



## REPRODUÇÃO DE PEIXES DE RIACHO: ESTADO DA ARTE, MÉTODOS E PERSPECTIVAS

*Érica Pellegrini Caramaschi<sup>1\*</sup> & Marcelo Fulgêncio Guedes Brito<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Peixes, Caixa Postal 68020, Ilha do Fundão, CEP 21941-902, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>Universidade Federal de Sergipe, Departamento de Biologia, Laboratório de Ictiologia, Avenida Marechal Rondon, s/n, Rosa Elze, CEP 49100-000, São Cristóvão, SE, Brasil.

E-mails: [erica.caramaschi@gmail.com](mailto:erica.caramaschi@gmail.com) (\*autora correspondente); [marcelictio@gmail.com](mailto:marcelictio@gmail.com)

---

**Resumo:** Peixes de riacho são ainda pouco estudados em relação à reprodução em ambiente natural, principalmente os da região Neotropical. Neste capítulo resgatamos algumas características na reprodução dos peixes e questões que guiam as pesquisas atuais sobre o assunto, como: Ocorre dimorfismo sexual na espécie? Qual a modalidade de reprodução? Quando e onde a espécie se reproduz? Que fatores ambientais desencadeiam o processo reprodutivo? Quando começa sua vida reprodutiva? Qual sua fecundidade? A maior parte dessas questões é respondida quando se tem muitos exemplares disponíveis, capturados em diferentes épocas do ano, medidos, pesados e dissecados seguindo protocolos apropriados. Os dados obtidos constituem atributos de história de vida que permitem categorizar as espécies em estilos reprodutivos relacionados ao cuidado parental e verificar sua aderência a modelos de estratégia reprodutiva associados à previsibilidade das condições ambientais. São destacados cuidados específicos, como o reconhecimento de dimorfismos sexuais, a importância de observações naturalísticas e procedimentos em laboratório. Chamamos a atenção para os avanços dos estudos sobre modalidades reprodutivas em grupos com representação em riachos, como caraciformes inseminadores e ciprinodontiformes vivíparos. Finalmente, destacamos lacunas, urgências e perspectivas atuais, com ênfase na necessidade de estudos básicos de reprodução, na importância da construção de referenciais teóricos na ecologia dos peixes de riacho e para a conservação do habitat de riacho em todos os biomas.

**Palavras-chave:** atributos reprodutivos; desova; estratégias reprodutivas; história de vida; IGS.

**REPRODUCTION OF STREAM FISH: STATE-OF-ART, METHODOLOGY AND PERSPECTIVES:** Stream fish reproduction is still poorly studied in natural environments, especially in the Neotropical region. In this chapter, we recollect some characteristics of fish reproduction and some questions to guide current research, as: Does sexual dimorphism occur in the species? Which is the mode of reproduction? When and where does the species reproduce? Which environmental factors trigger reproductive events? When does the reproductive life begin? Which is the fecundity? Most of these questions can be answered when we have many specimens available, captured at different periods of the year, measured, weighed and dissected following appropriate protocols. Obtained data represent life history traits that allow to categorize the species in reproductive styles related to parental care and to determine their accordance to models of reproductive strategy associated with the predictability of environmental conditions. We highlight some aspects to be considered in current and future field and lab procedures, such as the recognition of sexual

dimorphisms, the importance of naturalistic observation and lab procedures. We draw attention to the advances in studies on reproductive modalities in fish groups well represented in streams, such as inseminating characiforms and viviparous cyprinodontiforms. Finally, we highlight gaps, urgencies, and current perspectives for studies on the reproduction of stream fish, with emphasis on the need for basic studies of species biology, on the importance for building theoretical references and for the conservation of stream habitats in all Brazilian biomes.

**Keywords:** Reproductive traits; spawning; reproductive strategies; life history; GSI.

## INTRODUÇÃO

A reprodução é um aspecto fundamental dos seres vivos e um processo que resulta na aptidão de cada indivíduo, traduzida pela eficiência na produção de descendentes. No estudo da biologia e ecologia dos peixes, a reprodução é uma linha de pesquisa de suma importância, dado o papel desses organismos como fonte de proteína animal (FAO 2020). As demandas da pesca e da aquicultura geraram importantes publicações desde o início do século XX (e.g. Le Cren 1951, Beverton & Holt 1959, Nikolsky 1963). Entender a dinâmica das populações de peixes, determinar a época de reprodução, a fecundidade e a idade ou tamanho com que os juvenis se agregavam aos cardumes de adultos (recrutamento) eram dados fundamentais para compreender a flutuação e a sustentabilidade dos estoques pesqueiros. No Brasil, autores como Santos (1978) e Vazzoler (1981, 1996) divulgaram as bases conceituais e metodológicas para os estudos de dinâmica reprodutiva das populações de peixes costeiros, estendidas ou adaptadas posteriormente para populações de peixes continentais.

Em outra linha, peixes de água doce com potencial para a piscicultura foram alvos dos primeiros estudos sobre reprodução, iniciados em 1927 com espécies do rio Mogi Guaçu (Meschiatti & Arcifa 2009). Rodolpho von Ihering idealizou e criou o Centro de Pesquisa e Treinamento em Aquicultura – CEPTA, em 1939, o que impulsionou, nos anos seguintes, os estudos sobre reprodução em cativeiro de espécies nativas. Historicamente, outro importante avanço veio com os estudos de migração reprodutiva (piracema) conduzidos por Schubart (1954) e Godoy (1954, 1967) no rio Mogi-Guaçu, produzindo valiosas informações sobre comportamento reprodutivo e rota migratória. Os peixes migradores ocuparam papel importante na história, pois desafiavam as tentativas de obtenção

de sua reprodução em cativeiro. Rodolpho von Ihering, ao desenvolver a técnica de hipofisacção, deu origem aos protocolos de reprodução induzida utilizados até hoje (Cavalcante & Steinmuller 2017). Na década de 1970, a linha de pesquisa voltada à biologia e autoecologia de peixes de água doce passou a ser desenvolvida no Instituto de Pesca de São Paulo (e.g. Godinho *et al.* 1974, Fenerich *et al.* 1975) e em universidades (e.g. Nomura 1975).

Com a consolidação da produção de energia hidrelétrica no Brasil pela construção de grandes barragens (Oliveira 2018), os empreendimentos modificaram drasticamente a composição e a estrutura da ictiofauna dos rios represados (e.g. Agostinho *et al.* 1994). O foco das pesquisas recaiu sobre os efeitos dos barramentos na reprodução das espécies reofílicas (e.g. Agostinho *et al.* 1993, Lopes *et al.* 2000, Santos 2012, Pelicice *et al.* 2015, Ângulo *et al.* 2016) e em espécies não migradoras ou com plasticidade para se adequar ao novo ambiente (e.g. Romagosa *et al.* 1984, Suzuki & Agostinho 1997, Bailly *et al.* 2005).

Riachos representam a maior porcentagem de cursos d'água na maioria das bacias hidrográficas e sua fauna de peixes se caracteriza pela dominância de espécies de pequeno porte (Castro & Polaz 2020). Becker *et al.* (2010) mostraram que, entre 2000 e 2010, apesar de 60% das espécies neotropicais terem tamanho inferior a 10 cm, apenas 20% dos estudos sobre reprodução tiveram por alvo essas espécies.

Kramer (1978) atribuiu a inesperada diversidade de estratégias reprodutivas em peixes de riacho no Panamá à estabilidade do riacho tropical em relação à de um riacho em ambiente temperado, dado que temperatura e fotoperíodo não sofriam alterações significativas ao longo do ano. Observou, no entanto, que a chuva, e conseqüentemente, o aumento de volume do riacho, poderiam constituir gatilhos para a

reprodução. De fato, a chuva, na reprodução de peixes dulcícolas tropicais é um dos principais fatores associado aos picos reprodutivos, pelo aporte de maior oferta de alimentos e aumento na disponibilidade de sítios de desova e de ocultação para larvas e juvenis (Lowe-McConnell 1987, Vazzoler & Menezes 1992). Nos primeiros estudos em riachos, no Sudeste brasileiro, o período reprodutivo foi associado ao período de chuvas (e.g. Garutti 1989, Barbieri 1992, Menezes & Caramaschi 1994, Amaral *et al.* 1998, Mazzoni & Petito 1999). Por outro lado, em riachos de maior latitude, onde a chuva é mais bem distribuída ao longo do ano, verificou-se que a temperatura e o fotoperíodo influenciam a maturação final das gônadas (Azevedo *et al.* 2000, Machado *et al.* 2002, Dala-Corte & Fialho 2014, Giora *et al.* 2014).

Estudos também mostraram que populações de uma mesma espécie (e.g. Garutti 1989, Mazzoni & Iglesias-Rios 2002, Becker *et al.* 2008) podem apresentar respostas diferenciadas a gatilhos reprodutivos de acordo com as características do ambiente. Nesse contexto, *estratégia reprodutiva* é o “plano geral da reprodução” representado por um conjunto estável de atributos de história de vida de uma determinada espécie; variações em atributos menos estáveis frente a variações ambientais, ou seja, “implementações e modificações do plano inicial face a contingências imediatas” são denominadas *táticas reprodutivas* por Wootton (1984).

Os riscos em reproduzir no período de chuva em riachos, quando o volume de água pode aumentar muito, e, às vezes, bruscamente (“flash floods”, cabeça d’água), parece ser compensado pela entrada de energia no sistema, já que a produtividade local é baixa e há grande dependência do material alóctone. Para contornar a estocasticidade ambiental, a precocidade reprodutiva parece ser um recurso adaptativo em peixes de riacho, como registrado, por exemplo, em *Deuterodon janeiroensis* e *Knodus moenkhausii* (ambos Characiformes, Characidae), respectivamente por Mazzoni *et al.* (2005) e Ceneviva-Bastos *et al.* (2014), em *Phalloceros caudimaculatus* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) por Machado *et al.* (2002) e em *Pimelodella lateristriga* (Siluriformes, Pimelodidae), por Moraes *et al.* (2013), possibilitando que a espécie consiga reproduzir pelo menos uma vez ao longo

da vida. Outro exemplo de tática é a de manter indivíduos desovando de forma não sincrônica em um longo período reprodutivo (e.g. Garutti 1989, Menezes & Caramaschi 1994, Mazzoni & Petito 1999) ou o ano todo (e.g. Casatti 2003, Ceneviva-Bastos *et al.* 2014), ou parcelando a desova em lotes (e.g. Barbieri 1992, Menezes *et al.* 2000, Rodrigues-Filho *et al.* 2017), no sentido de “não colocar todos os ovos em um único cesto”.

