionada ao aumento da temperatura e do fotoperíodo. Outro Cheirodontinae, *Odontostilbe pequirá* (44,97mm, Oliveira, 2003) apresentou dois períodos reprodutivos, um entre setembro e outubro e outro entre janeiro e fevereiro, portanto, também durante os meses de primavera e verão e com duração de quatro meses. A espécie de Cheirodontinae com inseminação, *Macropsobrycon uruguayanae* (34,04mm, Azevedo, in prep.), não apresentou período reprodutivo sazonalmente definido e a reprodução pode ocorrer ao longo da maioria dos meses do ano.

O “clado A” proposto por Malabarba e Weitzman (2003), é formado por diversos gêneros e espécies de pequeno porte, incluindo a subfamília Glandulocaudinae, a qual reúne cerca de 50 espécies, todas com inseminação. Dentro deste clado, as espécies com fecundação externa, *Bryconamericus iheringii* (54,58mm) e *B. stramineus* (66,3mm), apresentaram também reprodução sazonal, respectivamente entre setembro e janeiro e entre outubro e fevereiro, também durante a primavera e o verão e com duração de cinco meses (Lampert, 2003). Dentre as espécies de Glandulocaudinae, aquelas mais basais da subfamília, como *Diapoma speculiferum* (48,7mm, Azevedo *et al.*, 2000) e *D. terofali* (52,6mm, Azevedo in prep.), apresentam reprodução sazonal, situada nos meses de primavera e verão, com duração de cerca de quatro meses. Dentre as espécies mais derivadas de Glandulocaudinae, *Pseudocorynopoma doriae* (64mm, F.

Melo, comunicação pessoal; Machado, in prep.) pode apresentar indivíduos maduros em vários meses durante o ano, mas a espécie se reproduziu aparentemente nos meses mais frios. Situação semelhante ocorreu com *Mimagoniates microlepis* (40,2mm, Azevedo *et al.*, 2000), que apresentou reprodução sazonal no período mais frio, entre o final do outono e o inverno, durando cerca de quatro meses. Por outro lado *M. rheocharis* (54,85mm, Azevedo, 2000) apresentou indivíduos maduros em quase todos os meses do ano, não mostrando sazonalidade definida e sugerindo que a população apresenta reprodução contínua.

Também são informativos os resultados obtidos para duas espécies de Cheirodontinae do nordeste brasileiro. Silvano *et al.* (2003), estudando uma população de *Serrapinnus piaba* (30,18mm), uma espécie de fecundação externa, do rio Ceará Mirim, estado do Rio Grande do Norte, observou que o período reprodutivo das fêmeas da espécie ocorreu aproximadamente entre janeiro e abril, cerca de quatro meses, mas os machos não apresentaram um período reprodutivo definido, podendo haver machos maduros durante o ano todo. A reprodução de *Compsura heterura* (34,14mm) deste mesmo rio ocorreu, segundo Oliveira (2003), de janeiro à abril, durando quatro meses, sendo determinada pela elevação da pluviosidade e temperatura.

Os trabalhos citados acima fornecem também dados de fecundidade absoluta e relativa. A fecundidade relativa é dada pelo número total de ovócitos por miligrama do peso da fêmea e é uma informação de extrema relevância quando se pretende fazer comparações da fecundidade entre espécies, oferecendo também uma estimativa do esforço energético empregado na produção de ovócitos. Azevedo *et al.* (2000) observou que as fecundidades relativas das espécies inseminadas de Glandulocaudinae, *D. speculiferum* (0,4101 ovócitos por mg) e *P. doriae* (0,3412), foram menores do que as das espécies de Cheirodontinae com fecundação externa, *S. calliurus* (0,631) e *C.*

ibicuiensis. Além disso, a fecundidade relativa de *P. doriae* foi ainda menor do que a de *D. speculiferum*. Mais tarde, Azevedo (2000) mostrou que *M. microlepis* e *M. rheocharis* apresentavam algumas das menores médias de fecundidade relativa (respectivamente 0,27 e 0,356) dentre os Glandulocaudinae estudados, hipotetizando que espécies mais derivadas da subfamília ou com maior número de adaptações morfológicas à inseminação poderiam obter maior sucesso na fertilização dos ovócitos e por isso, empregar menor esforço na produção de ovócitos. Posteriormente, Lampert (2003) observou que espécies de fecundação externa de *Bryconamericus* (um dos gêneros aparentado à Glandulocaudinae) apresentaram valores de fecundidade relativa baixos (em torno de 0,35), próximos àqueles apresentados por glandulocaudíneos. Assim, o baixo esforço energético na produção de ovócitos pode não ser exclusividade de Glandulocaudinae ou de espécies inseminadas.

A fecundidade relativa de outras espécies de Cheirodontinae como *Odontostilbe pequirá* (0,71; Oliveira, 2003), *S. piaba* (0,74; Silvano, *et al.*, 2003), ambas de fecundação externa, além de *C. heterura* (0,71; Oliveira, 2003) e *M. uruguayanae* (0,539; M. Azevedo, in prep. a), ambas com inseminação, também mostrou valores elevados em relação às espécies de Glandulocaudinae e de *Bryconamericus*. Gonçalves (in prep.) também considerou que, apesar do tamanho reduzido da espécie, a fecundidade relativa de *A. anisitsi*, foi alta quando comparada com a de outros caracídeos de pequeno porte.

Com base nos dados aqui coligidos e reproduzidos na Tabela 1 é possível detectar alguns padrões gerais na reprodução de Characidae. A figura 1 mostra que mais de 90% das espécies basais avaliadas da família apresentam reprodução sazonal. Para as demais, não existe informação à este respeito. A mesma figura mostra que, entre as espécies derivadas, pouco mais de 80% apresentam reprodução sazonal e cerca de 18%

mostram alguma variação neste padrão. Mais de 50% das espécies basais têm reprodução restrita a um, dois ou três meses, em torno de 30% se reproduzem entre quatro e seis meses e somente cerca de 7,6% das espécies prolongam a reprodução para sete ou oito meses. Entre as espécies derivadas, por outro lado, somente pouco mais de 15% restringem a reprodução a três meses no máximo, mais de 50% se reproduzem entre quatro e seis meses e mais de 20% prolongam o período reprodutivo além de seis meses, sendo que quase 13% pode utilizar de 10 a 12 meses para a reprodução (**Fig. 2**). A reprodução de cerca de 70% das espécies basais ocorre em um período situado entre os meses de setembro e abril e somente 7,6% delas podem reproduzir-se também em outros meses. Para as espécies derivadas existe maior equilíbrio entre as proporções, cerca de 36% se reproduzem em um período situado em setembro e abril e 33,3% podem utilizar outros meses para reprodução (**Fig. 3**).

A fecundidade absoluta de espécies basais varia entre 100 e 500.000 ovócitos e a das espécies derivadas entre 94 e 10.000 ovócitos. Cerca de 27% das espécies basais produzem acima de 5.000 ovócitos, 19,2% produzem entre 2.500 e 5.000 ovócitos e somente duas espécies (*S. brevidens* e *T. angulatus*), representando 7,69%, produziram um número de ovócitos mais baixo (entre 100 e 400). Entre as espécies derivadas, somente 10,5% produz acima de 5.000 ovócitos e a mesma porcentagem produz de mais de 1.000 a 5.000 ovócitos. Cerca de 21% destas espécies produzem de mais de 500 a 1.000 ovócitos e mais de 36%, de 90 a 500 ovócitos (**Fig. 4**).

Das espécies basais que produzem um número extremamente elevado de ovócitos (acima de 5.000), mais de 57% não apresentam cuidado parental e mais de 42% é migradora (**Fig. 5**).

Dentre as espécies derivadas que produzem até 500 ovócitos, 50% são inseminadas e dentre as que produzem até 1.000 ovócitos, mais de 43% apresenta

desova parcelada ou a população apresenta mais de um turno reprodutivo durante a estação reprodutiva (**Fig. 6**).

A figura 7A mostra que as quatro espécies derivadas que produzem mais ovócitos (entre 3.000 e 9.500, aproximadamente) tem maior comprimento padrão, acima de 80mm. As demais espécies, que produzem, no máximo, pouco mais de 1.000 ovócitos, apresentam entre 28mm e 68,9mm. A partir de 80mm, parece haver uma tendência de aumento proporcional da fecundidade absoluta com o aumento do tamanho, exceção de *B. emperador*, que possui 101mm e produz apenas 100 ovócitos. Por outro lado, quando se analisam os dados de fecundidade relativa juntamente com os de comprimento padrão (**Fig. 7B**), observa-se que há uma tendência à diminuição da produção no número relativo de ovócitos à medida que as espécies aumentam de tamanho. Estes dados mostram, portanto, que embora espécies maiores possam aumentar o número absoluto de ovócitos produzidos, este aumento não é proporcional ao aumento do tamanho, sugerindo também que as espécies menores empregam um esforço energético muito maior na produção de ovócitos.

