

Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Biociências

**Comportamentos reprodutivos em *Mimagoniates
inequalis* (Eigenmann, 1911) (Characidae: Stevardiinae:
Glandulocaudini)**

Clayton Kunio Fukakusa

Orientador: Dr. Luiz Roberto Malabarba

Monografia apresentada como um dos
requisitos para obtenção do grau de
Bacharel no Curso de Ciências
Biológicas - Ênfase Ambiental.

Porto Alegre
06 de junho de 2011

Sumário

Resumo.....	iii
Introdução.....	1
Objetivos.....	3
Material e Métodos.....	4
Aclimação.....	4
Experimento.....	5
Resultados.....	7
Corte.....	7
Agonístico.....	9
Desova.....	10
Quantitativo.....	10
Tamanho.....	12
Discussão.....	14
Bibliografia.....	19

Resumo

A fecundação interna é um evento relativamente raro entre os teleósteos. Dentre os caracídeos, todas as espécies da tribo Glandulocaudini possuem uma estratégia reprodutiva alternativa denominada inseminação, onde o macho transfere o esperma para o ovário das fêmeas. Contudo, o momento da fecundação e a forma como ocorre a transferência dos espermatozoides para os ovários são ainda desconhecidos. Este estudo tem por objetivo esclarecer aspectos reprodutivos de espécies inseminadoras de Characidae, através da análise do comportamento reprodutivo de *Mimagoniates inequalis*, descrevendo a corte, a competição entre os machos e como ocorre a inseminação e a desova.

Em laboratório, quatro aquários foram montados com dois machos e três fêmeas cada. Foram realizadas 19 filmagens com oito horas de duração. Três filmagens (24 h) foram utilizadas para reconhecer os comportamentos mais frequentes. As outras 16 filmagens (128 h), 4 por aquário, foram divididas em sessões de 60 minutos, para registro dos comportamentos, a duração e horário das atividades. Identificamos 16 atos comportamentais, sendo seis de corte, nove agonísticos e um de desova. Evidenciamos uma hierarquia entre os machos, onde um macho conquista a dominância através de elaboradas interações agonísticas e inibe o acesso dos machos submissos às fêmeas. Os machos realizam um intenso investimento em corte, através de quatro sequências de atos comportamentais. Em um destes atos identificamos um movimento junto à superfície da água, onde o casal fica unido pela região ventral, sendo o único comportamento observado que pode resultar na inseminação. As fêmeas desovam um ou poucos ovos de cada vez na face abaxial das folhas de diferentes plantas, caracterizando um grande investimento parental. A seleção do local de desova pode ter consequências significantes para o fitness da prole através da criação de condições para o desenvolvimento larval.

Introdução

Ambientes de água doce abrigam um número estimado de 13.000 espécies de peixes estritamente dulcícolas (Leveque *et al.*, 2008), que habitam uma área correspondente a menos de 1% da superfície de nosso planeta (Vari & Malabarba, 1998). A região Neotropical abriga o maior número de espécies de peixes de água doce (4.475, Reis *et al.*, 2003), a maioria das quais em território brasileiro (2.587, Buckup *et al.*, 2007). Esses números refletem a grande diversidade de ambientes disponíveis, bem como uma longa e complexa história evolutiva que propiciaram o surgimento de uma imensa diversidade de formas, comportamentos e modos de vida.

Um dos aspectos mais importantes e interessantes da plasticidade alcançada pelos peixes é o número diverso de estratégias reprodutivas utilizadas por diferentes grupos (Azevedo, 2010), e que englobam táticas extremas. Vazzoler (1996) cita espécies que apresentam desenvolvimento indireto, com larvas e metamorfose total, e outras que têm desenvolvimento direto, sem a fase larval; machos e fêmeas que não apresentam dimorfismo sexual, não exibindo comportamentos de corte e cópula perceptíveis, até outros em que indivíduos dos dois sexos desempenham papéis distintos, em comportamentos sexuais elaborados; a enorme amplitude de variação da fecundidade (de poucas centenas até cerca de 10 milhões de ovócitos); espécies que liberam um grande número de ovócitos e espermatozoides, livres no meio aquático e que não fornecem qualquer proteção à prole, até espécies com fecundação e desenvolvimento internos que propiciam uma maior probabilidade de sobrevivência da prole.