### **Características reprodutivas gerais**

Os eventos reprodutivos em peixes de riacho ocorrem, em geral, mais de uma vez na vida, e isso caracteriza as espécies como *iteróparas*. Quando os indivíduos são machos ou fêmeas durante toda sua vida, são denominados peixes *gonocorísticos* ou *bissexuados*. Embora a maioria dos peixes seja bissexuada, existe *hermafroditismo* quando tecido ovariano e tecido testicular ocorrem em um mesmo indivíduo. Nesse caso, pode haver o *hermafroditismo simultâneo* (situação rara) em que ambos os tecidos produzem gametas viáveis. Mas há espécies *hermafroditas sequenciais*, em que os indivíduos machos produzem gametas masculinos e, a partir de um determinado tamanho, se tornam fêmeas e passam a produzir gametas femininos (espécies *protândricas*), e espécies que inicialmente são fêmeas funcionais, se tornam machos, passando a produzir gametas masculinos (espécies *protogínicas*). Algumas populações mantêm simultaneamente machos ou fêmeas “originais” e machos ou fêmeas “transformados”. Ver Michelson & Liu (2008) para definições e revisão da literatura. Uma situação registrada em riachos brasileiros é a de populações de uma espécie reconhecidamente bissexuada que apresenta intersexualidade, com células reprodutivas femininas nos testículos (Sá *et al.* 2008). Sem amadurecimento posterior dessas células, o caso não é considerado hermafroditismo (Michelson & Liu 2008). Como causas possíveis, a literatura sugere contato com poluentes (e.g. industriais, agrícolas) ou efluentes urbanos contendo disruptores hormonais (Sá *et al.* 2008), embora Lima (2021) tenha constatado intersexualidade em igarapé de floresta prístina.

Espécies gonocorísticas podem apresentar dimorfismo sexual, ou seja, qualquer característica morfológica que permita diferenciar as fêmeas

dos machos. O conhecimento dessa diferença tem aplicação, por exemplo, para evitar sacrifício dos espécimes (e.g. marcação-recaptura, radiotelemetria) e em estudos taxonômicos. Em Gymnotiformes, foram detectados erros taxonômicos atribuídos a diferenças extremas na morfologia de machos e fêmeas (Py-Daniel & Cox-Fernandes 2005). O dimorfismo sexual pode ser permanente (características primárias) ou sazonal (características secundárias). No dimorfismo sexual permanente, tamanho diferenciado do corpo, padrões de coloração (em algumas espécies) e papilas urogenitais são características bastante perceptíveis. O maior tamanho corporal pode estar associado a machos ou a fêmeas. Machos maiores que as fêmeas são, em geral, peixes territorialistas que realizam cuidado parental (Nikolsky 1963). O padrão de fêmeas maiores que machos parece estar associado ao aumento da cavidade celômica. Em espécies ovulíparas, o aumento da cavidade celômica permite que seja produzido um maior número de ovócitos de pequeno tamanho (Mazzoni *et al.* 2002, Mazzoni *et al.* 2005), aumentando a chance de sobrevivência da prole, uma vez que o desenvolvimento ocorre externamente e não há cuidado parental. Já em espécies vivíparas, como as do gênero *Phalloceros* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) (Machado *et al.* 2002), ou inseminadoras, como *Diapoma speculiferum* (Characiformes, Characidae) (Azevedo *et al.* 2000), a produção de gametas é bem menor, se comparada à de ovulíparas.

O dicromatismo, por sua vez, se caracteriza pelo padrão de coloração diferenciado em um dos sexos. Em geral, o macho é quem possui as cores mais intensas e vibrantes, e esse padrão está associado tanto à seleção sexual pelas fêmeas, quanto à intimidação de outros machos adultos (Kodric-Brown 1998). O gonopódio em Poeciliidae é o órgão copulatório dos machos, constituído pela fusão de raios da nadadeira anal. Essa estrutura é utilizada para a transferência de gametas na fertilização interna (Parenti 1981). Outras diferenças podem ser observadas na morfologia das papilas anal e urogenital (Brito *et al.* 2016).

Quando ocorre sazonalmente, o dimorfismo secundário se expressa apenas no período reprodutivo, atingindo seu ápice quando o indivíduo está apto à reprodução, de forma exclusiva, ou mais evidente, nos machos. Como

exemplos, temos ganchos (pequenas projeções) ósseos nas nadadeiras anal e pélvicas de alguns Characidae (Vieira *et al.* 2016), que aparentemente têm função de aproximar o casal no momento da liberação dos gametas (Breder & Rosen 1966, Wiley & Collette 1970). Odontódeos são estruturas ósseas presentes em alguns Siluriformes em ambos os sexos, mas a hipertrofia ocorre nos machos na época da reprodução, como na região da cabeça de *Scleromystax barbatus* (Siluriformes, Callichthyidae) (Britto & Reis 2005). Em Loricariidae, a presença de odontódeos desenvolvidos é o tipo de expressão de dimorfismo sexual mais comum e generalizado (Py-Daniel & Cox-Fernandes 2005). Os ornamentos que os machos desenvolvem durante o período de reprodução e o padrão diferenciado de coloração no período reprodutivo estão associados à seleção sexual envolvendo corte, territorialidade e locais mais adequados à desova (Kodric-Brown 1998). Em Cichlidae esse padrão é comum, como observado em *Apistogramma hippolytae* (Cichliformes, Cichlidae) (Rodrigues *et al.* 2009).

As formas pelas quais a fertilização ocorre em peixes de riacho são muito diversificadas. Os peixes podem ser *ovulíparas*, quando liberam os gametas femininos no ambiente para serem fecundados pelos espermatozoides igualmente lançados na água (é o caso da maioria das espécies). Outra modalidade é a de peixes *zigóparos* em que ocorre inseminação e os ovócitos presumivelmente são fecundados no próprio ovário das fêmeas antes de serem liberados no ambiente. Em riachos, destacam-se pequenos Characiformes inseminadores, dentre os quais ocorreu o primeiro registro de ovos efetivamente fecundados no ovário (Fukakusa *et al.* 2020). Esse registro é notável porque, embora a presença de espermatozoides no ovário seja conhecida em algumas espécies de characiformes e siluriformes, ovos fecundados não haviam sido verificados, deixando em aberto a possibilidade de a fecundação ocorrer externamente, após a liberação conjunta dos gametas (Fukakusa *et al.* 2020). A última modalidade, mais rara e restrita em riachos, está associada à família Poeciliidae, que é representada pelos peixes vivíparos. Nesse grupo ocorre a inseminação e os ovócitos fecundados resultam em embriões que se desenvolvem na cavidade abdominal da fêmea antes de

serem liberados no ambiente. As duas últimas modalidades são particularmente interessantes para peixes de riacho já que aumentam as chances de fertilização dos ovócitos.

Durante algumas décadas, vários estudos propuseram a criação de grupos funcionais baseados em atributos reprodutivos de peixes, mas Balon (1975) reuniu com sucesso as relações entre condições ambientais, cuidado parental e adaptações anatômicas e fisiológicas dos ovos, larvas e adultos reprodutivos (Winemiller *et al.* 2008). Em seu trabalho clássico, Balon (1975) propôs três grupos relacionados ao cuidado parental e diversas categorias referentes às características do local da desova. Os peixes do grupo dos *Não guardadores* liberam seus gametas e os abandonam em seguida. As espécies reunidas no grupo dos *Guardadores*, ambos os pais, ou apenas um deles, realiza o cuidado da prole, seja em um local protegido ou em um ninho construído. No grupo dos *Carregadores*, por sua vez, as fêmeas mantêm no ovário os ovos ou embriões (*e.g.* pecilídeos) ou machos e/ou fêmeas carregam os ovos ou filhotes em estruturas incubadoras (*e.g.* peixe-cachimbo e outros singnatídeos) ou externamente ao corpo (*e.g.* loricarídeos com incubação labial). Assim, a manutenção dos ovos ou da prole junto aos pais é uma medida eficiente para evitar a predação e garantia de transporte a locais com condições ambientais favoráveis para o desenvolvimento.

No caso de peixes de riachos neotropicais, as espécies carregadoras (*sensu* Balon 1975) são majoritariamente os Poeciliidae, que podem exibir a viviparidade em duas formas: lecitotrófica ou matrotrófica. As espécies que apresentam viviparidade lecitotrófica têm o desenvolvimento da prole baseado apenas no suprimento do vitelo dos seus ovos (Blackburn 2015), enquanto as com viviparidade matrotrófica produzem ovos com reduzida quantidade de vitelo, e ocorre a transferência de nutrientes da mãe para o embrião a fim de completar o desenvolvimento (DeMarais & Oldis 2005). Estudos mostram que a intensidade da matrotrofia ocorre de acordo com as condições ambientais (*e.g.* Reznick *et al.* 1996) ou bióticas (*e.g.* Gorini-Pacheco *et al.* 2018).

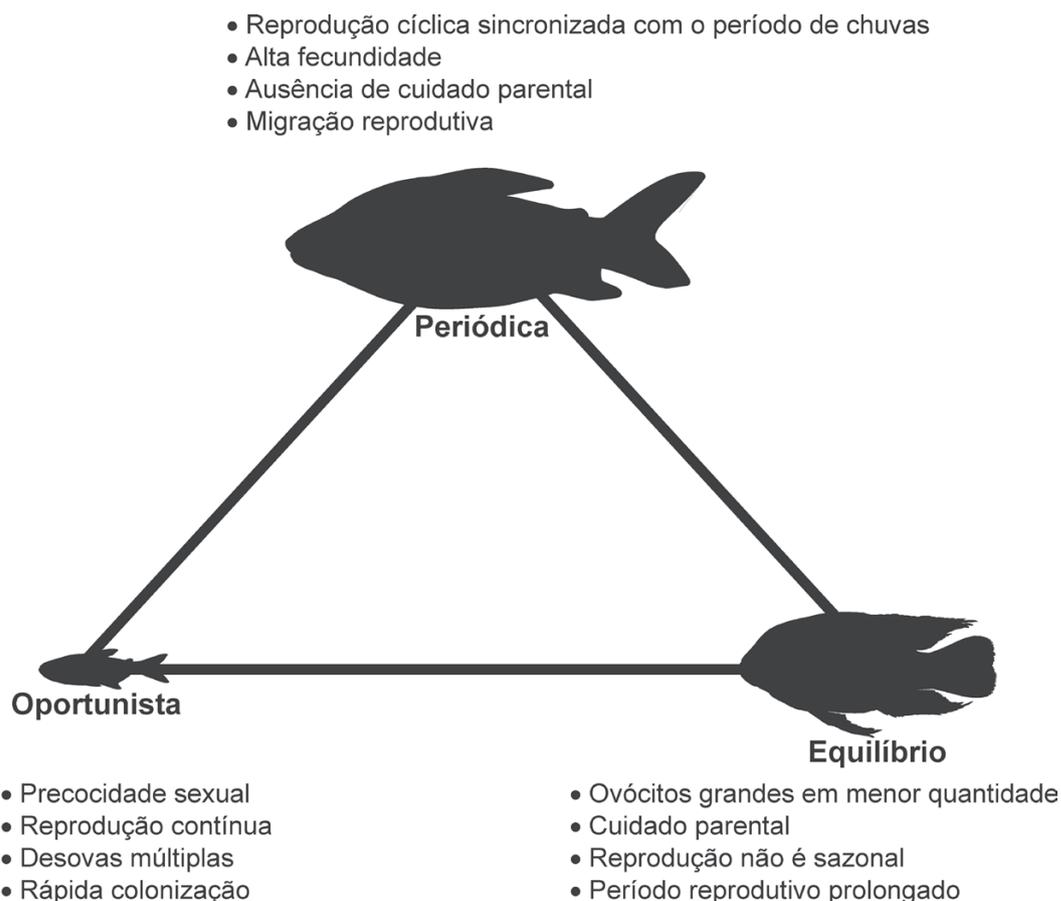
Considerada uma forma de cuidado parental, a inseminação foi categorizada por Balon (1975) no grupo dos Carregadores