Dentre as espécies aqui avaliadas, a medida do diâmetro dos ovócitos maduros é conhecida apenas para quinze delas. Para estas, a figura 8 mostra que há uma tendência à que o diâmetro dos ovócitos aumente com o aumento do tamanho da espécie. Para uma delas, *B. emperador*, o diâmetro dos ovócitos parece aumentar em maior proporção em relação ao tamanho. Este caso particular sugere que esta espécie compensa a baixa produção de ovócitos (como discutido acima) com o aumento no diâmetro destes. São necessários estudos envolvendo maior número de espécies, afim de verificar as relações entre o diâmetro dos ovócitos e o tamanho corporal.

Mesmo que alguns resultados possam sofrer a influência das diferentes metodologias empregadas e mesmo de erros de interpretação dos dados e identificação

de espécies, ainda assim, a partir destas informações, é possível formular as seguintes hipóteses sobre as características reprodutivas de Characidae de pequeno porte:

1) As espécies mais basais de Characidae, assim como a maioria das espécies de outras famílias de Characiformes, apresentam comprimentos do corpo maior do que o da maioria das espécies mais derivadas da família.

2) A maioria das espécies de caracídeos basais e de grande porte apresenta um padrão geral de reprodução caracterizado por um período reprodutivo sazonal e curto, com duração de um a três meses, podendo chegar a seis meses em algumas espécies, raramente ultrapassando este período. A reprodução situa-se normalmente no intervalo entre os meses de setembro e abril. A desova é normalmente total, a fecundidade é extremamente elevada e muitas espécies apresentam migração reprodutiva. Muitas espécies que tem a fecundidade menos elevada apresentam cuidado parental, o que oferece maiores chances de sobrevivência dos ovos e alevinos.

3) A diminuição do tamanho corporal é uma sinapomorfia de grupos mais derivados de Characidae, podendo ter surgido independentemente em outras linhagens de Characiformes e de peixes em geral. Esta redução possivelmente representa uma vantagem adaptativa em diversos aspectos associados à ocupação de novos ambientes e nichos mas pode, por outro lado, exigir respostas evolutivas a novos problemas biológicos decorrentes.

4) Em termos de reprodução, a consequência mais direta da redução do tamanho é a tendência à que espécies de menor porte reduzam também o número absoluto de ovócitos produzidos, mesmo que algumas delas possam reduzir o tamanho dos ovócitos.

5) Muitas espécies derivadas de Characidae e de pequeno porte mantêm algumas ou a maioria das características do padrão geral de reprodução dos caracídeos mais basais, como o período reprodutivo sazonal e situado entre os meses de setembro a abril,

a fecundidade relativamente alta e a desova total, mas muitas delas, sobretudo as mais derivadas, exibem diferentes modificações neste padrão, como o prolongamento do período reprodutivo ou a reprodução em meses mais frios, a redução da fecundidade e a desova parcelada, possivelmente como resposta à diminuição de tamanho e conseqüente diminuição da fecundidade absoluta.

6) A diminuição do tamanho dos ovócitos maduros para aumentar a fecundidade ou o aumento destes ovócitos para aumentar as chances de sobrevivência dos alevinos; a desova parcelada como alternativa para produzir diversos lotes de ovócitos em uma estação reprodutiva; o prolongamento do período reprodutivo, a presença de mais de uma coorte reprodutiva no ano ou a reprodução contínua, permitindo que os indivíduos se reproduzam mais de uma vez no ano; as altas taxas de crescimento e rápido recrutamento de jovens, aumentando rapidamente a população sexualmente ativa e a inseminação dos ovários, incluindo todas as adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais conhecidas para espécies inseminadas, são todos exemplos de modificações no padrão geral de reprodução de Characiformes, possivelmente em resposta às pressões ambientais relacionadas à redução de tamanho corporal e de fecundidade. Pressões seletivas semelhantes podem levar ao surgimento independente destas adaptações em diferentes linhagens de caracídeos de pequeno porte e em diferentes momentos da história evolutiva.

Além disso, algumas tendências podem ser observadas em relação aos grupos mais derivados de Characidae e, em especial às espécies inseminadas.

As espécies pertencentes ao “clado A” mostram valores de fecundidade relativa mais baixos do que as demais espécies de Characidae. Dentre as espécies de glandulocaudinae, aquelas que são mais derivadas ou que apresentam modificações morfológicas relacionadas à inseminação mais acentuadas, como *P. doriae*, *M.*

rheocharis e *M. microlepis*, apresentam a fecundidade relativa menor do que as espécies mais basais da subfamília, como *D. speculiferum* e *D. terofali*. A redução da fecundidade relativa, apesar de estar relacionada à diminuição do tamanho corporal, pode estar relacionada também à presença e à eficiência do processo de inseminação, embora possa ter surgido em diferentes linhagens dentro da família.

A capacidade de reproduzir na maior parte do ano ou fora do período de primavera e verão também pode estar presente em espécies mais derivadas de Glandulocaudinae e representar uma adaptação relacionada à eficiência da inseminação. Esta característica também pode ter surgido independentemente em outras linhagens, como em *M. uruguayanae*.

Espécies de grande porte apresentam ovócitos com diâmetro maior do que as de menor porte. Dentre as espécies menores, entretanto, o diâmetro dos ovócitos varia muito pouco. A espécie de Glandulocaudinae *D. terofali* apresenta inseminação e fecundidade absoluta baixa mas o diâmetro dos ovócitos é muito semelhante ao das demais espécies de pequeno porte sem inseminação e com fecundidade mais elevada. O queirodontíneo inseminado *M. uruguayanae*, entretanto, diminui o diâmetro dos ovócitos, apresentando fecundidade relativa mais elevada. Assim, a diminuição do tamanho dos ovócitos é, até o momento, uma característica exclusiva de *M. uruguayanae* e talvez não esteja presente nas espécies inseminadas de Glandulocaudinae, sugerindo que as características reprodutivas dos dois grupos tenham evoluído em diferentes cenários, sob diferentes pressões seletivas e corroborando as hipóteses que apontam que a inseminação tenha origens independentes nos dois grupos.

Na maioria das espécies de Characidae, as fêmeas alcançam tamanhos maiores do que os machos, possivelmente devido ao grande investimento energético exigido destas fêmeas na reprodução - sobretudo na produção de ovócitos. Entretanto, em

muitas espécies de Glandulocaudinae, os maiores comprimentos registrados referem-se a machos. Esta característica pode estar relacionada ao fato de que algumas das características reprodutivas presentes nestas espécies inseminadas, como a diminuição da fecundidade, as adaptações descritas nos testículos e espermatozóides, o desenvolvimento de diversos tecidos glandulares nos machos, possivelmente associados à inseminação e o comportamento de corte e acasalamento, podem representar um maior investimento energético dos machos na reprodução. Nas espécies inseminadas de Cheirodontinae, *C. heterura* e *M. uruguayanae*, esta relação de tamanho entre os sexos não é encontrada, ou seja, as fêmeas atingem maiores comprimentos que os machos, o que também pode corroborar que a origem e o significado evolutivo da inseminação seja distinto em Glandulocaudinae e Cheirodontinae.

Embora as informações contidas na literatura e compiladas neste trabalho representem um considerável avanço no que diz respeito ao estudo das estratégias reprodutivas de espécies de Characidae, os dados disponíveis referem-se ainda à um número restrito de espécies, de modo que são necessários estudos complementares, envolvendo maior número de espécies e abordando o maior número de aspectos reprodutivos para testar as hipóteses e as tendências aqui mostradas. Os padrões reprodutivos relacionados ao tamanho corporal e à filogenia dos grupos e espécies da família não representam necessariamente caracteres que possam ser utilizados em matrizes cladísticas mas mostram que este tipo de informação é potencialmente informativa em termos de sistemática e pode refletir, em algum nível, as relações de parentesco destes grupos.

LITERATURA CITADA

- Azevedo, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes. Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 84p.
- Azevedo, M. A., L. R. Malabarba & C. B. Fialho. 2000. Reproductive biology of the inseminated Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Actinopterygii: Characidae). *Copeia*, 2000(4):983-989.
- Castro, R. M. C. 1999. Evolução da ictiofauna de riachos sul-americanos: padrões gerais e possíveis processos causais. pp. 139-155. In: Caramaschi, E. P.; R. Mazzoni, & P.R. Peres-Neto (eds). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VI. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Dufech, A. P. S., M. A. Azevedo, & C. B. Fialho, 2003. Comparative dietary analysis of two populations of *Mimagoniates rheocharis* (Characidae: Glandulocaudinae) from two streams of Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1):67-74.
- Fink, W. L. 1981. Ontogeny and Phylogeny of tooth attachment modes in Actinopterygian fishes. *Journal of Morphology*, 167:167-184.
- Fink, W. L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 8(3):254-264.
- Gelain, D., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 1999. Biologia reprodutiva de *Serrapinus calliurus* (Characidae, Cheirodontinae) do arroio Ribeiro, Barra do Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 12: 71-82.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, 501 pp.