Segundo Jamieson (1991), entre os teleósteos, a fecundação interna é um evento relativamente raro, sendo considerada uma característica derivada secundariamente de formas de fecundação externa. A grande maioria dos teleósteos, cerca de 97%, apresenta fecundação externa, em que óvulos e espermatozoides são liberados no meio aquático e a fecundação ocorre fora do corpo da fêmea (Pecio *et al.*, 2007).

A superordem de teleósteos Ostariophysii, a qual reúne os Characiformes e Siluriformes, juntamente com as ordens Gymnotiformes, Cypriniformes e Gonorhynchiformes, constitui em torno de 66% do total de espécies de peixes de água doce do planeta, com mais de 7847 espécies (Nelson, 2006), e 74,26% do total de espécies de água doce da América Central e do Sul, com 4.475 espécies (Reis *et al.*, 2003). Dentro desta superordem, nenhum caso de fecundação interna é conhecido até o momento, embora em algumas espécies de Siluriformes e Characiformes tenha sido verificada a presença de espermatozoides nos ovários das fêmeas. Entretanto, o exato momento da fecundação dos oócitos ainda é desconhecido, uma vez que ovócitos fertilizados, em qualquer estágio de desenvolvimento, não foram encontrados no interior dos ovários (Burns & Weitzman, 2005; Burns *et al.*, 1995; 1997; Azevedo, 2000). Diante disto, tem se utilizado o termo inseminação para

caracterizar a estratégia adotada por estes peixes. Outro ponto desconhecido é o modo através do qual os espermatozoides são transferidos para os ovários.

Em duas famílias neotropicais de Siluriformes, Auchenipteridae e Scoloplacidae, foi verificada a presença de inseminadores (von Ihering, 1937; Loir *et al.*, 1989; Burns *et al.*, 2000). Entre os Characiformes, um número crescente de espécies da família Characidae tem sido caracterizada como inseminadora. Nesta família encontramos oito espécies inseminadoras em Cheirodontinae, 57 em Stevardiinae, e 5 em gêneros *incertae sedis* na família (Javonillo *et al.*, 2009; Menezes & Weitzman, 2009; Weitzman *et al.*, 2005; Mirande, 2010).

As espécies de Glandulocaudini são distribuídas em partes do leste e sul do Brasil, Paraguai e nordeste do Uruguai. São todos atrativamente coloridos, relativamente pequenos, geralmente com cerca de 28-60 mm de comprimento padrão quando adultos (Menezes & Weitzman, 2009). A tribo Glandulocaudini de Menezes e Weitzman (1990) consiste em três gêneros, *Lophiobrycon* Castro *et al.* (2003) com uma espécie, *Glandulocauda* Eigenmann (1911) com duas espécies, e *Mimagoniates* Regan (1907) com sete espécies. Algumas das espécies da subfamília estão aparentemente adaptadas a habitats restritos e limitadas na distribuição geográfica em função de sua ecologia (Menezes & Weitzman, 2009).

Todos os Glandulocaudini têm um órgão na base da nadadeira caudal dos machos que varia de acordo com a espécie e que aparentemente secreta um ou mais feromônios durante a corte. Provavelmente esse órgão, em associação com o bater da nadadeira caudal, impulsiona feromônios em direção à cabeça da fêmea durante a corte (Menezes & Weitzman, 2009). Segundo Nelson (1964), esta estrutura funcionaria como uma glândula de feromônio que aumentaria a resposta da fêmea ao cortejo do macho. As fêmeas não possuem órgão produtor de feromônio na nadadeira caudal, não possuem ganchos nas nadadeiras anal e pélvicas como nos machos e possuem cores menos atrativas (Menezes & Weitzman, 2009).

Mimagoniates inequalis (Eigenmann, 1911) é conhecido de pequenos riachos e rios tributários do rio Jacuí e lago Guaíba, de pequenos córregos que fluem para laguna dos Patos e de lagoas costeiras pequenas e isoladas e córregos que deságuam no Oceano Atlântico, no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Também foi coletado em tributários do alto rio Negro, Rivera, Uruguai (Menezes & Weitzman, 2009).