internos “ovi-ovovivíparos” (atualmente “zigóparos”). Na década de 1990, ictiólogos chamaram a atenção para peixes de uma então subfamília de Characidae, os Glandulocaudinae (atualmente Stervardiinae), como potenciais espécies inseminadoras. Mas foram nos últimos 20 anos que essa categoria passou a ser estudada em profundidade e novos casos foram descobertos em outros clados. Hoje, o estudo dos caraciformes inseminadores é uma linha de pesquisa interdisciplinar e avança a passos largos. Os caraciformes inseminadores apresentam características associadas ao dimorfismo sexual, como os ganchos ósseos na nadadeira anal e uma “glândula” branquial (*e.g.* Javonillo *et al.* 2007, Menezes & Weitzman 2009, Oliveira *et al.* 2012). Os machos das espécies da tribo Glandulocaudini (pertencente à subfamília Stervardiinae) apresentam escamas modificadas na base da nadadeira caudal e tecido glandular diferenciado, que representa um órgão com capacidade de produzir secreções (feromônios) liberadas durante a corte (*e.g.* Menezes & Weitzman 2009). Os testículos também trazem características distintas dos padrões comumente observados nos demais Characiformes, apresentando três regiões com diferentes funções associadas à produção (região cranial), diferenciação (região intermediária) e armazenamento de espermatozoides (região caudal) (*e.g.* Burns *et al.* 1995, Javonillo *et al.* 2007, Quagio-Grassiotto *et al.* 2012). Os espermatozoides da maioria dos inseminadores apresentam morfologia diferenciada, caracterizada pela presença do núcleo alongado (Burns & Weitzman 2005, Javonillo *et al.* 2009, Quagio-Grassiotto *et al.* 2012). Esse padrão de cabeça mais afilada e alongada estaria associado ao melhor arranjo dos espermatozoides durante a transferência para a fêmea proporcionando maior facilidade para passar pelo gonópore, mobilidade mais efetiva e menor resistência no processo de deslocamento dentro dos ductos ovarianos (Burns & Weitzman 2005, Javonillo *et al.* 2009). No entanto, nos espermatozoides das espécies inseminadoras do “Clado A” (Stervardiinae), Baicere-Silva *et al.* (2011) registraram núcleo esférico a ovoide, evidenciando a diversidade morfológica entre espécies que adotam a estratégia reprodutiva de inseminação.

Winemiller (1989), estudando peixes em riachos das planícies venezuelanas, relacionou, por meio de análise multivariada e de agrupamento, dez atributos biológicos das espécies a características de variabilidade e previsibilidade do habitat, e encontrou três padrões básicos de estratégias reprodutivas: equilíbrio, sazonal e oportunista. Em Winemiller (1992) apresenta um modelo triangular para o contínuo tri-dimensional de história de vida, também adotado em Winemiller & Rose (1992), quando os autores ampliam o escopo para abranger 216 espécies, entre marinhas e de água doce, considerando 16 atributos. A estratégia reprodutiva de *equilíbrio* reúne espécies que apresentam maturação tardia, ovócitos grandes, desova com pequeno número de ovos e cuidado parental (e.g. Cichlidae). Na estratégia *oportunista* estão alocados peixes de pequeno porte que apresentam recrutamento rápido, maturação sexual precoce e atividade reprodutiva durante grande parte do ano

(e.g. *Deuterodon* sp.). Já na estratégia *sazonal* (*periódica*), os peixes apresentam reprodução anual cíclica e associada ao período chuvoso, com produção de grande número de ovócitos de pequeno tamanho, migração reprodutiva e nenhum cuidado parental (e.g. *Prochilodus* spp., Characiformes, Prochilodontidae). A Figura 1 é baseada em Winemiller (1989) e Winemiller & Rose (1992) e representa o modelo conceitual que reúne as três estratégias e seus respectivos atributos reprodutivos. Em Winemiller (1995, 2005), o autor acrescenta ao modelo vetores de estabilidade e previsibilidade ambiental e tendências em relação a intensidade de interações bióticas e parâmetros populacionais. Os modelos propostos têm se mostrado adequados e interessantes para pano de fundo e discussão dos padrões de história de vida dos peixes de riacho (e.g. Becker *et al.* 2008, Ceneviva-Bastos *et al.* 2014, Dala-Corte & Fialho 2014, Alves *et al.* 2019).

Os estudos de Balon (1975) e de Winemiller



**Figura 1.** Modelo simplificado do contínuo de estratégias reprodutivas de peixes, adaptado de Winemiller & Rose (1992).

**Figure 1.** Simplified model of the reproductive strategies continuum, adapted from Winemiller & Rose (1992).

(1989) oferecem arcabouço teórico para que os estudos descritivos de reprodução de peixes possam ser discutidos em uma abordagem teórica mais ampla e extrapolar sua relevância basicamente local/regional.

### ***Quais os objetivos em estudos de reprodução de peixes de riacho?***

Quando se estuda a reprodução de uma população de peixes temos algumas perguntas em mente: Machos e fêmeas são diferentes? Com que tamanho os indivíduos atingem a maturidade sexual? Em que época do ano se reproduzem? Todos os indivíduos amadurecem ao mesmo tempo? Liberam seus gametas ao mesmo tempo? A que guilda reprodutiva (*sensu* Balon 1975) pertencem? Como identificar os estádios reprodutivos? Como se comportam os índices gonadossomático e hepatossomático para machos e fêmeas? Como identificar o período reprodutivo? Onde desovam? Onde ficam as larvas? Como obter os atributos para avaliar aderência ao modelo de estratégias de Winemiller (1989)? No próximo tópico, tentamos delinear a busca das respostas.

## **ASPECTOS METODOLÓGICOS**

### ***Como começar a estudar a reprodução dos peixes de riacho?***

Para o estudo da reprodução dos peixes de riacho e obtenção de seus atributos de história de vida é necessário ter claro os objetivos a atingir e o conhecimento do ambiente a ser amostrado. A reprodução da maioria dos peixes é cíclica, mas a duração de cada ciclo é variável, de acordo com a espécie. A maioria das espécies desova uma ou mais vezes ao ano, o que torna necessário que sejam previstas coletas mensais ou bimestrais ao longo de, pelo menos, um ano. As variações de pluviosidade, fluxo do rio, temperatura e fotoperíodo que ocorrem ao longo do ano podem funcionar como gatilhos para o início do processo reprodutivo. Assim, o registro de parâmetros ambientais ao longo do ciclo anual é necessário para que se possa associar a variação desses parâmetros com o desenvolvimento gonadal. Outro motivo está associado às mudanças climáticas, pois um período atipicamente seco ou chuvoso pode diferir bastante da média histórica e influenciar o ciclo reprodutivo de uma espécie.

O conhecimento prévio da série histórica de pluviometria antes de iniciar as amostragens trará importantes informações para planejamento e melhor conhecimento da área nesse aspecto. Em estudos envolvendo reprodução e estrutura populacional, é importante amostrar tanto as formas jovens quanto as adultas. A presença de ovos e larvas é um indicador inequívoco da reprodução, mas essa coleta é um grande desafio nos estudos de reprodução de peixes de riacho. Aspectos metodológicos da amostragem voltada para estudos sobre ovos e larvas de peixes de riacho são tratados em Alves *et al.* (2021).

A definição para as fases embrionárias e larval segue padrão descrito inicialmente para peixes marinhos (*e.g.* Kendall *et al.* 1984), mas adaptado para peixes de água doce por Nakatani *et al.* (2001). Para espécies *vivíparas* não há dificuldade na obtenção das formas iniciais de desenvolvimento, uma vez que as fêmeas grávidas as retêm no seu ovário. A descrição das etapas do desenvolvimento embrionário dessas espécies está disponível em Haynes (1995), por exemplo.

### ***Estudos naturalísticos***

As características que encontramos nos riachos, como águas claras, baixa profundidade e correnteza moderada favorecem estudos naturalísticos (ver Sabino 1999 para aspectos metodológicos). Observações *in loco* em riachos rasos permitem estudar comportamentos reprodutivos como o cuidado parental, por exemplo (*Gymnotus carapo*, por Crampton & Hopkins 2005; *Electrophorus varii* por Bastos 2020 – ambos Gymnotiformes, Gymnotidae). Muitas informações relevantes e inéditas podem ser obtidas com registro subaquático, por observação direta, fotos ou vídeos ou pela manutenção de indivíduos da espécie alvo em aquário (*e.g.* Anjos & Anjos, 2006; Lezama & Malabarba, 2021), sob condições controladas.

A identificação do sítio reprodutivo tem sido um dos grandes desafios para estudos de reprodução de peixes de riacho. Observar *in loco* a desova é algo bem raro, e a alternativa para coletar os ovos e as larvas é recorrer aos sítios mais prováveis de acordo com os padrões já observados e descritos para outros representantes do grupo, e registros em cativeiro. Breder & Rosen (1966) e Balon (1975) fizeram amplo trabalho de compilação de diversos

padrões reprodutivos de peixes. Grandes avanços vieram com os experimentos em laboratório controlando os parâmetros físicos e químicos da água dos aquários para estimular a reprodução (e.g. Nelson 1964, Kirschbaum & Schugardt 2002). Isso propiciou o estudo de alguns grupos de peixes com o registro do cuidado parental (Kirschbaum & Schugardt 2002), bem como a descrição das fases de desenvolvimento (Marinho 2017).

A busca ativa pelos sítios de desova é uma das alternativas. Para isso, o conhecimento da fauna local é fundamental, pois assim os esforços podem ser direcionados. Alguns Loricariidae desovam em cavidades, e deve-se buscar por sítios nos riachos que apresentem esse tipo de estrutura passível de receber a desova (Figura 2). Esses sítios podem conter estruturas naturais do riacho (troncos e galerias nas margens) como também artefatos (cano de PVC).

A importância de conhecer os peixes da área de estudo é ilustrada pelo caso de duas espécies sintópicas de *Rineloricaria* (Siluriformes, Loricariidae), com as mesmas demandas por cavidades que representam sítios de desova. Como definir a qual espécie pertence cada desova? A análise das gônadas frescas das duas espécies mostrou que uma das espécies apresenta ovócitos verde-esmeralda e, a outra, ovócitos amarelos (Marcelo Brito, dados não publicados). O prévio conhecimento tornou possível diferenciar as desovas pela coloração dos ovócitos. A presença do macho de uma das espécies junto da desova possibilitou confirmar o cuidado parental (Figura 2d). Pedras grandes, com frestas protegidas, em águas rápidas, também podem ser utilizadas como sítios de desova (Figura 2f), como reportado para *Neoplecostomus microps* (Siluriformes, Loricariidae) por Brito *et al.* (2016).