- Gracioli, G., M. A. Azevedo, & F. A. G. Melo. 2003. Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2):95-103.
- Groombridge, B. 1992. *Global Biodiversity. Status of the Earth's living resources.* World Conservation Monitoring Center. Chapman and Hall: London. 585 p.
- Kramer D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5): 976-985.
- Lampert, V. R. 2003. *Biologia reprodutiva de duas espécies do gênero Bryconamericus (Characidae: Tetragonopterinae) dos sistemas dos rios Jacuí e Uruguai, RS.* Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 73p.
- Lampert, V. R., M. A. Azevedo, & C. B. Fialho. 2003. Hábito alimentar de *Mimagoniates microlepis* Steindachner, 1876 (Characidae: Glandulocaudinae) do canal de ligação entre as lagoas Emboaba e Emboabinha, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1):3-16.
- Loiselle P. V. & R. L. Welcomme. 1971 .Two new species of *Barbus* (Pisces: Cyprinidae) from Southeastern Dahomey. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, 83:1-15.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six new species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 16(1):67-151.

- Menni, R. C. & A. E. Almirón. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. *Neotrópica*, 40(103-104): 75-85.
- Moyle, P. B. & J. J. Cech Jr. 1996. *Fishes: an introduction to ichthyology*. 3rd ed., Prentice-Hall, New Jersey, 590 pp.
- Myers, G. S. 1958. Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 7(3):27-30.
- Oliveira, C. L. C. 2003. Análise comparada de caracteres reprodutivos e da glândula branquial de duas espécies de Cheirodontinae (Teleostei: Characidae) Dissertação de Mestrado não publicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 80p.
- Oliveira, C. L. C., C. B. Fialho & L. R. Malabarba. 2002. Período reprodutivo, desova e fecundidade de *Cheirodon ibicuiensis* Eigenmann, 1915 (Ostariophysi: Characidae) do arroio Ribeiro, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia* 15 (1): 3-14.
- Pianka, E. R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist*, 100:592-597.
- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre. EDIPUCRS. 742p.
- Silvano, J., C. L. C. Oliveira, C. B. Fialho & H. C. B. Gurgel. 2003. Reproductive period and fecundity of *Serrapinnus piaba* (Characidae: Cheirodontinae). From the rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1):61-66.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37:130-137.

- Vari, R. P. & L. R. Malabarba. 1998. Neotropical Ichthyology: An Overview. In: Malabarba, L. R.; R. E. Reis; R. P. Vari; Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Vazzoler, A. E. A. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM, São Paulo: SBI. 169 p.
- Vazzoler, A. E. A. de M. & N. A. Menezes. 1992. Síntese dos conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). Revista Brasileira de Biologia, 52(4):627-640.
- Weitzman S. H. & R. P. Vari. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. Proceedings of the Biological Society of Washington, 101(2):444-465.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American South American fishes in seasonal environments. Oecologia, 81:225-241.

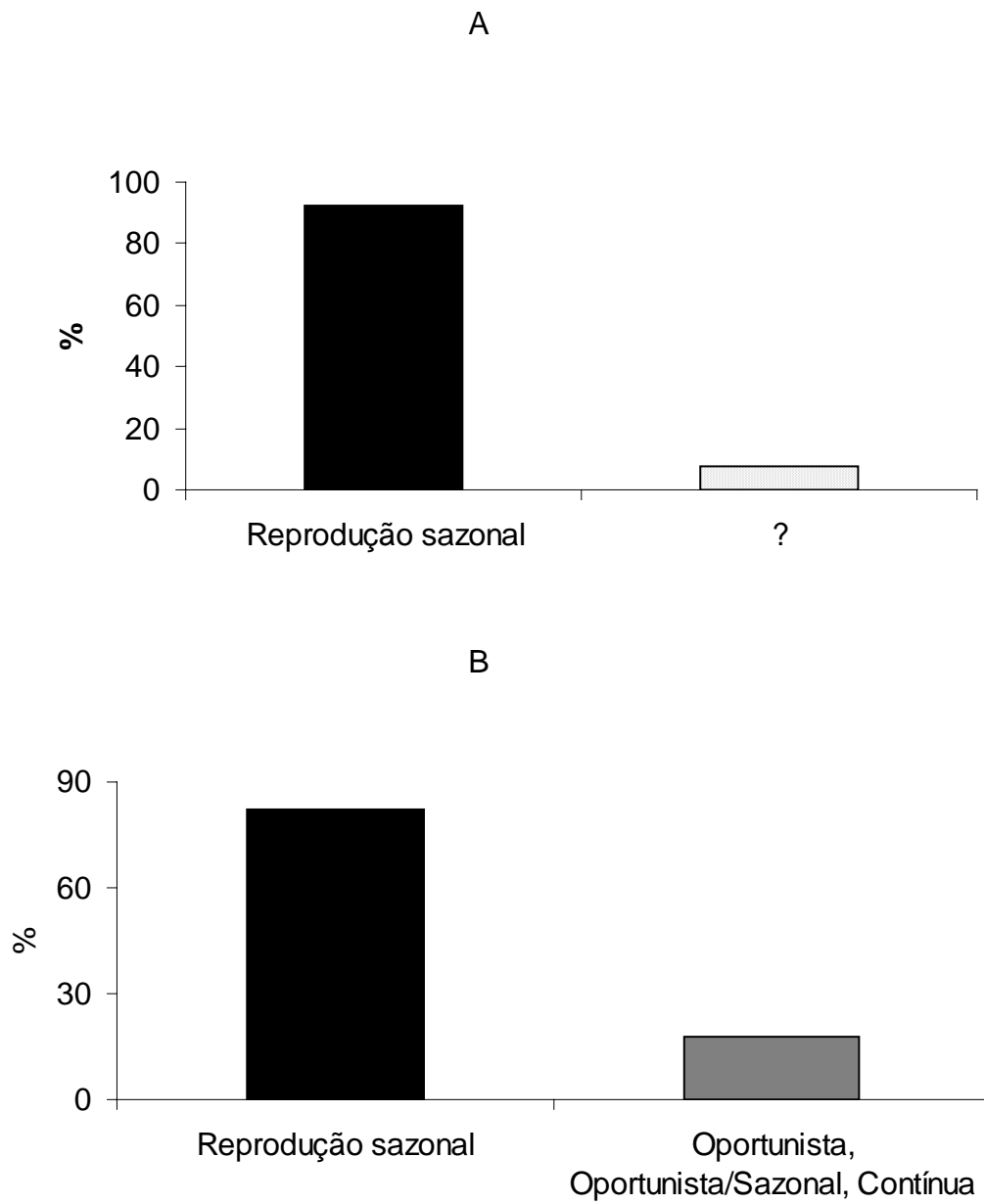


Fig. 1. Frequências relativas (%) das estratégias reprodutivas encontradas em espécies basais (A) e derivadas (B) de Characidae. “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