No Sistema do rio Tramandaí, Rio Grande do Sul, Azevedo (2000) observou que machos adultos de *M. rheocharis* Menezes & Weitzman, 1990 com índice gonadossomático (IGS) extremamente elevado ocorriam em ambientes naturais ao longo de todo o ano, porém em frequências muito menores do que indivíduos machos adultos com baixos valores de IGS, formulando a hipótese de

co-existência de indivíduos dominantes e de indivíduos à espera de recrutamento e substituição dos machos dominantes. As fêmeas de *M. rheocharis* não apresentaram o estágio “esgotado”, sugerindo que as fêmeas, uma vez atingida a maturidade, permaneceriam sempre ativas, passando de “semi-esgotado” à “em maturação”, sem passar pelo estágio “esgotado” (Azevedo, 2000). Esta condição poderia conferir a esta espécie a vantagem de estar permanentemente apta a reproduzir-se.

Hipertrofia de tecidos glandulares, modificações morfológicas dos testículos e espermatozoides, além da presença de caracteres sexuais secundários e um complexo comportamento de corte supostamente relacionados a este tipo de fecundação são algumas características importantes que parecem ser compartilhadas entre os peixes inseminadores (Azevedo, 2004).

Nelson (1964) analisou os comportamentos não sociais de locomoção, orientação, alimentação e desova, e sociais realizados pelos machos, pelas fêmeas e por ambos os sexos em três espécies de *Mimagoniates*: *M. microlepis* (Steindachner, 1876), *M. lateralis* (Nichols, 1913) e *M. inequalis*. Dentre as interações sociais, Nelson (1964) descreve um elaborado comportamento de corte e agonístico.

Apesar dos trabalhos citados, somente um estudo dedicou-se ao conhecimento do comportamento reprodutivo de espécies inseminadoras. A falta de estudos adicionais dificulta a compreensão das vantagens adaptativas deste tipo de estratégia reprodutiva.

Objetivo

Frente à escassez de informações este trabalho tem por objetivo esclarecer aspectos reprodutivos de espécies inseminadoras de Characidae, através do estudo do comportamento reprodutivo de *Mimagoniates inequalis*, identificando as interações sociais da corte e da competição entre os machos e como ocorre a inseminação. Discute-se a possível relação entre caracteres de dimorfismo sexual, como a diferença de tamanho corporal entre os sexos, a presença de ganchos ósseos nas nadadeiras e as modificações no testículo e espermatozóide com o comportamento reprodutivo da espécie.

Material e métodos

Aclimação

Os espécimes de *Mimagoniates inequalis* foram coletados com puçá de tela plástica (malha 1 mm) em novembro de 2008 no arroio Calombo, sistema da laguna dos Patos, localizado no km 146 da BR 290, em Eldorado do Sul, RS. Em seguida os exemplares foram acondicionados em sacos plásticos contendo água do local e estes em caixas plásticas, sendo transportados para o laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

A introdução dos exemplares coletados nos aquários foi precedida de um processo de aclimação, no qual estes permaneceram nos sacos plásticos parcialmente submersos nos aquários até que as temperaturas fossem igualadas. Posteriormente, a água dos sacos foi gradativamente misturada à água do aquário. Os exemplares foram distribuídos em 12 aquários: oito de 64 litros (70X35X35 cm) para experimento, dois de 62 litros (60X40X35 cm) e dois de 51 litros (60X40X30 cm) para estoque (Fig. 1). Foi utilizada água tratada desclorada nos aquários. Um sistema único de filtração e circulação, interligando os doze aquários, manteve as condições físico-químicas e a coluna da água semelhante entre os mesmos. Além disso, cada aquário estava equipado com filtro biológico de fundo, coberto por aproximadamente 5 cm de cascalho com granulação em torno de 5 mm e plantado com *Hygrophila difformis* e *Microsorium pteropus*. A iluminação consistiu de lâmpadas fluorescentes brancas de 20 W com um timer regulado para fornecer um fotoperíodo de 12 h:12 h luz-escuro que corresponde aos meses de março (outono) e setembro (primavera) na região temperada. A aeração foi mantida constante através de bombas submersas (280 l/h). A temperatura foi mantida em 25°C ($\pm 0,75$) com auxílio de termostatos e aquecedores e a sala de aquários climatizada através de um condicionador de ar. O pH médio foi de 6,62 ($\pm 0,22$) e a condutividade média de 250,32 $\mu\text{S}/\text{cm}$ ($\pm 59,45$) considerando os dias de filmagem ao longo do período de estudo.