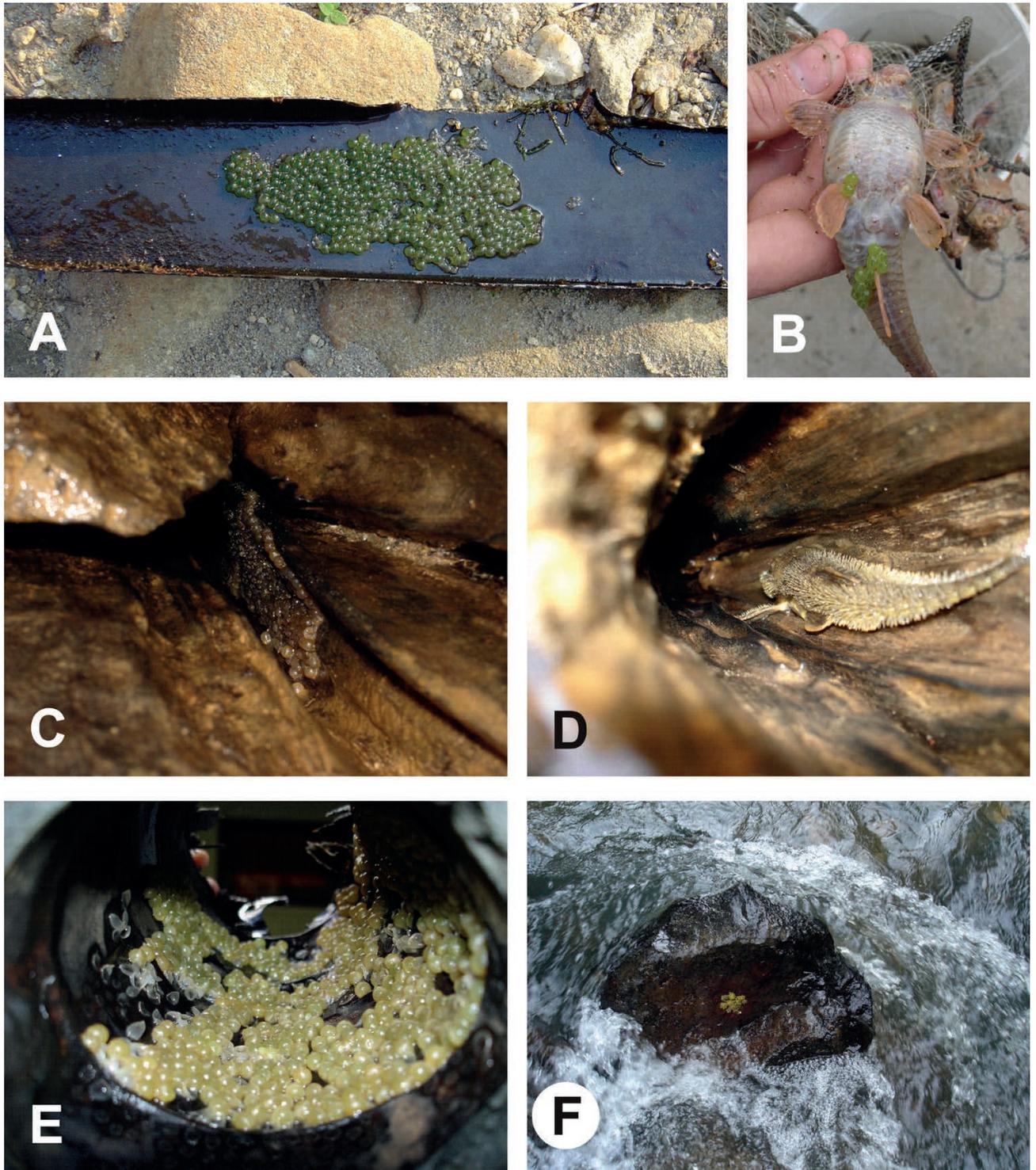
### **Análise dos peixes em laboratório**

Nikolsky (1963) foi seguido e adaptado por pesquisadores de biologia reprodutiva de peixes em todo o mundo, incluindo Soares (1979), que utilizou uma escala de maturação gonadal para avaliar aspectos reprodutivos de peixes de um igarapé amazônico. A principal base metodológica no Brasil para estudos envolvendo reprodução de peixes de riacho veio com a publicação das obras da Dra. Anna Emília Vazzoler (1936-1999, Figura 3):

“Manual de métodos para estudos biológicos sobre populações de peixes. Crescimento e Reprodução” no ano de 1981, e “Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática”, editada em 1996. Essa última publicação foi, e continua sendo, a bibliografia básica para estudos envolvendo reprodução de peixes, com mais de 2.000 citações, de acordo com o Google Acadêmico.

No laboratório, após a triagem, identificação da(s) espécie(s), biometria e pesagem dos exemplares frescos ou fixados (desaconselha-se manter em gelo), o próximo passo é a observação cuidadosa das características externas dos indivíduos, para identificar eventual dimorfismo sexual. Com base nas situações descritas no tópico anterior, recomenda-se buscar padrões no aparecimento de variações de tamanho, cor, morfologia e presença de ganchos em nadadeiras (Characiformes), odontódeos (Siluriformes), tubérculos, morfologia das papilas. A função das papilas anal e genital de *Compsura heterura* (Characiformes, Characidae) foi discutida por Lezama & Malabarba (2021) com base em sua morfologia em diferentes estágios do ciclo de vida, e durante a cópula e a desova. Espécies de *Hollandichthys* e *Rachoviscus* (Characiformes, Characidae) são também inseminadores típicos de riachos (da Mata Atlântica), com modificações aparentemente associadas à transferência de esperma (Bertaco & Malabarba 2013). No dimorfismo permanente, a característica se torna mais evidente quando o indivíduo atinge a fase adulta, e no dimorfismo sazonal, a característica se expressa no período da reprodução, atingindo seu ápice quando o peixe estiver apto à reprodução. Cabe enfatizar, portanto, a importância de coletas ao longo de todo o ciclo anual e a atenção redobrada no período reprodutivo. Pelo registro de comprimento e de peso, será possível avaliar se ocorre dimorfismo sexual na relação peso/comprimento na população e se machos e fêmeas se distribuem igualmente nas classes de comprimento. A ausência de classes de comprimento de um dos sexos pode indicar hermafroditismo e merece atenção e busca de outros indícios.

Realizadas as observações externas e o registro do possível dimorfismo sexual, segue-se a análise dos órgãos internos através da dissecação. Para esse processo é importante algum conhecimento



**Figura 2.** Desova de *Rineloricaria* sp.2 em uma calha de metal (a); fêmea de *Rineloricaria* sp.2 liberando os ovócitos ao ser manipulada (b); desova de *Rineloricaria* sp.1 na cavidade de um tronco (c) com o macho cuidando da desova (d); desova encontrada em bambu (e); desova de *Neoplecostomus microps* na face ventral de uma pedra em trecho de corredeira (f).

**Figure 2.** Spawning of *Rineloricaria* sp.2 in plate metal (a); female of *Rineloricaria* sp.2 releasing oocytes when manipulated (b); spawning of *Rineloricaria* sp.1 in the hollow wood (c) with the male taking care of the spawning (d); spawning found in a bamboo piece (e); spawning of *Neoplecostomus microps* on the ventral face of a rock in a rapid stretch (f).



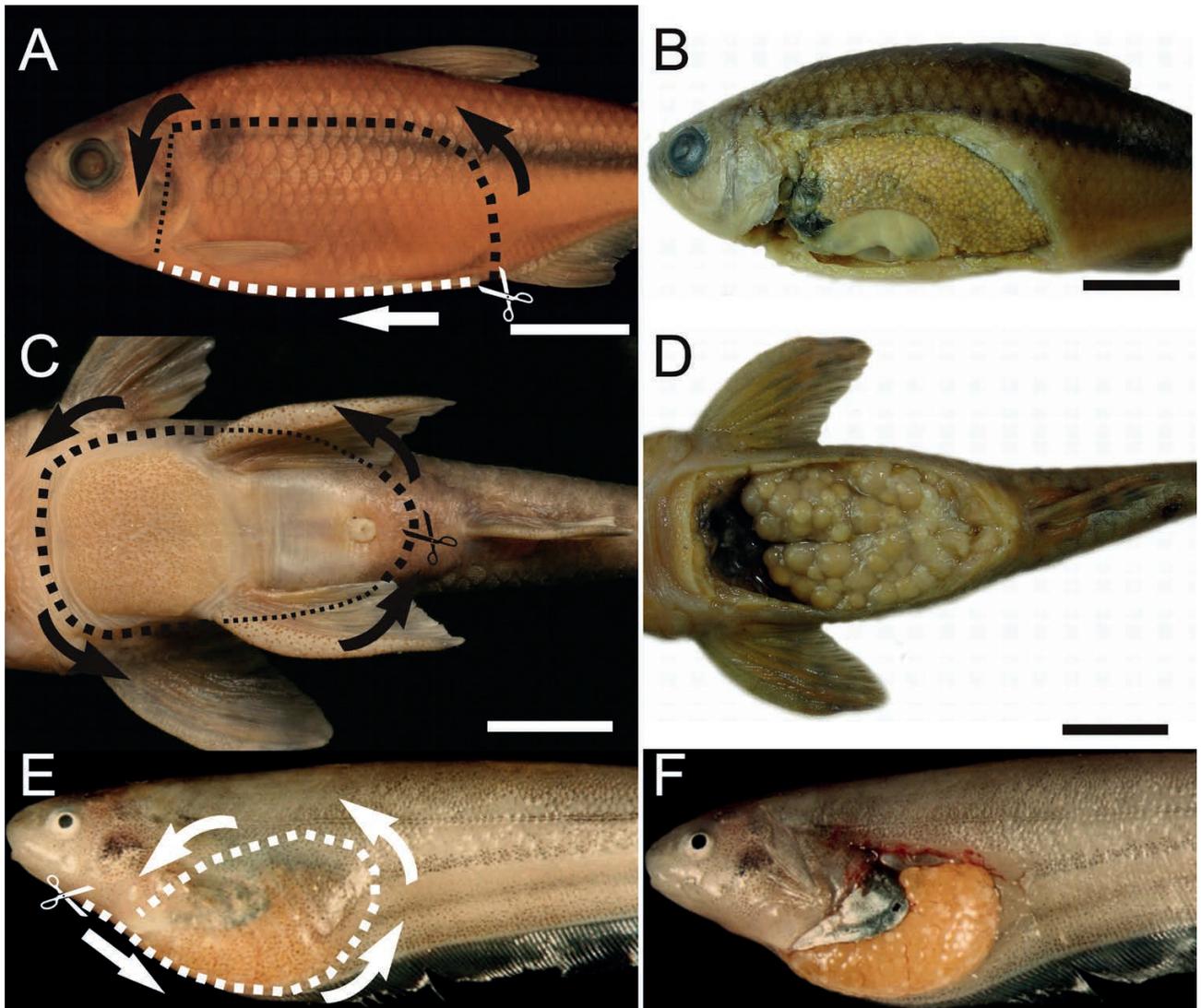
**Figura 3.** Anna Emília Amato de Moraes Vazzoler e a capa da sua obra “Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática.” Foto: Antonio Olinto Ávila da Silva.