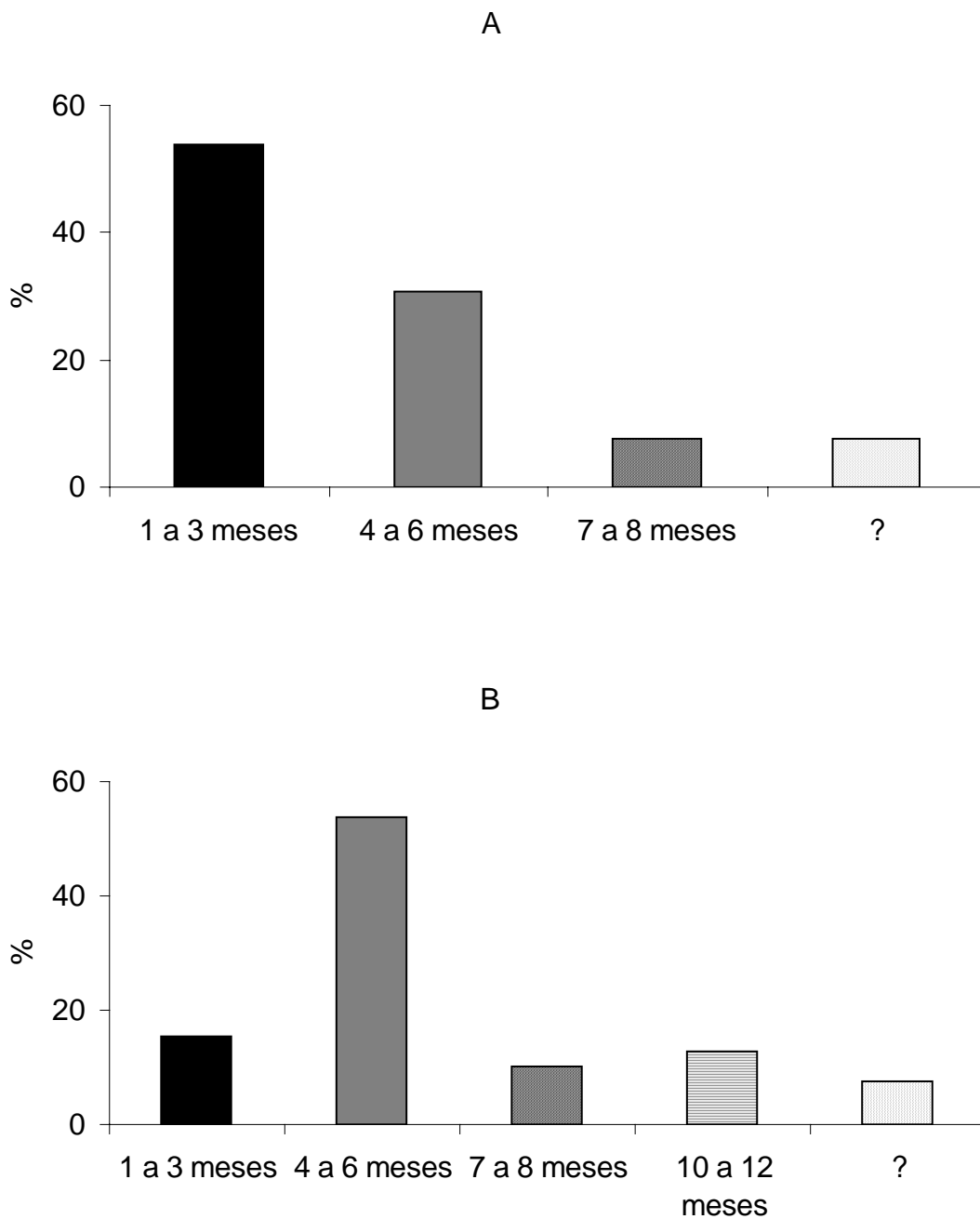


Fig. 2. Frequências relativas (%) dos intervalos de duração da reprodução (em meses) de espécies basais (A) e derivadas (B) de Characidae. “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

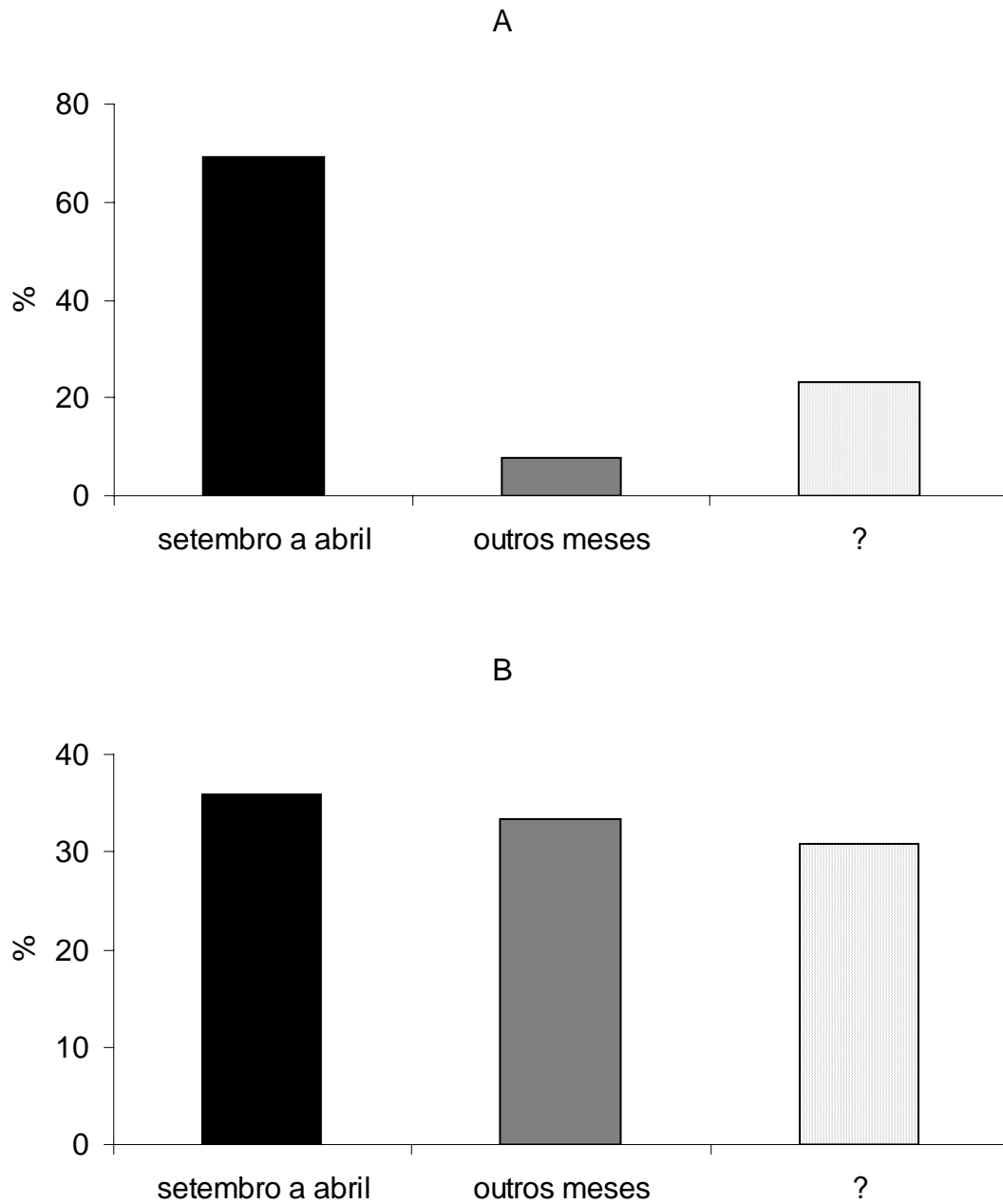


Fig. 3. Frequências relativas (%) de espécies basais (A) e derivadas (B) de Characidae em reprodução entre os meses de setembro e abril e durante outros meses do ano. “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

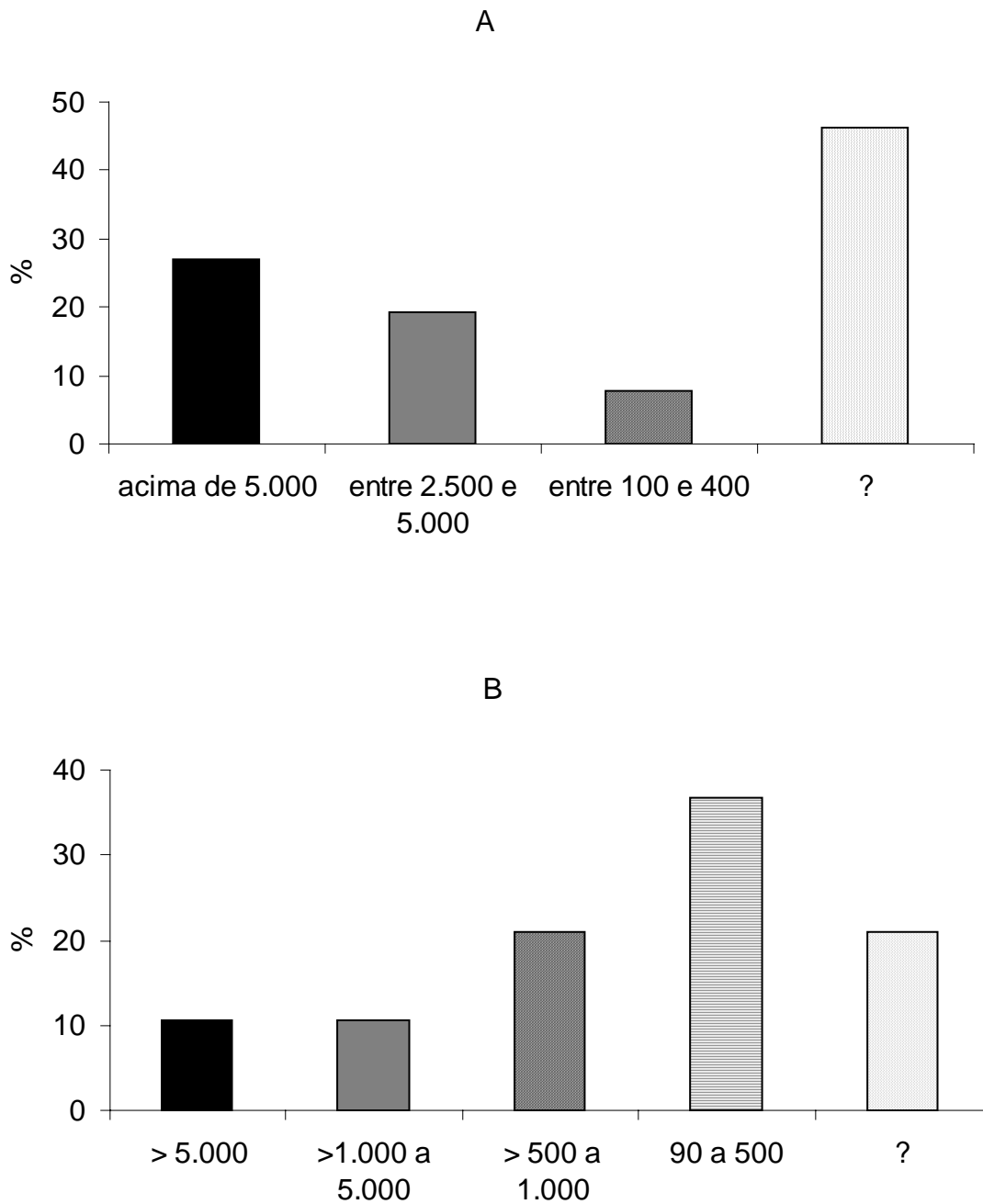


Fig. 4. Frequências relativas (%) de espécies basais (A) e derivadas (B) de Characidae por intervalo de fecundidade absoluta (n° total de ovócitos produzidos). “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