A dieta oferecida aos peixes foi à base de ração comercial em flocos e disponibilizada uma vez ao dia e complementada eventualmente com coleópteros (*Palembus dermestoides*).

Os aquários foram privados de estímulo visual através de cortinas, buscando evitar a interferência no comportamento, bem como no resultado das observações.

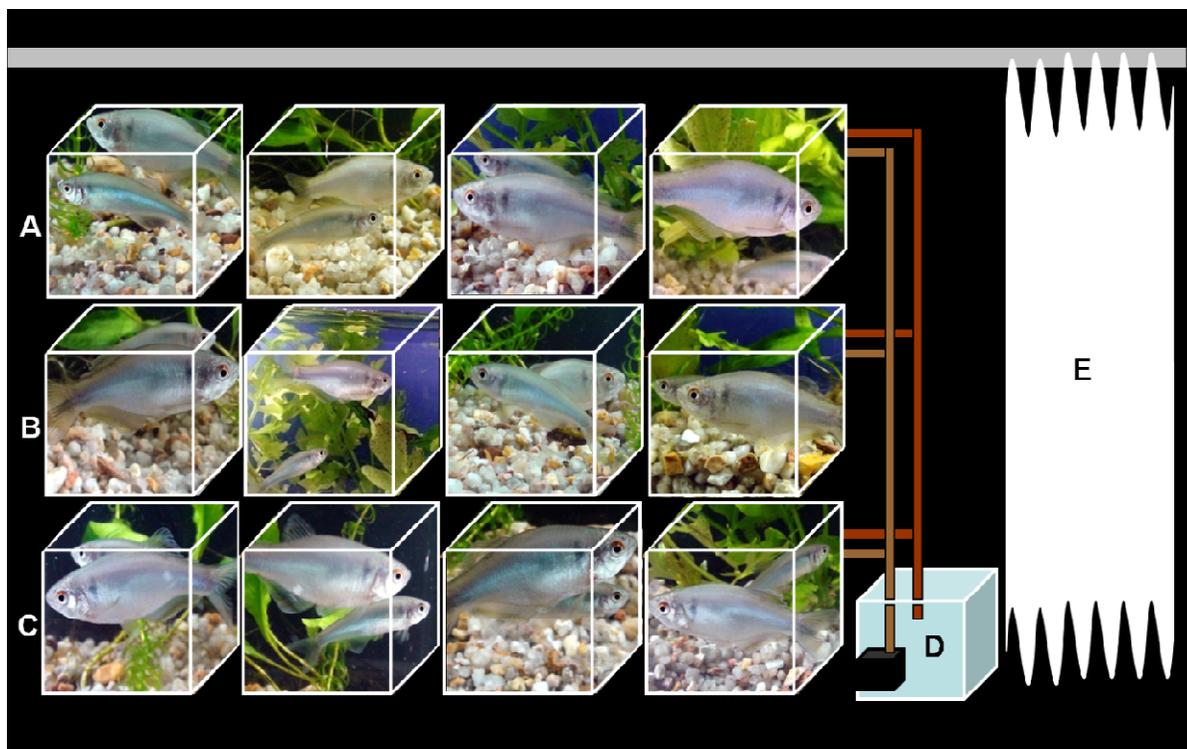


Figura 1. Disposição dos experimentos: A. e B. aquários de experimentos; C. aquários de estoque; D. sistema de filtragem; E. cortina utilizada para isolar estímulos visuais.