**Figure 3.** Anna Emília Amato de Moraes Vazzoler and the cover of her work “Biology of the reproduction of teleost fish: theory and practice.” Photo: Antonio Olinto Ávila da Silva.

prévio da anatomia dos peixes em estudo e da topologia dos órgãos na cavidade celômica. Dentre os padrões de formato de corpo dos peixes (e.g. Keenleyside 1979), o de corpo lateralmente comprimido e o de corpo deprimido (comprimido dorso-ventralmente) são os mais comuns em peixes de riacho. Para peixes do primeiro padrão, a cavidade celômica acompanha a compressão do corpo, e as gônadas estão posicionadas lateralmente. A dissecação nesses espécimes pode ser realizada inicialmente com um pequeno corte próximo às papilas anal e urogenital, seguindo ventralmente em direção à cabeça do peixe (Figura 4a). Na sequência, inicia-se novamente, pela região das papilas anal e urogenital, um corte na lateral do corpo, contornando-se a cavidade celômica em direção à cabeça, seguindo de encontro ao final do primeiro corte (Figura 4a), de forma a abrir uma “janela” na lateral do peixe. Assim, teremos toda a cavidade celômica exposta para a localização da gônada (Figura 4b). Para peixes do segundo padrão, especialmente nos cascudos,

iniciamos o corte também próximo às papilas anal e urogenital, mas seccionamos em círculo apenas na região ventral (Figura 4c) do peixe para expor a cavidade celômica e ter acesso à gônada que está alojada na região dorsal (Figura 4d). Ao dissecar Gymnotiformes, é preciso atenção com a posição da gônada na cavidade, pois, na maioria das espécies, a massa visceral é comprimida e contorcida em um espaço celomático restrito, possivelmente em consequência adaptativa da priorização da porção posterior do corpo em musculatura transformada em órgão elétrico. No caso de espécies de *Eigenmannia* (Gymnotiformes, Sternopygidae), por exemplo, os ductos genital e intestinal abrem-se junto à sínfise branquial, inferiormente à boca. O corte, portanto, deverá seguir um semicírculo (Figuras 4e, f). Deve-se tomar cuidado em todos esses cortes para que a ponta da tesoura não penetre profundamente e seccione algum órgão do trato digestório ou as próprias gônadas.

Antes de retirar e pesar as gônadas e o



**Figura 4.** Modelo de disseção em peixes de riacho. Espécime de corpo lateralmente comprimido *Deuterodon intermedius* com (a) indicação dos cortes iniciando pela região ventral (seta e pontos brancos), seguido da lateral do corpo (seta e pontos negros) e (b) exposição da cavidade celômica. Espécime de corpo deprimido *Neoplecostomus microps* com (c) indicação do corte em toda a região ventral e (d) exposição da cavidade celômica. Disseção em *Eigenmannia* sp. com (e) indicação do corte iniciando na região ventral da cabeça, (f) contornando a lateral do corpo. Barra = 1 cm.

**Figure 4.** Dissection model in stream fish. Specimen of laterally compressed body *Deuterodon intermedius* with (a) indication of cuts starting at the ventral region (arrow and white dots), followed by the side of the body (arrow and black dots) and (b) exposure of the celomic cavity. Specimen of depressed body *Neoplecostomus microps* with (c) indication of the cut across the ventral region and (d) exposure of the celomic cavity. Dissection in *Eigenmannia* sp. with (e) indication of the cut starting at the ventral region of the head, (f) outlining the side of the body. Bar = 1 cm.

fígado, convém registrar em planilha, além do já mencionado volume ocupado, o sexo, o formato da gônada (filiforme, foliácea, saciforme) e, no caso das fêmeas, a presença de ovócitos visíveis a olho nu, a cor da gônada, a cor dos ovócitos maiores, e o grau de turgidez. Dos testículos, além da proporção na cavidade e o formato, deve-se registrar a cor, transparência e turgidez. Em alguns grupos de Siluriformes (Auchenipteridae,

Heptapteridae, Pimelodidae) o testículo apresenta franjas e, no caso dos Auchenipteridae, uma “vesícula seminal” (Melo *et al.* 2011). Essas características permitem descrever as gônadas em cada fase e confrontar com as classificações existentes. A partir do desenvolvimento celular são determinadas as fases ou estádios do ciclo reprodutivo. Vazzoler (1996) apresenta uma escala macroscópica e microscópica, fartamente

ilustrada, de fases ou estádios de maturação das fêmeas. Atualmente, a tendência é utilizar escalas de abrangência global, com padronização da terminologia, como as apresentadas por Nuñez & Duponchelle (2009) e Brown-Peterson *et al.* (2011) para fêmeas e machos. No entanto, ainda há espaço para publicações de escalas adaptadas para grupos específicos, como a de Waddell & Crampton (2018), para Gymnotiformes.

A importância das observações do pesquisador está no registro de características próprias da espécie que permitam complementação ou adaptação nas fases reprodutivas da escala adotada para o grupo ou espécie em questão. Ao selecionar a escala de maturação, é importante lembrar que, quanto maior o número de fases reprodutivas utilizadas, maiores são as chances de erro na determinação (Dias *et al.* 1998, Rodrigues-Filho *et al.* 2017), principalmente se o estudo estiver restrito à análise macroscópica. A análise microscópica requer investimento em termos de equipamentos, insumos e tempo para processamento, mas é a mais precisa, porque leva em consideração fases específicas do desenvolvimento celular, e evita o erro de determinação do sexo, principalmente em peixes fora do período reprodutivo (Dias *et al.* 1998). Em peixes de riacho é frequente a desova parcelada, a diferenciação macroscópica do ovário em final de maturação daquele que já liberou algum lote de ovócitos só é possível pela análise microscópica, em que ovócitos com presença de alvéolos corticais, ovócitos com vitelogenese completa e folículos vazios aparecem na mesma lâmina. A associação das duas técnicas de processamento, portanto, é a mais indicada.

Definido e registrado o sexo e a fase de maturação, as gônadas devem ser retiradas e pesadas e, depois fixadas, se forem destinadas à histologia. Para as primeiras lâminas da espécie em estudo, convém fixar e identificar a porção proximal, mediana e distal da gônada para verificar se a estrutura é homogênea nas três porções. Esse cuidado é necessário principalmente com testículos, pois em inseminadores e em bagres Pimelodidae, há distinção entre as regiões espermato gênica e secretora (Cruz & Santos 2004, Javonillo *et al.* 2009). Chegando à conclusão de que não há diferenças, opta-se pela porção mediana nas amostras posteriores.

No caso dos ovários, parte do órgão será destinada à histologia e parte à estimativa de fecundidade. Nos ovários maduros, a porção destinada à estimativa da fecundidade deve ser pesada, uma vez que parte da amostra seguirá para a análise histológica. Seja para caracterizar microscopicamente cada fase ou para confirmar o diagnóstico macroscópico, devem-se fixar ovários e testículos em formol 10% neutralizado, solução de Bouin ou formol de Lillie (Vazzoler 1996). Para análise do tipo de desova e estimativa da fecundidade, a recomendação é usar a solução de Gilson modificada (Vazzoler 1996). Alternativamente, pode-se utilizar hipoclorito de sódio a 1% (Choy 1985), mas é recomendado que previamente sejam feitos testes para ajustar a concentração ao material. Vazzoler (1996) fornece o passo a passo para a rotina histológica e em Menezes & São Thiago (1996) há recomendações para o processamento de gônadas emblocadas em parafina.

#### ***Parâmetros quantitativos da reprodução***

A relação peso/comprimento deve ser calculada para todos os indivíduos da amostra e para machos e fêmeas separadamente. Se machos e fêmeas apresentarem valores sobrepostos no intervalo de confiança da amostra total, pode-se utilizar a equação geral, pois são iguais em seu crescimento; se forem diferentes, há dimorfismo sexual no crescimento e as equações da relação peso/comprimento devem ser mantidas separadas.

A estrutura em tamanho dos indivíduos da população é analisada pela distribuição, por classes de tamanho, de machos e fêmeas separadamente. As classes podem ser definidas pela regra de Sturges (1926). Pode ocorrer dimorfismo sexual nessa distribuição indicando também se machos ou fêmeas alcançam maiores tamanhos na população.

A proporção entre os sexos deve ser avaliada na amostra total, por época do ano e pelas classes de tamanho. A relação esperada é 1:1 e pelo teste do Qui-quadrado (assumindo  $p = 0,05$ ) deve-se verificar se os desvios são significativos. Apesar de algumas populações de peixes apresentarem essa relação equitativa, em outras é possível encontrar a proporção desviada para um dos sexos (Nikolsky 1969, Vazzoler 1996). As razões para a desproporcionalidade podem variar. A

taxa de crescimento diferenciada em um dos sexos pode levar a esse desequilíbrio, assim como a mortalidade diferenciada em um dos sexos decorrente do maior investimento energético (reprodução *vs.* crescimento) (Fagundes *et al.* 2020), comportamento, seletividade no aparelho de pesca (*e.g.* tamanho da malha) e oferta de alimento (Nikolsky 1969, Casatti 2003).

O índice gonadosomático (IGS) é a razão entre o peso da gônada (Pg) e o peso total (Pt), expresso como porcentagem do Pt. Os valores máximos de IGS são um atributo reprodutivo importante, pois refletem o investimento energético de fêmeas e machos na reprodução. A distribuição dos valores médios de IGS (acompanhada de amplitude e desvio-padrão) ao longo do ano é um indicador confiável do período de reprodução. Em alguns casos, são plotados os valores empíricos de cada mês, o que destaca graficamente os valores individuais de IGS, a variação e o tamanho da amostra.

O índice hepatossomático (IHS) é calculado pela divisão do peso do fígado (Pf) pelo peso total (Pt) e expresso como porcentagem do Pt. Esse índice é utilizado porque pode se mostrar sensível ao período reprodutivo da população, dado que o fígado pode ter influência no aporte de energia para a vitelogenese. Pode-se também fazer a associação da gordura da cavidade celômica com a reprodução (índice de gordura celômica – IGC), mas a retirada da gordura deve ser feita de maneira bem cuidadosa. Algumas espécies apresentam a gordura em placas bem definidas na cavidade celômica (*e.g.* Pimelodidae, Heptapteridae), mas outros peixes têm a gordura entremeada nas vísceras (*e.g.* Curimatidae, Characidae, Loricariidae). Nesse último caso, o processo de separação da gordura é moroso e pode levar à pesagem de fragmento de vísceras, maximizando o peso e interferindo nos resultados.

O fator de condição (K) (*e.g.*, Le Cren, 1951, Camara *et al.* 2011) indica a condição fisiológica do peixe, traduzida pela variação do peso do indivíduo em relação ao comprimento. Quando as gônadas estão desenvolvidas, seu peso se reflete no fator de condição, o que o torna um indicador do período reprodutivo.