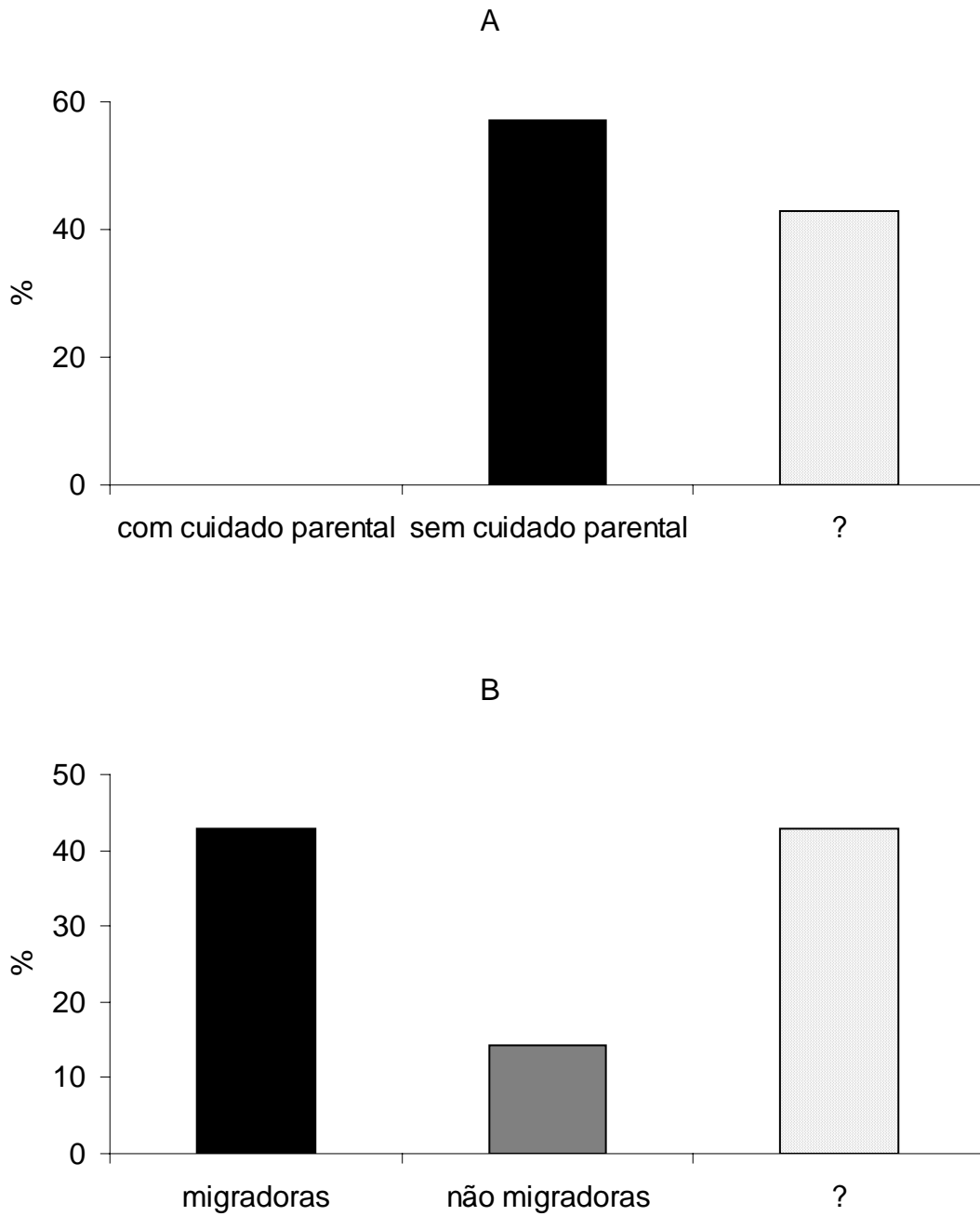


Fig. 5. Frequências relativas (%) de espécies basais de Characidae com fecundidade absoluta alta (acima de 5000 ovócitos) com e sem cuidado parental (A) e migradoras e não migradoras (B). “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

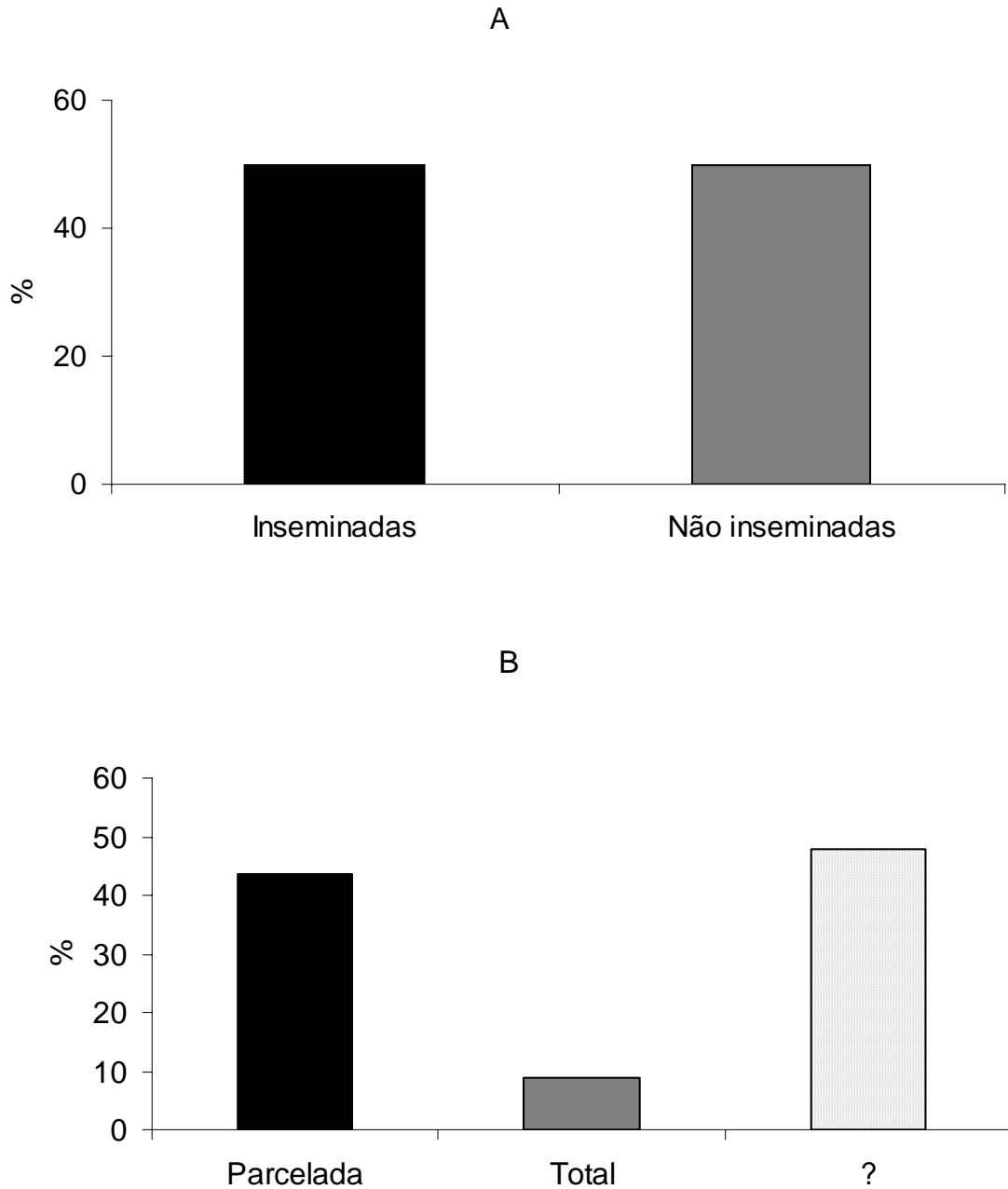


Fig. 6. Freqüências relativas de espécies derivadas de Characidae com e sem inseminação que produzem até 500 ovócitos (A) e com desova parcelada e total que produzem até 1000 ovócitos (B). “?” = espécies cujos dados não são conhecidos. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