Experimento

O intervalo de dezembro de 2008 a maio de 2009 serviu como período de maturação sexual e adaptação dos peixes. Após essa fase, quatro aquários foram montados com dois machos e três fêmeas cada. Foram realizadas 19 filmagens de junho a dezembro de 2009, com uma câmera Sony DCR-SR220. As filmagens duraram oito horas cada, entre 09:00 e 17:00 horas, com intervalo de uma semana entre elas. Cada aquário teve intervalo de um mês entre suas filmagens. Depois de cada sessão de filmagem foram registrados pH, condutividade e temperatura da água.

Do total de filmagens, três (24h) foram utilizadas para descrever os comportamentos mais frequentes, utilizando-se o método *ad libitum* (Altmann, 1974). As demais 16 filmagens (128h) foram divididas em sessões de 60 minutos. Estas foram analisadas registrando-se os atos (previamente identificados na literatura, ou descritos nas três primeiras filmagens ou observado(s) a posteriori nestas filmagens), qual indivíduo realizava os atos e os horários de início dos atos baseado no método animal focal (Altmann, 1974). A média da duração dos comportamentos foi determinada a partir da medida de no máximo três atos de cada comportamento por sessão (128 sessões), quando eles eram realizados.

Caracteres de dimorfismo sexual, como presença de glândula caudal e ganchos na nadadeira anal nos machos maduros e diferença de tamanho entre os sexos, foram utilizados para a sexagem. Havendo necessidade, o peixe era anestesiado com eugenol e colocado em um saco plástico

transparente, com água do seu aquário e sem bolhas de ar, para que pudesse ser observado sob lupa ou serem tomadas medidas, minimizando a injúria.

Uma vez que não sabemos o momento da fecundação das espécies inseminadoras, os gametas ou os zigotos liberados pelas fêmeas serão chamados de oócitos. A contagem do número de oócitos por postura foi feita por meio de coleta das folhas onde os oócitos foram depositados e por meio de exame sob microscópio estereoscópico.

Com o intuito de investigar a relação de tamanho entre os sexos em espécies da família Characidae, o teste t foi empregado para comparar o comprimento padrão de fêmeas e machos adultos. As medidas foram cedidas por pesquisadores que realizaram estudos de biologia reprodutiva de espécies da família Characidae (A. P. S. Dufech, C. L. C. de Oliveira, L. S. Longoni, M. A. Azevedo, C. E. B. Machado, J. Silvano, T. K. Gonçalves, V. R. Lampert, P. M. Zamberlan, R. B. Dala-Corte e Y. R. R. de Camargo, comunicação pessoal).

Para testar se há um sistema de dominância entre os machos, verificamos se há diferença estatística no investimento em corte e agonístico realizado por dois grupos de machos com atividades comportamentais aparentemente diferentes. Utilizamos o teste t pareado para comparar o número de atos de corte e agonísticos executados por quatro pares de machos de diferentes aquários em 16 dias de amostragem. As análises estatísticas foram realizadas no programa R 2.12.2.

Resultados

No total de 152 horas de amostragem, foram identificados 16 de atos comportamentais distintos agrupados em três categorias: corte, desova e agonístico (Tab. 1 e 2).

Corte

Dentre os 16 tipos de atos comportamentais identificados, seis foram de corte (PE, DL, PS, BL, PA e SB, Tab. 1). A corte foi a categoria comportamental mais frequentemente registrada, correspondendo a mais de cinco vezes (86%) os registros de atos das outras duas categoria juntas (Tab. 3). “Perseguição” foi o ato comportamental mais frequente na corte (34,4%), assim como entre as três categorias somadas (28,7%). Em cada uma das 128 sessões de 60 min utilizadas para quantificar os comportamentos, houve pelo menos um dos machos cortejando as fêmeas.

A ordem de ocorrência dos comportamentos de corte variam, porém dentro de determinadas sequências (Fig. 2). A corte começa com o macho realizando “Perseguição”, esse foi sempre o comportamento inicial e a partir deste ato foram identificadas quatro sequências distintas:

1 – Sequência da Sombra: O macho inicia PE e deste comportamento passa a realizar PS, ao termino volta a PE.

2 – Sequência das Bolhas: Após PE o macho inicia BL e segue para PS, podendo voltar a realizar BL e PS novamente, ao final volta a PE.