### ***Fecundidade, tipo de desova e primeira maturação***

Associado à análise de fecundidade é interessante aferir o diâmetro dos ovócitos, pois seu desenvolvimento está relacionado ao tipo de desova (Vazzoler 1996). Após liberar os ovócitos do estroma ovariano e preparar as alíquotas para a contagem e medição, é preciso decidir o método a ser utilizado. Para muitos peixes de riacho é possível fazer a contagem total dos ovócitos, como foi feito para o siluriforme *N. microps* (Braga *et al.* 2008, Alves *et al.* 2019), para o caraciforme *K. moenkhausii* (Ceneviva-Bastos *et al.* 2014) e para *Brachyopomus gauderio* (Gymnotiformes, Hypopomidae) (Giora *et al.* 2014). Para espécies com grande quantidade de ovócitos, utilizam-se sub amostras, como explicitado em Vazzoler (1996). O tipo de desova é determinado pela distribuição da frequência de ovócitos por classe de diâmetro em cada fase de maturação do ovário (ver passo a passo em Vazzoler 1996). Quando registramos peixes com dois grupos de ovócitos - reserva e em desenvolvimento - sendo que esses últimos têm o desenvolvimento sincronizado para eliminação em um só lote no período reprodutivo, definimos a desova como total, como, por exemplo, em espécies de *Deuterodon* (Mazzoni & Petito 1999, Vitule *et al.* 2008). Peixes com desova múltipla ou parcelada são caracterizados, além dos ovócitos de reserva, pela presença de dois ou mais lotes de ovócitos para serem liberados ao longo do período reprodutivo, como definido em *Pseudotothyris obtusa* (Siluriformes, Loricariidae) por Menezes *et al.* (2000), em *B. gauderio* por Giora *et al.* (2014) e em *Pseudotocinclus tietensis* (Siluriformes, Loricariidae) por Rodrigues-Filho *et al.* (2017). Já espécies com desenvolvimento ovocitário assíncronico, como *Astyanax scabripinnis* (Characiformes, Characidae), estudado por Veloso-Júnior *et al.* (2009), têm a desova do tipo intermitente, ou seja, ocorre a ovulação ao longo de todo o ano.

O comprimento dos peixes na primeira maturação ( $L_{50}$ ) é um atributo valioso porque representa a entrada do indivíduo na idade adulta. Quando há poucos indivíduos juvenis na amostra, é usual tratar como um indicador da primeira maturação da população, o tamanho da menor fêmea madura e do menor macho maduro. Quando a amostra contempla jovens e adultos, pode-se

utilizar o método gráfico de Vazzoler (1996), que se baseia na proporção entre fêmeas juvenis e fêmeas adultas. A separação entre fêmeas juvenis e fêmeas adultas em repouso (entre dois ciclos reprodutivos) de tamanhos semelhantes é feita com mais segurança com a análise microscópica. Pode-se também utilizar um modelo logístico baseado naquela proporção ou a relação peso/comprimento e suas possíveis ligações com a maturidade sexual dos peixes (Fontoura *et al.* 2010). Soares *et al.* (2020) comparam quatro métodos disponíveis para obter a primeira maturação de um pequeno bagre de riacho, e demonstram a importância da análise microscópica para uma estimativa confiável.

## CONCLUSÃO

Em um país megadiverso como o Brasil, que apresenta a maior riqueza de peixes de água doce do mundo, pouco se conhece sobre a reprodução da fauna de riachos se comparado aos peixes da calha principal das grandes bacias hidrográficas. Infelizmente, a pesquisa em história natural tem sido marginalizada, apesar da sua reconhecida importância como elemento transdisciplinar (Barrows *et al.* 2016). Os atributos reprodutivos representam uma ferramenta para a avaliação da qualidade ambiental, à medida que podem ser indicadores de condições adversas e contribuir para o gerenciamento e conservação das espécies. Estudos comparativos com abordagem evolutiva trazem novas perspectivas para a descoberta de características e padrões dentro dos grupos. Pesquisa em áreas ainda pouco estudadas devem ser incentivadas, como embriogênese e desenvolvimento larval, idade verificada por meio de anéis de crescimento dos otólitos (ver Vaz-dos-Santos & Silveira 2021), estudos naturalísticos relacionados ao comportamento reprodutivo, localização de sítios de desova e área de vida. Outros pontos importantes são a associação de atributos reprodutivos à estrutura conceitual das estratégias reprodutivas e a padronização na terminologia e nos métodos. A morfologia dos tecidos gonadais e ultraestrutura dos gametas são ferramentas poderosas, não só para o conhecimento dos padrões reprodutivos, como para parâmetros aliados em análises filogenéticas (Quaggio-Grassiotto *et al.* 2012), ampliando o

campo comparativo e possibilitando novas proposições para os grupos, em complemento à taxonomia tradicional e molecular.

A avaliação do investimento energético na reprodução em ambientes sazonais (Röpke *et al.* 2019) é uma abordagem pouco explorada em peixes de riacho que pode oferecer uma visão diferenciada sobre o quanto as espécies canalizam energia ao longo do ciclo em função da estocasticidade ambiental. Uma maior série temporal de dados pode fornecer uma visão interessante acerca dessa contribuição em períodos extremos.

A confirmação de zigoparidade (Fukakusa *et al.* 2020) em *C. heterura* certamente é um estímulo para investigações semelhantes em outras espécies inseminadoras, assim como o estudo de Lezama & Malabarba (2021), que confirma e elucida a transferência dos espermatozoides na mesma espécie. Para L.R. Malabarba (Universidade Federal do Rio Grande do Sul, comunicação pessoal) “a abordagem de análise da morfologia das estruturas genitais é um campo rico a ser descoberto para explicar as transferências de espermatozoides. Eu imagino que deva haver outras modificações associadas à estratégia dos inseminadores, presentes em linhagens diferentes de Characidae”.

Os Poeciliidae também são excelentes modelos para estudos relacionados aos atributos da história de vida como variações no tamanho, número e desenvolvimento dos embriões (Gomes-Jr. & Monteiro 2007, Rius *et al.* 2019). Como as gerações ocorrem em intervalos curtos de tempo em relação a espécies de grande porte, estudos podem ser conduzidos em ambiente natural (Casatti *et al.* 2006, Arcanjo *et al.* 2013) ou em laboratório (Araújo & Monteiro 2013), já que são espécies que se adaptam facilmente às condições de cativeiro. Além disso, os pecilídeos são bons modelos para testar hipóteses ecológicas associadas a escolhas de alocação energética na prole, como também estudos relacionados ao comportamento reprodutivo e seleção sexual.

## AGRADECIMENTOS

A Antonio Olinto Ávila da Silva, pela autorização de uso fotografia da Dra. Anna Emília Vazzoler. À Carolina Vieira, pelo suporte do material

bibliográfico. À Miriam P. Albrecht pela revisão do Abstract. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa a MFGB (Processo 306851/2018-0). Aos revisores anônimos pelos comentários construtivos na versão inicial do manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Julio-Jr., H. F., & Petrere-Jr., M. 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: I. G. Cowx (Ed.), Rehabilitation of freshwater fisheries. pp. 171-184. Osney Mead, Oxford: Fishing News Books.
- Agostinho, A. A., Mendes, V. P., Suzuki, H. I., & Canzi, C. 1993. Avaliação da atividade reprodutiva da comunidade de peixes dos primeiros quilômetros a jusante do Reservatório de Itaipu. Revista UNIMAR, 15(suplemento), 175–189.
- Alves, C. B. M., Pompeu, P. S., Mazzoni, R., & Brito, M. F. G. 2021. Avanços em métodos de coleta de peixes e caracterização de habitat de riachos tropicais. Oecologia Australis, 25(2), 247–265. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.03
- Alves, V. C., Brito, M. F. G., & Caramaschi, E. P. 2019. Reproductive biology of the armored catfish *Neoplecostomus microps* in a coastal Atlantic Forest stream, southeastern Brazil. Aquatic Biology, 2019(28), 45–53. DOI: 10.3354/ab00706
- Amaral, M. F., Aranha, J. M. R., & Menezes, M. S. 1998. Reproduction of the freshwater catfish *Pimelodella pappenheimi* in Southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 33(2), 106–110.
- Anjos, H. D. B. & Anjos C. R. 2006. Biologia reprodutiva e desenvolvimento embrionário e larval do cardinal tetra, *Paracheirodon axelrodi* Schultz, 1956 (Characiformes: Characidae), em laboratório. Boletim do Instituto de Pesca, 32(2): 151–160.
- Ângulo, M. A., Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Luz-Agostinho, K. D. G., & Agostinho, C. S. 2016. Impoundments affect fish reproduction regardless of reproductive strategy. Lakes & Reservoirs, 21(4), 362–374. DOI: 10.1111/lre.12151
- Araújo, L. G., & Monteiro, L. R. 2013. Growth pattern and survival in populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient: a common garden study. Environmental Biology of Fishes, 96(8), 941–951. DOI: 10.1007/s10641-012-0089-z
- Arcanjo, R. B., Souza, L. P., Rezende, C. F., & Silva, J. F. 2013. Embryonic development and nourishment in the viviparous fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Acta Zoologica, 95(4), 493–500. DOI: 10.1111/azo.12046
- Azevedo, M. A., Malabarba, L. R., & Fialho, C. B. 2000. Reproductive biology of the inseminating Glandulocaudine *Diapoma speculiferum* Cope (Teleostei: Characidae). Copeia, 2000(4), 983–989. DOI: https://doi.org/fvsbnx
- Baicere-Silva, C. M., Ferreira, K. M., Malabarba, L. R., Benine, R. C., & Quagio-Grassiotto, I. 2011. Spermatic characteristics and sperm evolution on the subfamily Stevardiinae (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). Neotropical Ichthyology, 9(2), 377–392. DOI: 10.1590/S1679-62252011005000014
- Bailly, D., Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., & Luiz, E. A. 2005. Características reprodutivas de espécies de *Astyanax* e sucesso na colonização de reservatórios do rio Iguaçu - PR. In: L. Rodrigues, S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes (Eds.) Biocenoses em Reservatórios: padrões espaciais e temporais. pp. 243–252. São Carlos: Editora Rima.
- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. Journal of the Fisheries Board of Canada, 32(6), 821–864. DOI: 10.1139/f75-110
- Barbieri, G. 1992. Biologia de *Astyanax scabripinnis paranae* (Characiformes, Characidae) do ribeirão do Fazzari, São Carlos, Estado de São Paulo. II – Aspectos quantitativos da reprodução. Revista Brasileira de Biologia, 52, 589-596.
- Barrows, C. W., Murphy-Mariscal, M. L., & Hernandez, R. R. 2016. At a crossroads: the nature of natural history in the twenty-first century. BioScience, 66(7), 592–599. DOI: 10.1093/biosci/biw043
- Bastos, D. A. 2020. História natural de poraquês (*Electrophorus* spp.), Gymnotiformes: Gymnotidae. Doctoral thesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. p. 108.