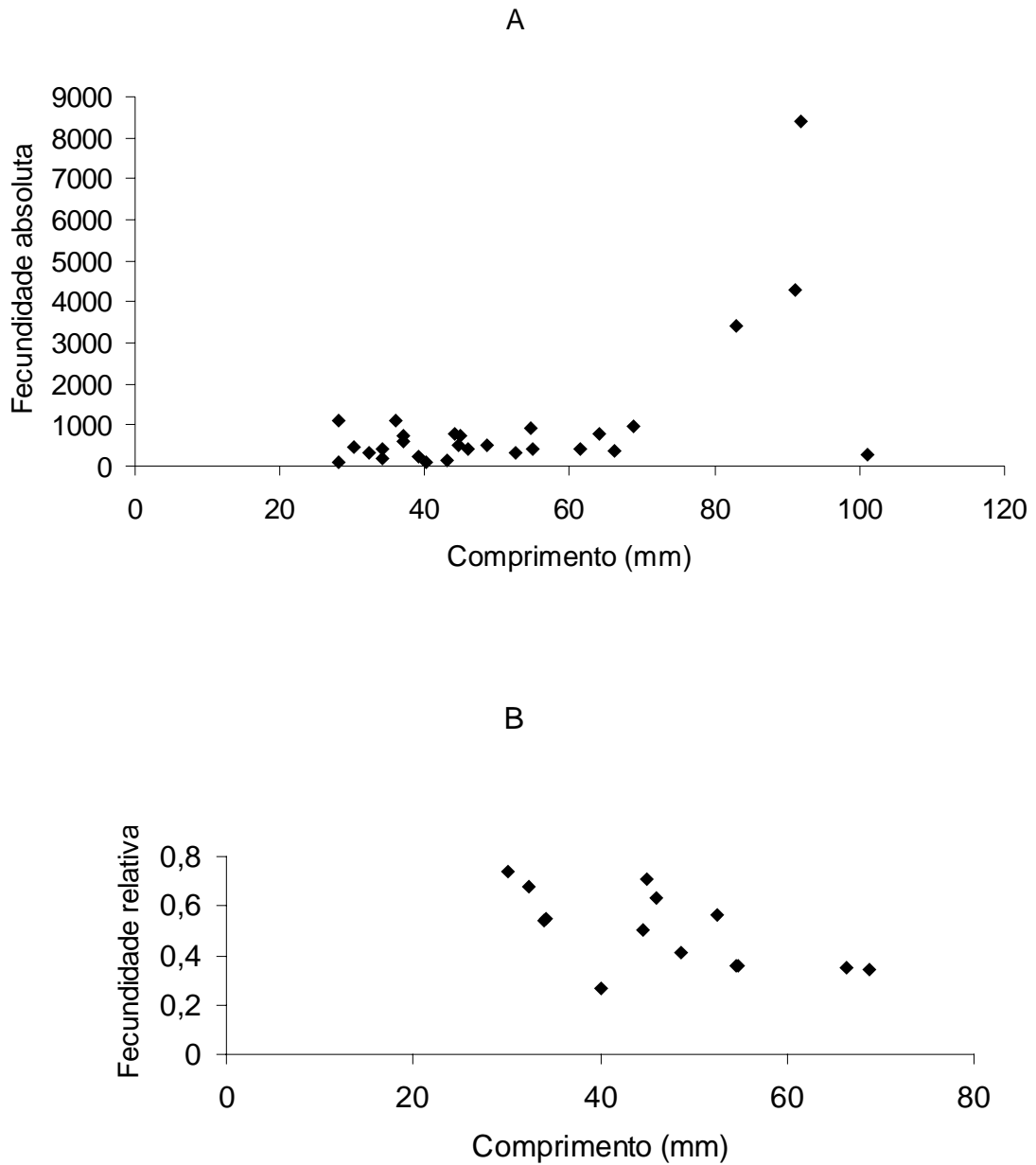


Fig. 7. Distribuição dos valores de fecundidade absoluta (nº total de ovócitos) (A) e fecundidade relativa (nº de ovócitos por mg de peso da fêmea) por comprimento (em mm) de espécies derivadas de Characidae. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

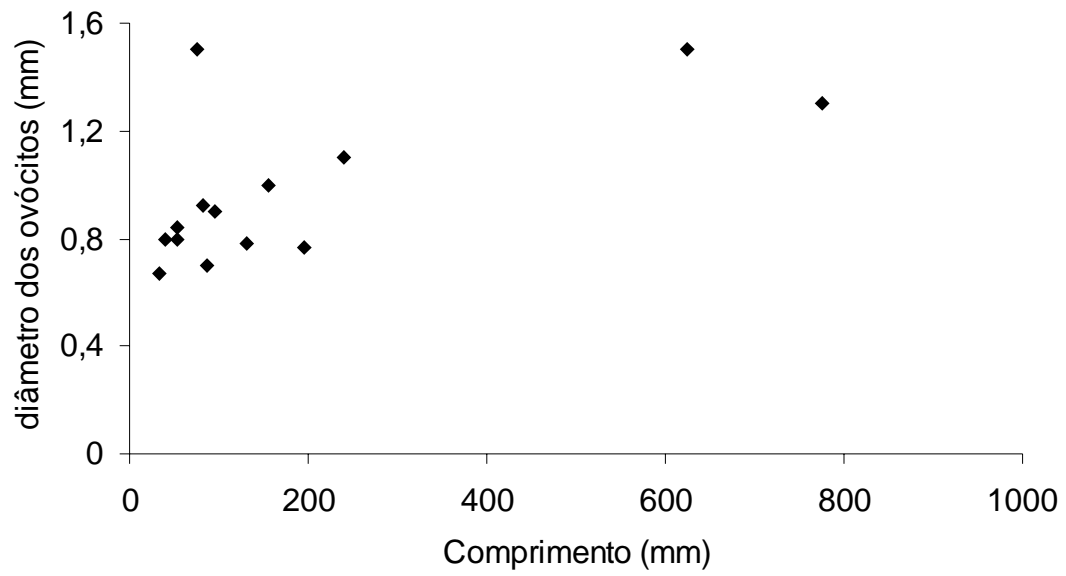


Fig. 8. Diâmetro dos ovócitos (em mm) por comprimento (em mm) de espécies de Characidae. Dados baseados nas informações contidas na Tabela 1.

Tabela 1. Informações disponíveis na literatura sobre características reprodutivas e de história de vida de espécies da família Characidae. SL = comprimento padrão.

	SL máximo da espécie	Diferença de SL entre sexos	Sazonalidade reprodutiva	Período do ano	Duração da reprodução (meses)	Fecundidade total	Fecundidade relativa	Tipo de desova	Diâmetro dos ovócitos maduros (mm)	Tamanho de 1ª maturação	Cuidado parental ou migração	Fonte dos dados
CHARACIDAE												
Grupos basais												
<i>Brycon cephalus</i>	220		Sim	dezembro e janeiro	2	36.700–309.290		Total		306-325	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>B. cf. melanopterus</i>	300		Sim	dezembro e janeiro	2						não migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>B. orbignianus</i>	625		Sim	dezembro e janeiro	2			Total	1,5	251	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>B. henni</i>	350		Sim	fevereiro e novembro	2							Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>B. petrosus</i>	156	Fêmeas maiores	Sim	fevereiro e março	2			total (?)	1,6-1,9			Kramer (1978)
<i>B. whitei</i>	313		Sim		1	171545		total (?)				Winemiller (1989)
<i>Colossoma macropomum</i>	995					500000						Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Myleus pacu</i>			Sim	novembro a março	5					130	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Milossoma aureum</i>	200		Sim	novembro e dezembro	2						migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>M. duriventris</i>	250		Sim	novembro a março	5	25500–100000		total		156	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Pygocentrus notatus</i>	248		Sim		3	4303		parcelada (?)				Winemiller (1989)
<i>Piaractus brachypomus</i>	710					400000						Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)

<i>P. mesopotamicus</i>	405	Sim	outubro a dezembro	3	60000 – 427000	parcelada (?)			não migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Salminus brevidens</i>		Sim	novembro a fevereiro	4	100					Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>S. hilarii</i>	500	Sim	dezembro e janeiro	2	52000	total		210-230	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>S. maxilosus</i>	776	Sim	outubro a janeiro	4	2600	total	1,3	320-411	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Serrasalmus marginatus</i>	221	Sim	setembro a abril	8				98-116	não migradora, com cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>S. nattereri</i>		Sim	novembro a abril	6					não migradora, com cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
S. serrulatus	190	Sim	janeiro a junho	6		parcelada		124-127	não migradora, com cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>S. spilopleura</i>	210	Sim	outubro a abril	7				108-138	não migradora, com cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>S. irritans</i>	147	Sim		3	3048	parcelada (?)				Winemiller (1989)
<i>S. medini</i>	140	Sim		3	3048	parcelada (?)				Winemiller (1989)
<i>S. rhombeus</i>	195	Sim		3	4303	parcelada (?)				Winemiller (1989)
<i>Triporthesus angulatus</i>	163	Sim	novembro a março	5	400					Vazzoler & Menezes (1992)
<i>T. albus</i>	151	Sim	dezembro	1				120	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>T. elongatus</i>	242	Sim	setembro a janeiro	5				150	migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Triporthesus</i> sp.	120	Sim		2	3175	total (?)				Winemiller (1989)
Grupos derivados									não migradora, com cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	22	Sim	novembro a janeiro e março e	6				145		Menni & Almirón (1994)