Quando a fêmea em perseguição desacelera, o macho pode reagir de duas formas:

3 - Sequência alternativa das Bolhas: O macho inicia “Sequência das Bolhas” em resposta à fêmea.

4 - Sequência Subir: O macho realiza uma série de movimentos que resultam em SB. O macho pode iniciar DL, seguido por PA ou iniciar PA sem realizar DL. Ambos resultam em SB.

Tabela 1. Descrição de atos comportamentais de corte realizados por *Mimagoniates inequalis* sob condições controladas em laboratório. O valor apresentado junto à descrição de cada ato, corresponde à média e desvio padrão ($\bar{X} \pm DP$) do tempo de duração do ato em segundos (s) e número de observações com medição de tempo do ato (N).

Atos comportamentais	Descrição
Perseguição (PE)	Deslocamento do macho em direção à fêmea que foge. O macho posiciona-se ventralmente ou atrás da fêmea, com a cabeça junto à nadadeira ventral ou atrás da nadadeira caudal. Durante todo o ato comportamental a cabeça do macho não ultrapassa a nadadeira peitoral da fêmea. A fêmea desloca-se com velocidade muito superior (três vezes mais rápida que o nado normal). Durante a “Perseguição” é comum haver rápidas mudanças na orientação, raramente resultando em separação ($\bar{X} 14.74 \text{ s} \pm 16.75$, N = 300).
Display lateral (DL)	O macho assume uma posição lateral à fêmea. Durante o ato comportamental o macho eriça as nadadeiras expondo a porção lateral do corpo à fêmea. No ato de “Display lateral” o macho pode posicionar-se horizontal ou verticalmente ($\cong 45^\circ$) em relação ao substrato ($\bar{X} 6.83 \text{ s} \pm 5.13$, N = 110).
Perseguição em sombra (PS)	O macho posiciona-se acima ou abaixo da fêmea e a persegue, imitando todos os seus movimentos, tanto em mudanças de postura, velocidade, quanto na posição e deslocamento ($\bar{X} 30.03 \text{ s} \pm 24.38$, N = 293).
Bolhas (BL)	O macho investe contra a superfície da água. Modo idêntico ao de apanhar presas na superfície. Entretanto, o macho abocanha ar. Volta à “perseguição em sombra” e aproximadamente de 6 em 6 segundos ($\bar{X} 6.22 \text{ s} \pm 4.99$, N = 645) libera bolhas de ar junto à fêmea. As bolhas liberadas pela fenda branquial são menores e liberadas com maior intervalo do que as liberadas pela boca. Após abocanhar ar, o macho volta com o istmo projetado para baixo e cavidade bucal expandida. Tempo total de duração do ato $\bar{X} 36.32 \text{ s} \pm 22.17$ (N = 289).
Parear (PA)	O macho posiciona-se ao lado da fêmea, deixando seus corpos próximos e emparelhados e sempre no mesmo sentido ($\bar{X} 2.26 \text{ s} \pm 2.57$, N = 80).
Subir (SB)	Macho e fêmea pareiam e deslocam-se para a superfície (velocidade duas vezes acima da normal de perseguição). Ao atingir a superfície, aumentam a velocidade (mais de cinco vezes acima da velocidade de perseguição) deslizando pela lâmina d’água por aproximadamente 10 cm. Ao final do deslizar o casal entrelaça suas nadadeiras anais e pélvicas girando os corpos juntos (2-3 giros). Retornam ao fundo quando se separam ($\bar{X} 1.5 \text{ s} \pm 0.53$, N = 9).