- Becker, F. G., Carvalho, S., & Hartz, S. M. 2008. Life-history of the South American darter, *Characidium pterostictum* (Crenuchidae): evidence for small scale spatial variation in a piedmont stream. *Neotropical Ichthyology*, 6(4), 591–598. DOI: 10.1590/S1679-62252008000400007
- Becker, F. G., Fires, L. C. C., Guimarães, T. F. R., & Menezes, B. A. M. 2010. Pesquisa sobre reprodução de populações naturais de peixes no Brasil (2001-2010): um breve panorama sobre tendências e lacunas. *Boletim SBI*, 100: 40–44.
- Bertaco, V. L., & Malabarba, L. R. 2013. A new species of the characid genus *Hollandichthys* Eigenmann from coastal rivers of southern Brazil (Teleostei: Characiformes) with a discussion on the diagnosis of the genus. *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 767–778. DOI: 10.1590/S1679-62252013000400004
- Beverton, R. J. H., & Holt, S. J. 1959. A review of the lifespan and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. *Ciba Foundation Colloquia on Ageing*, 5, 142–180.
- Blackburn, D. G. 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology*, 276(8), 961–990. DOI: 10.1002/jmor.20272
- Braga, F. M. S., Gomiero, L. M., & Souza, U. P. 2008. Aspectos da reprodução e alimentação de *Neoplecostomus microps* (Loricariidae, Neoplecostominae) na microbacia do Ribeirão Grande, serra da Mantiqueira oriental (Estado de São Paulo). *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 30(4), 455–463. DOI: 10.4025/actasciobiolsci.v30i4.301
- Breder, C. M., & Rosen, D. E. 1966. *Modes of reproduction in fishes*. New York: Natural History Press. 941 p.
- Brito, M. F. G., Lazzarotto, H., & Caramaschi, E. P. 2016. Life-history features of a rapids-dwelling loricariid catfish from Atlantic forest streams, Brazil. *Biota Neotropica*, 16(2), e20150068. DOI: 10.1590/1676-0611-BN-2015-0068
- Britto, M. R., & Reis, R. E. 2005. A new *Scleromystax* species (Siluriformes: Callichthyidae) from coastal rivers of Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3(4), 481–488. DOI: 10.1590/S1679-62252005000400005
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., & Lowerre-Barbieri, S. K. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1), 52–70. DOI: 10.1080/19425120.2011.555724
- Burns, J. R., & Weitzman, S. H. 2005. Insemination in ostariophysan fishes. In: H. J. Grier & M. C. Uribe (Eds.), *Viviparous Fishes*. pp. 107–34. Homestead: New Life Publications.
- 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). *Journal of Morphology*, 224, 131–145. DOI: 10.1002/jmor.1052240203
- Camara, E. M., Caramaschi, E. P., & Petry, A. C. 2011. Fator de condição: bases conceituais, aplicações e perspectivas de uso em pesquisas ecológicas com peixes. *Oecologia Australis*, 15(2), 249–274. DOI: 10.4257/oeco.2011.1502.05
- Casatti, L. 2003. Biology of a catfish, *Trichomycterus* sp. (Pisces, Siluriformes), in a pristine stream in the Morro do Diabo State Park, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2), 105–110. DOI: 10.1076/snfe.38.2.105.15928
- Casatti, L., Carvalho, F. R., Veronezi, J. L., & Lacerda, D. R. 2006. Reproductive biology of the Neotropical superfetaceous *Pamphorichthys hollandi* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 17(1), 59–64.
- Castro, R., & Polaz, C. N. 2020. Peixes de pequeno porte: a porção maior e mais ameaçada da fauna megadiversa de peixes de água doce neotropicais. *Biota Neotropica*, 20(1): e20180683. DOI: 10.1590/1676-0611-bn-2018-0683
- Cavalcante, E. D., & Steinmuller, M. I. 2017. Rodolpho von Ihering e a Comissão Técnica de Piscicultura do Nordeste: a descoberta da técnica da hipofixação no Açude Bodocongó em Campina Grande - PB (1934-1935). *Revista do Instituto Histórico e Geográfico do Rio Grande do Sul*, 2017(152), 129–155.
- Ceneviva-Bastos, M., Taboga, S. R., & Casatti, L. 2014. Microscopic evidence of the opportunistic reproductive strategy and early sexual maturation of the small-sized Characin

- Knodus moenkhausii* (Characidae, Pisces). Anatomia Histologia Embryologia, 44(2015), 72–80. DOI: 10.1111/ahe.12112
- Choy, S. C. 1985. A rapid method for removing and counting eggs from fresh and preserved decapod crustaceans. Aquaculture, 48(3-4), 369–372. DOI: 10.1016/0044-8486(85)90139-5
- Crampton, W. G. R., & Hopkins, C. D. 2005. Nesting and paternal care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species. Copeia, 2005(1), 48–60. DOI: 10.1643/CI-04-056R1
- Cruz, R. J. G., & Santos, J. E. D. 2004. Testicular structure of three species of neotropical freshwater pimelodids (Pisces, Pimelodidae). Revista Brasileira de Zoologia, 21(2), 267–271. DOI: 10.1590/S0101-81752004000200016
- Dala-Corte, R. B., & Fialho, C. B. 2014. Reproductive tactics and development of sexually dimorphic structures in a stream-dwelling characid fish (*Deuterodon stigmaturus*) from Atlantic Forest. Environmental Biology of Fishes, 97(10), 1119–1127. DOI: 10.1007/s10641-013-0202-y
- DeMarais, A., & Oldis, D. 2005. Matrotrophic transfer of fluorescent microspheres in poeciliid fishes. Copeia, 2005(3), 632–636. DOI: 10.1643/CG-04-207R
- Dias, J. F., Peres-Rios, E., Chaves, P. T. C., & Rossi-Wongtschowski, C. L. D. B. 1998. Análise macroscópica dos ovários de teleósteos: problemas de classificação e recomendações de procedimentos. Revista Brasileira de Biologia, 58(1), 55–69.
- Fagundes, P. C., Dala-Corte, R. B., & Azevedo, M. A. 2020. Life history traits of a small-sized characid fish (*Diapoma alburnum*) in a subtropical river of Brazil. Pan-American Journal of Aquatic Sciences, 15(1), 39–48.
- FAO. 2020. The State of World Fisheries and Aquaculture 2020. In brief. Sustainability in action. Rome. DOI: 10.4060/ca9231en
- Fenerich, N. A., Narahara, M. Y., & Godinho, H. M. 1975. Curva de crescimento e primeira maturação sexual do mandi *Pimelodus maculatus* Lac. 1803 (Pisces, Siluroidei). Boletim do Instituto de Pesca, 4(1), 15–28.
- Fontoura, N. F., Jesus, A. S., Larre, G. G., & Porto, J. R. 2010. Can weight/length relationship predict size at first maturity? A case study with two species of Characidae. Neotropical Ichthyology, 8(4), 835–840. DOI: 10.1590/S1679-62252010005000013
- Fukakusa, C. K., Mazzoni, T. S., & Malabarba, L. R. 2020. Zygoparity in Characidae—the first case of internal fertilization in the teleost cohort Otomorpha. Neotropical Ichthyology, 18(1), e190042, 2020. DOI: 10.1590/1982-0224-2019-0042
- Garutti, V. 1989. Contribuição ao conhecimento reprodutivo de *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), em cursos de água da bacia do rio Paran. Revista Brasileira de Biologia, 49(2), 489–495.
- Giora, J., Tarasconi, H. M., & Fialho, C. B. 2014. Reproduction and feeding of the electric fish *Brachyhyppopomus gauderio* (Gymnotiformes: Hypopomidae) and the discussion of a life history pattern for gymnotiforms from high latitudes. PloS one, 9(9), e106515. DOI: 10.1371/journal.pone.0106515
- Godinho, H. M., Ferri, S., Medeiros, L. O., & Barker, J. M. B. 1974. Morphological changes in the ovary of *Pimelodus maculatus* Lacpde, 1803 (Pisces, Siluroidei) related to the reproductive cycle. Revista Brasileira de Biologia, 34(4), 581–588.
- Godoy, M. P. 1954. Locais de desova de peixes num trecho do rio Mogi Guaçu, Estado de So Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Biologia, 14(4), 375–396.
- Godoy, M. P. 1967. Dez anos de observaes sobre periodicidade migratria de peixes do rio Mogi-Guaçu. Revista Brasileira de Biologia, 27(1), 1–12.
- Gomes-Jr, J. L., & Monteiro, L. R. 2007. Size and fecundity variation in populations of *Poecilia vivipara* Block & Schneider (Teleostei; Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. Journal of Fish Biology, 71(6), 1799–1809. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01653.x
- Gorini-Pacheco, B., Zandon, E., & Mazzoni, R. 2018. Predation effects on matrotrophy, superfetation and other life history traits in *Phalloceros harpagos*. Ecology of Freshwater Fish, 27 (1): 442–452. DOI: 10.1111/eff.12359
- Haynes, J. L. 1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. Copeia, 1995(1), 147–154. DOI: 10.2307/1446809

- Javonillo, R., Burns, J. R., & Weitzman, S. H. 2007. Reproductive morphology of *Brittanichthys axelrodi* (Teleostei: Characidae), a miniature inseminating fish from South America. *Journal of Morphology*, 268(1), 23–32. DOI: 10.1002/jmor.10500
- Javonillo R., Burns, J. R., & Weitzman, S.H. 2009. Sperm modifications related to insemination, with examples from the Ostariophysi. In: B. G. M. Jamieson (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes*. pp.723–763. Enfield: Science Publishers.
- Keenleyside, M. H. A. 1979. *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Berlin: Springer-Verlag: 208 p.
- Kendall, A. W. Jr., Ahlstrom, E. H. & Moser, H. G. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. In: H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall & S. L. Richardson (Eds.), *Ontogeny and Systematics of Fishes*. pp. 11–22. Lawrence, KS: Allen Press.
- Kirschbaum, F., & Schugardt, C. 2002. Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes. *Journal of Physiology-Paris*, 96(5-6), 557–566. DOI: 10.1016/S0928-4257(03)00011-1
- Kodric-Brown, A. 1998. Sexual dichromatism and temporary color changes in the reproduction of fishes. *American Zoologist*, 38(1), 70–81. DOI: 10.1093/icb/38.1.70
- Kramer, D. L. 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology*, 59(5), 976–985. DOI: 10.2307/1938549
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology*, 20(2), 201–219. DOI: 10.2307/1540
- Lezama, A. Q., & Malabarba, L. R. 2021. The genital and anal papillae of *Compsura heterura* (Characidae: Cheirodontinae): morphological structure and possible role in insemination. *Neotropical Ichthyology*, 19(1), e200079. DOI: 10.1590/1982-0224-2020-0079
- Lima, V.L. 2021. Características reprodutivas de três espécies de peixes elétricos (Gymnotiformes) em igarapés da Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará. Master thesis. Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro. p. 78.
- Lopes, C. A., Benedito-Cecílio, E., & Agostinho, A. A. 2000. The reproductive strategy of *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) in the Paraná river basin: the effect of Reservoirs. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(2), 255–266. DOI: 10.1590/S0034-71082000000200009
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge: Cambridge University Press: p. 382.
- Machado, G., Giaretta, A. A., & Facure, K. G. 2002. Reproductive cycle of a population of the guaru, *Phalloceros caudimaculatus* (Poeciliidae), in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(1), 15–18. DOI: 10.1076/snfe.37.1.15.2115
- Marinho, M. M. F. 2017. Comparative development in *Moenkhausia pittieri* and *Paracheirodon innesi* (Ostariophysi: Characiformes) with comments on heterochrony and miniaturization in the Characidae. *Journal of Fish Biology*, 91(3), 851–865. DOI: 10.1111/jfb.13384
- Mazzoni, R., Caramaschi, E. P., & Fenerich-Verani, N. 2002. Reproductive biology of a characidiinae (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, Maricá-RJ. *Brazilian Journal of Biology*, 62(3), 487–494. DOI: 10.1590/S1519-69842002000300013
- Mazzoni, R., & Iglesias-Rios, R. 2002. Environmentally related life history variations in *Geophagus brasiliensis*. *Journal of Fish Biology*, 61(6), 1606–1618. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb02501.x
- Mazzoni, R., Mendonça, R. S., & Caramaschi, E. P. 2005. Reproductive biology of *Astyanax janaeirensis* (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba River, Maricá, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 65(4), 643–649. DOI: 10.1590/S1519-69842005000400012
- Mazzoni, R., & Petito, J. 1999. Reproductive biology of a Tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidae) of the Ubatiba fluvial system, Maricá-RJ. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 42(4), 455–461. DOI: 10.1590/S1516-89131999000400011
- Melo, R. M. C., Arantes, F. P., Sato, Y., Santos, J. E., Rizzo, E., & Bazzoli, N. 2011. Comparative morphology of the gonadal structure related to reproductive strategies in six species of neotropical catfishes (Teleostei: Siluriformes).