				abril																
	<i>Ctenobrycon spilurus</i>			Sim		2 a 3	755		parcelada											Winemiller (1989)
		2							(?)											
	<i>Hemigrammus</i> sp.			Oportunista		7 a 8	282		parcelada											Winemiller (1989)
		3		/Sazonal					(?)											
	Markyana						400													Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	geayi																			
	<i>M. geayi</i>			Sim		2	3398		total (?)											Winemiller (1989)
		4																		
	<i>Moenkhausia intermedia</i>			Sim	novembro a junho	8			parcelada	0,7	55		não migradora, sem cuidado parental							Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		6																		
	<i>Myloplus asterias</i>			Sim	outubro e novembro	2							não migradora, sem cuidado parental							Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>Piabucina panamensis</i>		Machos maiores	Sim	estação chuvosa				total (?)	1,2-1,5										Kramer (1978)
		41																		
	<i>Pristela maxilaris</i>						100													Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		5																		
	<i>Galeocharax knerii</i>			Sim	dezembro a fevereiro	3				1,1	96									Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		40																		
	Charax gibbosus			Sim		6	280		parcelada											Winemiller (1989)
		01							(?)											
	C. stenopterus	103,2	Fêmeas maiores	Sim	primavera e verão															Menni & Almirón (1994)
	<i>Roeboides guatemalensis</i>			Não	todos os meses	12				0,85-1,0										Kramer (1978)
		82																		
	<i>R. dayi</i>			Oportunista		7 a 12	280		parcelada											Winemiller (1989)
		72							(?)											
	<i>R. paranensis</i>			Sim	outubro a março	6			parcelada	0,9	37									Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		95																		
	<i>Astyanax bimaculatus</i>			Sim	setembro a março	7	300–3200		parcelada	0,77	60-78		não migradora, sem cuidado parental							Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		195																		
	<i>A. bimaculatus</i>			Sim		2	4287													Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		91																		
	<i>A. eigenmanniorum</i>		Fêmeas maiores	Sim	primavera, grande parte do															Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
		66,3																		

	<i>A. fasciatus</i>	132		Sim	verão e outono novembro a abril	6	600–10000		total	0,78	52	não migradora, sem cuidado parental	Menni & Almirón (1994) Vazzoler , 1996; Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>A. fasciatus</i>	85	Fêmeas maiores	Sim	outubro e dezembro a maio	cerca de 7							Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
A. integer		92		Sim		1	8400		parcelada (?)				Winemiller (1989)
	<i>A. metae</i>						300						Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>A. metae</i>	106		Sim		1	9528						Winemiller (1989)
	<i>A. schubarti</i>	106		Sim	novembro a maio	7	600–7800		total		41	não migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>A. superbus</i>	64		Sim		1	800		parcelada (?)				Winemiller (1989)
	<i>Aphyocharax anisitsi</i>	32,31	Fêmeas maiores	Sim	setembro e fevereiro	6	344,8	0,68					Gonçalves, dados não publicados
	<i>A. difficilis</i>			Sim	outubro a janeiro	4						não migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>A. alburnus</i>	37		Sim		3	617		parcelada (?)				Winemiller (1989)
A. nasutus		46									17		Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>Hypheosobrycon meridionalis</i>	56	Fêmeas maiores	Sim	setembro a dezembro	4							Menni & Almirón (1994)
	<i>H. panamensis</i>	41	Fêmeas maiores	Sim	novembro a abril	6				0,7-0,8			Kramer (1978)
	<i>Tetragonopterus argenteus</i>	83		Sim		1 a 2	3398		total (?)				Winemiller (1989)
Cheirodontinae de fecundação externa													
	<i>Cheirodon piaba</i>			Sim	outubro a janeiro	4	500					não migradora, sem cuidado parental	Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
	<i>Serrapinus piaba</i>	30,18	Fêmeas maiores	Fêmeas: Sazonal, Machos: contínua	fêmeas: janeiro a abril, machos: todos os meses	fêmeas: 4; machos: 12	441	0,74					Silvano <i>et al.</i> (2003)

<i>Serrapinnus calliurus</i>	46	Fêmeas maiores	Sim	primavera e verão	4	406	0,631	parcelada			Gelain <i>et al.</i> (1999)
<i>Cheirodon ibicuihensis</i>	44,6	Fêmeas maiores	Sim	primavera e verão	6	513	0,5	parcelada			Oliveira <i>et al.</i> (2002)
<i>Cheirodon interruptus</i>	61,4	Machos maiores	Sim	fim do inverno, primavera, verão	8	400					Vazzoler (1996); Vazzoler & Menezes (1992)
<i>Cheirodontops geayi</i>	28		Sim		2	1108					Winemiller (1989)
<i>Odontostilbe pequirá</i>	44,97	Fêmeas maiores	Sim	setembro e outubro e janeiro e fevereiro	4	722	0,71				Oliveira (2003)
O. pulcher	36		Sim		5	1108		parcelada (?)			Winemiller (1989)
Cheirodontinae inseminados											
<i>Macropsobrycon uruguayanae</i>	34,04	Fêmeas maiores	Não	contínua	todos os meses	191,08	0,539	total	0,6711	24	Azevedo, dados não publicados
<i>Compsura heterura</i>	34,14	Fêmeas maiores	Sim	janeiro a abril	4	434	0,55				Oliveira (2003)
Clado A											
<i>Bryconamericus stramineus</i>	66,3	Fêmeas maiores	Sim	outubro a fevereiro	5	371,3	0,35				Lampert (2003)
<i>B. iheringii</i>	54,58	Fêmeas maiores	Sim	setembro a janeiro	5	933,71	0,36				Lampert (2003)
<i>B. emperador</i>	76	Machos maiores	Sim	estação seca					1,2-1,5		Kramer (1978)
<i>B. beta</i>	44		Oportunista	todos os meses	12	796		parcelada (?)			Winemiller (1989)
<i>B. deuterodonoides</i>	39		Sim		6	243		parcelada (?)			Winemiller (1989)
<i>Creagrutus</i> sp.	28		Oportunista /Sazonal		6	94		parcelada (?)			Winemiller (1989)
Glandulocaudinae Grupos mais basais											
<i>Diapoma speculiferum</i>	48,7	Fêmeas maiores	Sim	primavera e verão	4	491,1	0,4101				Azevedo <i>et al.</i> (2000)
<i>D. terofali</i>	52,6	Machos maiores	Sim	primavera e verão	4	322,63	0,565	total	0,8375	26-36,5	Azevedo, dados não publicados
<i>D. terofali</i>	67,5	Fêmeas maiores	Sim	agosto a novembro	4						Menni & Almirón (1994)
Grupos mais derivados											

<i>Mimagoniates rheocharis</i>	54,85	Machos maiores	Não	todos os meses	contínua	421,05	0,356		Azevedo (2000)
<i>M. microlepis</i>	40,2	Machos maiores	Sim	outono e inverno	4	109,33	0,27		Azevedo (2000)
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	68,9	Fêmeas maiores	Sim	meses frios	cerca de 6	980	0,3412		Melo, dados não publicados Machado, dados não publicados Menni & Almirón (1994) Winemiller (1989)
<i>Corynopoma riisei</i>	43		Oportunista	quase todo ano	Cerca de 10	135		parcelada (?)	0,7-0,8 Kramer (1978)
<i>Gephyrocharax atricaudata</i>	53	Machos maiores	Não	todos os meses					
<i>G. valenciae</i>	37		Oportunista /Sazonal		5	734		parcelada (?)	Winemiller (1989)

SÍNTESE DOS RESULTADOS

Diapoma terofali

- A reprodução de *Diapoma terofali* é sazonal, situada nos meses de primavera e verão, e identificado como o padrão primitivo de reprodução entre os Characiformes, presente na maioria das espécies de Characidae. Espécies mais derivadas de Glandulocaudinae, como *Pseudocorynopoma doriae*, *Mimagoniates rheocharis* e *M. microlepis* podem apresentar variações deste padrão, reproduzindo-se nos meses de inverno ou durante todo o ano, enquanto as espécies mais primitivas da subfamília, como *D. terofali* e *D. speculiferum*, mantêm o padrão primitivo de reprodução.

- Embora os testes estatísticos não tenham demonstrado claramente a presença de correlações entre as médias do índice gonadossomático e os fatores abióticos, os resultados sugerem que o aumento da temperatura e do fotoperíodo podem ser determinantes para o estabelecimento do período reprodutivo.

- A exemplo do que ocorre com outras espécies com inseminação, os machos de *D. terofali* iniciam a maturação antes das fêmeas dentro de um período reprodutivo. O tamanho de primeira maturação apresentado pelos machos (36,5mm) foi, entretanto, maior do que o apresentado pelas fêmeas (26mm).

- As fêmeas da espécie apresentam desova total, havendo aparentemente um único evento de desova em cada período reprodutivo.