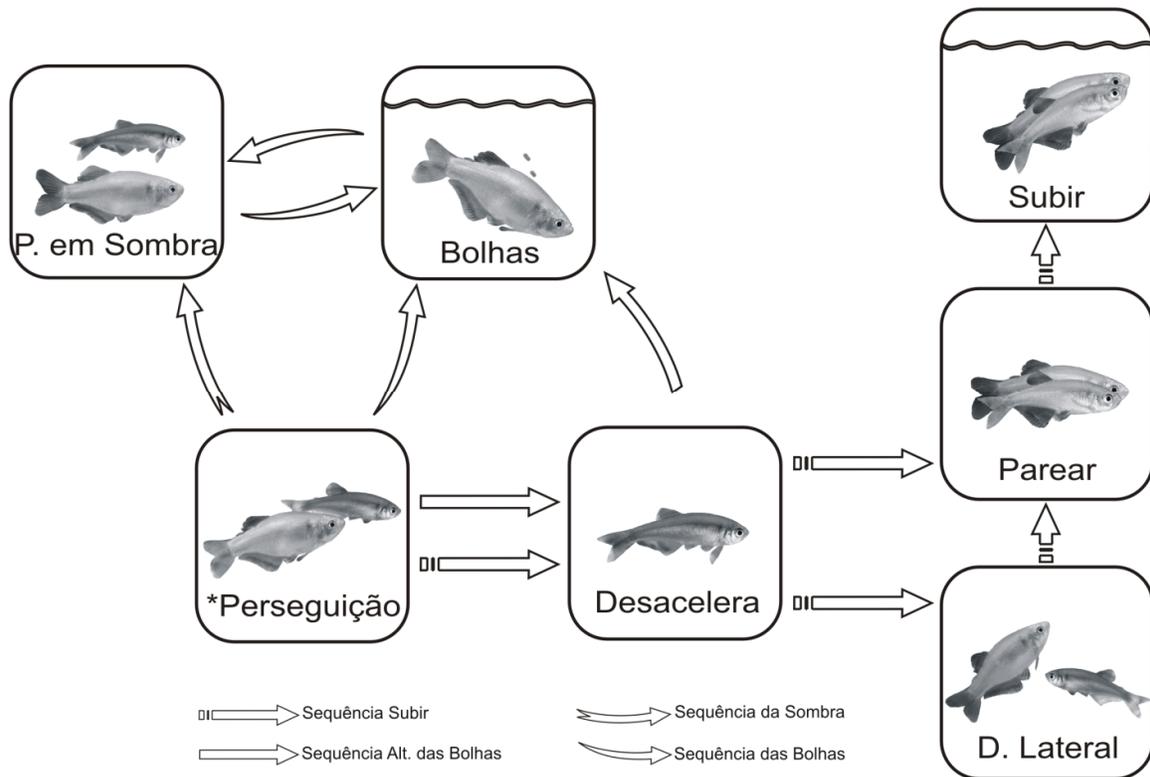


Figura 2. Diagrama das seqüências dos atos comportamentais de corte realizados por *Mimagoniates inequalis* sob condições controladas em laboratório. *Comportamento inicial. A partir de qualquer comportamento o macho pode voltar ao comportamento inicial.

Agonístico

O comportamento agonístico entre machos foi a categoria mais diversa. Entre os 16 atos comportamentais identificados, nove foram classificados como agonísticos (Tab. 2). A “Perseguição” agonística foi o ato comportamental mais frequente nesta categoria (51%) (Tab. 3). Durante as 128 sessões utilizadas para quantificar os comportamentos, em somente seis das sessões os machos não realizaram nenhum ato agonístico.

Dentre os nove atos, um ato foi observado somente fora dos dias de filmagem. O ato “Pega Rabo” somente foi observado no período de aclimação, poucos dias após colocar os machos juntos no mesmo aquário. “Pega Rabo” foi o ato agonístico mais intenso (agressivo) observado neste estudo.

Os atos agonísticos ocorrem de forma fragmentada (parcelada) e intercalada com a corte, não exibindo ordem perceptível de ocorrência.

Tabela 2. Descrição dos atos comportamentais agonísticos desencadeados pela interação entre machos de *M. inequalis* em condições de laboratório.