- Journal of Morphology, 272(5), 525–535. DOI: 10.1002/jmor.10931
- Menezes, M. S., & Caramaschi, E. P. 1994. Características reprodutivas de *Hypostomus* sp. grupo *H. punctatus* (Siluriformes, Loricariidae) no rio Ubatiba (Maricá, RJ), sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 54(3), 503–513.
- Menezes, M. S., & São Thiago, H. 1996. Descrição de um novo procedimento histológico para gônadas de peixes de água doce. *Revista Unimar*, 18(2), 293–297.
- Menezes, M. S., Takeuti, D. D. F., Aranha, J. M. R., & Verani, J. R. 2000. Desenvolvimento gonadal de machos e fêmeas de *Pseudotothyris obtusa* (Ribeiro, 1911) (Loricariidae, Hypoptopomatinae). *Acta Biológica Paranaense*, 29(1, 2, 3, 4), 89–100.
- Menezes, N. A., & Weitzman, S. H. 2009. Systematics of the neotropical fish subfamily Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 7(3), 295–370. DOI: 10.1590/S1679-62252009000300002.
- Meschiatti, A. J., & Arcifa, M. S. 2009. A review on the fish fauna of Mogi-Guaçu River basin: a century of studies. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21(1), 135–159.
- Michelson, Y. S., & Liu, M. 2008. Functional hermaphroditism in fishes. *Fish and Fisheries*, 9(1), 1–43. DOI: 10.1111/j.1467-2979.2007.00266.x
- Moraes, M., Silva Filho, J. J., Costa, R., Miranda, J. C., Rezende, C. F., & Mazzoni, R. 2013. Life history and ontogenetic diet shifts of *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein 1823) (Osteichthyes, Siluriformes) from a coastal stream of Southeastern Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, 9(2), 300–309.
- Nakatani, K., Agostinho, A. A., Bialezki, A., Sanches, P. V., Makrakis, M. C., Pavanelli, C. S., 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. Maringá: EDUEM: p. 378.
- Nelson, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi: Characidae). University of California Publications Zoology, 75, 59–152.
- Nikolsky, G. V. 1963. The ecology of fishes. London: Academic press: p. 352.
- Nikolsky, G. V. 1969. Theory of fish population dynamics. Edinburgh: Oliver & Boyd: p. 323.
- Nomura, H. 1975. Fecundidade, maturação sexual e índice gônado-somático de lambaris do gênero *Astyanax* Baird & Girard, 1854 (Osteichthyes, Characidae), relacionados com fatores ambientais. *Revista Brasileira de Biologia*, 35(4), 775–798.
- Nuñez, J., & Duponchelle, F. 2009. Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35(1), 167–180. DOI: 10.1007/s10695-008-9241-2
- Oliveira, C. L. C., Malabarba, L. R., & Burns, J. R. 2012. Comparative morphology of gill glands in externally fertilizing and inseminating species of cheirodontine fishes, with implications on the phylogeny of the family Characidae (Actinopterygii: Characiformes). *Neotropical Ichthyology*, 10(2), 349–360. DOI: 10.1590/S1679-62252012005000005
- Oliveira, N. C. C. D. 2018. A grande aceleração e a construção de barragens hidrelétricas no Brasil. *Varia Historia*, 34(65), 315–346. DOI: 10.1590/0104-87752018000200003
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 168(4), 335–557.
- Pelicice, F. M., Pompeu, P. S., & Agostinho, A. A. 2015. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16(4), 697–715. DOI: 10.1111/faf.12089
- Py-Daniel, L., & Cox-Fernandes, C. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia. *Acta Amazônica*, 35(1), 97–110.
- Quagio-Grassiotto, I., Malabarba, L. R., Azevedo, M. A., Burns, J. R., Baicere-Silva, C. M., & Quevedo, R. 2012. Unique derived features in spermiogenesis and sperm morphology supporting a close relationship between the species of *Hollandichthys* and *Rachoviscus* (Characiformes: Characidae). *Copeia*, 2012(4), 609–625. DOI: 10.1643/CG-11-171
- Reznick, D., Callahan, H., & Llauredo, R. 1996. Maternal effects on offspring quality in poeciliid fishes. *American Zoologist*, 36(2), 147–156. DOI: 10.1093/icb/36.2.147
- Rius, B. F., Petry, A. C., Langerhans, R. B.,

- Figueiredo-Barros, M. P., Bozelli, R. L., Honda, L. K., Nova, C. C., & Araújo, M. S. 2019. Correlates of life-history variation in the livebearing fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) inhabiting an environmental gradient. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(3), 436–446. DOI: 10.1093/biolinnean/bly208
- Rodrigues-Filho, J. A., Honji, R. M., Mello, P. H., Borella, M. I., Hilsdorf, A. W., & Moreira, R. G. 2017. Reproductive biology of *Pseudotocinclus tietensis* (Siluriformes: Loricariidae: Hypoptopomatinae), a threatened fish species. *International Journal of Aquatic Biology*, 5(3), 218–227. DOI: 10.22034/ijab.v5i3.260
- Rodrigues, R. R., Carvalho, L. N., Zuanon, J., & Del-Claro, K. 2009. Color changing and behavioral context in the Amazonian Dwarf Cichlid *Apistogramma hippolytae* (Perciformes). *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 641–646. DOI: 10.1590/S1679-62252009000400013
- Romagosa, E., Godinho, H. M., & Narahara, M. Y. 1984. Tipo de desova e fecundidade de *Curimatus gilberti* (Quoy & Gaimard, 1824), da Represa de Ponte Nova, Alto Tietê. *Revista Brasileira de Biologia*, 44(1), 1–8.
- Röpke, C. P., Pires, T. H., Winemiller, K. O., Fex Wolf, D., Deus, C. P., & Amadio, S. 2019. Reproductive allocation by Amazon fishes in relation to feeding strategy and hydrology. *Hydrobiologia*, 826(1), 291–305. DOI: 10.1007/s10750-018-3740-7
- Sabino, J. 1999. Comportamento de peixes de riachos: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. In: E. P. Caramaschi, R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (Eds.), *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*. pp. 183–208. Rio de Janeiro: PPGGE-UFRJ.
- Sá, M. D. F. P. D., Fragoso-Moura, E. N., Fenerich-Verani, N., & Ferro, D. A. D. M. 2008. Occurrence of intersexuality in “Lambaris”, *Astyanax scabripinnis* (Jenyns, 1842), small characids from the Brazilian streams. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(2), 315–322. DOI: 10.1590/S1516-89132008000200011
- Santos, E. P. 1978. Dinâmica de populações aplicada à pesca e piscicultura. São Paulo: HUCITEC: p. 129.
- Santos, R. N. 2012. Estratégias reprodutivas de peixes de um rio impactado por empreendimento hidrelétrico na Amazônia Central. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia de Água Doce e Pesca Interior, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. p. 102.
- Schubart, O. 1954. A piracema no Rio Mogi-Guassu, SP. *Dusenya*, 5(1), 49–59.
- Soares, B. E., Barros, T. F., Hashiguti, D. T., Pereira, D. C., Ferreira, K. C. F., & Caramaschi, E. P. 2020. Traditional approaches to estimate length at first maturity ( $L_{50}$ ) retrieve better results than alternative ones in a Neotropical heptapterid. *Journal of Fish Biology*, 97(5): 1393–1400. DOI:10.1111/jfb.14505
- Soares, M. G. M. 1979. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazônica*, 9(2), 325–352.
- Sturges, H. A. 1926. The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association*, 21(153), 65–66.
- Suzuki, H. I., & Agostinho, A. A. 1997. Reprodução de peixes do reservatório de Segredo. In: A. A. Agostinho & L. C. Gomes, (Eds.), *Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo*. pp.163-182. Maringá: EDUEM.
- Vaz-dos-Santos, A., & Silveira, E. L. 2021. Idade e crescimento de peixes de riachos: métodos e desafios para a obtenção de estimativas robustas. *Oecologia Australis*, 25(2), 345–367. DOI: 10.4257/oeco.2021.2502.08
- Vazzoler, A. E. A. M. 1981. Manual de métodos para estudos biológicos sobre populações de peixes. *Crescimento e Reprodução*. Brasília: CNPq: Programa Nacional de Zoologia: p. 108.
- Vazzoler, A. E. A. M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM: p. 169.
- Vazzoler, A. E. A. M., & Menezes, N. A. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysii). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4), 627–640.
- Veloso-Júnior, V. C.; Guimarães-Cruz, R. J.; Barros, M. D. M.; Barata, R. S. L. & Santos, J. E. 2009. Reproduction of the lambari *Astyanax scabripinnis* (Jenyns, 1842) (Pisces: Characidae) in a small stream in Southeastern Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 25(3), 314–320. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2008.01152.x

- Vieira, C. S., Bartolette, R., & Brito, M. F. G. 2016. Comparative morphology of bony hooks of the anal and pelvic fin in six neotropical characid fishes (Ostariophysi: Characiformes). *Zoologischer Anzeiger*, 260, 57–62. DOI: 10.1016/j.jcz.2016.01.003
- Vitule, J. R. S., Braga, M. R., & Aranha, J. M. R. 2008. Population structure and reproduction of *Deuterodon langei* Travassos, 1957 (Teleostei, Characidae) in a Neotropical stream basin from the Atlantic Forest, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(6), 1187–1198. DOI: 10.1590/S1516-89132008000600014
- Waddell, J. C., & Crampton, W. G. R. 2018. A simple procedure for assessing sex and gonadal maturation in gymnotiform electric fish. *Aqua, International Journal of Ichthyology*, 24(1), 1–8.
- Wiley, M. L., & Collette, B. B., 1970. Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 143, 143–216.
- Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241. DOI: 10.1007/BF00379810
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 872–885. DOI: 10.1139/f05-040
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, E. P. 2008. Fish ecology in tropical streams. In: D. Dudgeon (Ed.), *Tropical stream ecology*. pp. 107–146. San Diego: Elsevier.
- Wootton, R. J. 1984. Introduction: Tactics and Strategies in Fish Reproduction. In: G. W. Potts & M. N. Wootton (Eds), *Fish reproduction: strategies and tactics*. pp. 1–12. London: Academic Press.

*Submitted: 19 October 2020*

*Accepted: 06 May 2021*

*Associate Editors: Érica Pellegrini Caramaschi,  
Rosana Mazzoni e  
Rafael Pereira Leitão*