- A fecundidade absoluta média da espécie foi estimada em 322,63 ovócitos por fêmea ($\pm 149,35$) a partir da contagem do total de ovócitos maduros de oito fêmeas maduras e a média da fecundidade relativa foi de 0,565 ovócitos por miligrama de

peso da fêmea ($\pm 0,098$). A fecundidade relativa da espécie foi considerada baixa quando comparada a da maioria das espécies de Characidae mas foi mais alta do que as espécies mais derivadas de Glandulocaudinae. A média do diâmetro dos ovócitos maduros foi de 0,837 mm ($\pm 0,148$), semelhante ao encontrado para a maioria das espécies de Characidae.

- Os ganchos na nadadeira anal e nadadeiras ventrais dos machos constituíram os caracteres de dimorfismo sexual secundário. Foi verificada correlação extremamente significativa entre o número de raios com ganchos na nadadeira anal e os valores de IGS de machos mas não houve correlação entre o número de raios com gancho e o comprimento padrão destes machos, mostrando que o desenvolvimento dos ganchos está associado à maturação sexual e não ao tamanho dos machos.

Macropsobrycon uruguayanae

- Os valores individuais e as médias do índice gonadossomático de machos e fêmeas de *Macropsobrycon uruguayanae*, bem como as frequências relativas de indivíduos com gônadas maduras ou em estágios avançados de maturação, mostraram a ocorrência de indivíduos em reprodução na maioria dos meses amostrados. Através de análise histológica foram observados espermatozóides nos ovários de fêmeas em diferentes estádios de maturação gonadal coletadas na maioria dos meses. Estes resultados mostram que a espécie pode se reproduzir durante praticamente todo o ano e que mesmo as fêmeas que não alcançaram a maturação plena já podem participar da reprodução.

- Os machos e as fêmeas da espécie atingem o tamanho de primeira maturação gonadal com cerca de 24 mm de comprimento padrão. Os resultados indicaram uma

desova do tipo total para a espécie mas como a reprodução é aparentemente contínua, as fêmeas desovam possivelmente mais de uma vez por ano.

- A fecundidade absoluta média da espécie foi baixa, 191,08 ovócitos por fêmea ($\pm 48,83$). A fecundidade relativa foi de 0,539 ovócitos por mg do peso da fêmea ($\pm 0,069$), um valor muito próximo ao encontrado para outras espécies de Cheirodontinae. O diâmetro médio dos ovócitos maduros foi de 0,6711 mm, um valor mais baixo do que o encontrado para a maioria das espécies de caracídeos. Estes resultados podem sugerir que, apesar do tamanho corporal reduzido, as fêmeas da espécie empregam um grande esforço na produção de ovócitos. Além disso, os dados sugerem que a espécie reduz o diâmetro dos ovócitos, possivelmente para permitir uma maior produção destes ovócitos.

- Os ganchos nas nadadeiras começam a surgir em machos que ultrapassam cerca de 25 mm de comprimento padrão. Machos que não possuem ganchos nas nadadeiras apresentam baixos valores de IGS. O número de raios com ganchos nas nadadeiras correlacionou-se positivamente com os valores de comprimento padrão e IGS.

- A glândula branquial ocorreu em todos os machos maduros analisados. Em machos em maturação avançada estas estruturas foram observadas em um número menor de filamentos da brânquia, sendo ausente em machos em maturação inicial ou imaturos e em fêmeas. Estes resultados sugerem que a glândula branquial possa ter função sexual. A glândula branquial da espécie pode compreender cerca de 24 filamentos da hemibrânquia externa do primeiro arco e o fusionamento inicia nos filamentos mais anteriores e a partir da base de cada filamento, com a expansão do epitélio que reveste o mesmo. As lamelas secundárias da glândula branquial são reduzidas e há proliferação de células secretoras colunares entre elas. Aparentemente

estas células formam uma camada única, se assemelhando à glândula branquial de outras espécies de Characidae. As imagens de microscopia eletrônica de transmissão mostraram que estas células colunares são preenchidas por inúmeros vacúolos, sugerindo intensa atividade secretora.

Hollandichthys

- Os resultados mostraram a ocorrência de inseminação em fêmeas maduras ou em maturação avançada das espécies de *Hollandichthys*. Em nenhum dos ovários analisados foram encontrados ovócitos fecundados.

- Os testículos dos machos de *Hollandichthys* apresentaram-se divididos em duas regiões, uma espermiogênica e a outra apenas de armazenamento dos espermatozóides.

- Tanto o núcleo quanto a peça intermediária da célula espermática das espécies de *Hollandichthys* são alongados. O comprimento do núcleo variou entre 4,20µm e 6,14µm e a largura deste, entre 0,65µm e 0,91µm e o comprimento da peça intermediária entre 6,8µm e 7,7µm.

- A análise da ultraestrutura do espermatozóide mostrou que a inserção do flagelo nas espermátides iniciais é lateral, mas posterior ao núcleo nas espermátides tardias, com rotação nuclear total. Não há formação de fossa nuclear, apenas de um hemiarco raso. A compactação da cromatina se dá inicialmente em grumos mas a compactação final é homogênea. Os centríolos são paralelos. O espermatozóide de *Hollandichthys* possui canal e bainha citoplasmáticas e mitocôndrias alongadas em espiral. O axonema é do tipo clássico, 9+2, não formando projeções laterais no flagelo.

- O espermatozóide das espécies de *Hollandichthys* apresenta características que o distingue do espermatozóide de espécies de Glandulocaudinae. As características compartilhadas entre o espermatozóide de *Hollandichthys* e o de *Macropsobrycon uruguayanae* (Cheirodontinae) referem-se a caracteres presentes nas linhagens primitivas de Characidae, não atestando relação de parentesco entre os dois grupos. A presença de uma projeção do envoltório nuclear, formando uma espécie de alça, e a forma espiralada das mitocôndrias são características exclusivas do espermatozóide de *Hollandichthys*.

- Os resultados obtidos corroboram as hipóteses de surgimento independente da inseminação em diferentes linhagens de Characidae e são congruentes com as proposições de resolução parcial da filogenia da família.

Características da reprodução de espécies de Characidae (Teleostei: Characiformes) e suas relações com o tamanho corporal e filogenia

- As espécies mais basais de Characidae, assim como a maioria das espécies de outras famílias de Characiformes, apresentam comprimentos do corpo maior do que o da maioria das espécies mais derivadas da família.

- A maioria das espécies de caracídeos basais e de grande porte apresenta um padrão geral de reprodução caracterizado por um período reprodutivo sazonal e curto, com duração de um a três meses, podendo chegar a seis meses em algumas espécies, raramente ultrapassando este período. A reprodução situa-se normalmente no intervalo entre os meses de setembro e abril. A desova é normalmente total, a fecundidade é extremamente elevada e muitas espécies apresentam migração reprodutiva. Muitas espécies que tem a fecundidade menos elevada apresentam

cuidado parental, o que oferece maiores chances de sobrevivência dos ovos e alevinos.

- A diminuição do tamanho corporal é uma sinapomorfia de grupos mais derivados de Characidae, podendo ter surgido independentemente em outras linhagens de Characiformes e de peixes em geral. Esta redução possivelmente representa uma vantagem adaptativa em diversos aspectos associados à ocupação de novos ambientes e nichos mas pode, por outro lado, exigir respostas evolutivas a novos problemas biológicos decorrentes.

- Em termos de reprodução, a consequência mais direta da redução do tamanho é a tendência de que espécies de menor porte reduzam também o número absoluto de ovócitos produzidos, mesmo que algumas delas possam reduzir o tamanho dos ovócitos.

- Muitas espécies derivadas de Characidae e de pequeno porte mantêm algumas ou a maioria das características do padrão geral de reprodução dos caracídeos mais basais, como o período reprodutivo sazonal e situado entre os meses de setembro a abril, a fecundidade relativamente alta e a desova total, mas muitas delas, sobretudo as mais derivadas, exibem diferentes modificações neste padrão, como o prolongamento do período reprodutivo ou a reprodução em meses mais frios, a redução da fecundidade e a desova parcelada, possivelmente como resposta à diminuição de tamanho e consequente diminuição da fecundidade absoluta.

- A diminuição do tamanho dos ovócitos maduros para aumentar a fecundidade ou o aumento destes ovócitos para aumentar as chances de sobrevivência dos alevinos; a desova parcelada como alternativa para produzir diversos lotes de ovócitos em uma estação reprodutiva; o prolongamento do período reprodutivo; a presença de mais de uma coorte reprodutiva no ano ou a reprodução contínua,

permitindo que os indivíduos se reproduzam mais de uma vez no ano; as altas taxas de crescimento e rápido recrutamento de jovens, aumentando rapidamente a população sexualmente ativa e a inseminação dos ovários, incluindo todas as adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais conhecidas para espécies inseminadas, são todos exemplos de modificações no padrão geral de reprodução de Characiformes, possivelmente em resposta às pressões ambientais relacionadas à redução de tamanho corporal e de fecundidade. Pressões seletivas semelhantes podem levar ao surgimento independente destas adaptações em diferentes linhagens de caracídeos de pequeno porte e em diferentes momentos da história evolutiva.