Atos comportamentais	Descrição
Perseguição (Pe^{ag})	De modo idêntico ao realizado na corte. Obs: o perseguidor pode desferir mordidas na nadadeira anal ou caudal do oponente.
Bolhas (Bl^{ag})	Semelhante ao realizado na corte.
Parear (Pa^{ag})	Semelhante à corte. Obs: os peixes não ficam tão próximos quanto macho e fêmea na corte.
Subir (Sb^{ag})	Semelhante ao realizado na corte, mas nesse caso os peixes somente passam rapidamente um ao lado do outro pela lâmina d'água sem entrelaçar seus corpos.
Display lateral (Dl^{ag})	Semelhante à corte. Difere na intensidade do eriçar de nadadeiras, que ficam mais distendidas, especialmente as pélvicas. Obs: Quase na metade das vezes (40%) o eriçar do macho agressor estimula o eriçar do oponente.
Roubo de fêmea (Rf^{ag})	O macho inicia cortejo de fêmea que o oponente cortejava, interrompendo e impedindo o cortejo do adversário.
Display pareado em espiral (Dpe^{ag})	Com as nadadeiras eriçadas posicionam-se paralelamente um ao outro, mas em direções opostas (antiparalelo), nadando juntos em um movimento em espiral ascendente (helicoidal).
Ataque lateral (Al^{ag})	O agressor desloca-se em direção ao oponente, desferindo um golpe com a região gular (istmo) na porção médio-lateral do corpo.
Pega rabo (Pr^{ag})	Os antagonistas posicionam-se antiparalelamente um ao outro, nadam em círculo, tentando abocanhar a nadadeira caudal ou ventral do oponente. O movimento giratório ocorre na horizontal e vertical de forma aleatória. Obs: O ato pode terminar com um macho mordendo e segurando a nadadeira do outro.

Desova

A “Postura” foi definida como o único ato comportamental da Desova. A fêmea posiciona-se frontalmente à lateral de uma folha verde e toca com a cabeça a face da folha voltada para o substrato (abaxial). A fêmea realiza um movimento de giro ($\cong 90^\circ$) no seu eixo longitudinal tocando velozmente ($<1\text{seg}$) a face da folha com o ventre. A postura é de um a três oócitos adesivos por folha ($\bar{x}1.45$, $N = 58$), sendo realizadas diversas posturas em diferentes folhas e plantas. Os oócitos que não fixaram nas folhas entraram em queda em direção ao substrato e foram comidos pela fêmea ou outros peixes que estivessem próximos.

Hierarquia entre machos

Em 128 sessões de observações padronizadas para quantificar os comportamentos foram observados 22.487 atos. Em cada aquário houve um macho que em todas as sessões cortejava (A) e outro que eventualmente cortejava (B). “B” não cortejou em 28% das 128 sessões (36 sessões). Quando os dois machos encontravam-se, “B” podia fugir em resposta à simples aproximação do “A”.

Um macho “A” em cada aquário investiu mais em corte ($F_{1,29} = 16,568$; $P < 0.001$) e comportamento agonístico que seu adversário (B) ($F_{1,29} = 15,036$; $P < 0.001$) (Fig. 3 e Tab.3). Além disso, estes machos (A) realizaram diversos atos agonísticos sem que seus oponentes revidassem

(Tab. 3). Em 37,5% das vezes que “A” realizou “Display Lateral”, “B” respondeu realizando o mesmo comportamento. Nos demais comportamentos agonísticos (Pe^{ag}, B1^{ag}, Rf^{ag} e Al^{ag}), “B” não revidou os atos realizados por “A”. A partir destes dados iremos denominar os machos por sua hierarquia como dominante (A) ou submisso (B). Apesar do macho dominante expressar atos agonísticos e por inúmeras vezes interromper a corte do oponente, o dominante não tinha pleno controle sobre o acesso do macho submisso às fêmeas. O submisso investiu na corte sempre que possível, especialmente quando a atenção do dominante estava em cortejar outra fêmea.

Tabela 3. Repertório comportamental, número e frequência de atos comportamentais de corte, agonístico e desova realizados por *Mimagoniates inequalis* sob condições controladas em laboratório. E a frequência observada para macho dominante (A) e submisso (B).

Categoria comportamental Ato comportamental	Registros N	Frequência Total (%)	Frequência por categoria (%)	Macho A (%)	Macho B (%)
Corte	18785	83,48			
Perseguição	6462	28,72	34,40	76,4	23,6
Pers. em sombra	6097	27,10	32,46	88,5	11,5
Bolhas	5825	25,89	31,01	90	10
Parear	113	0,50	0,60	69,9	30,1
Subir	8	0,04	0,04	87,5	12,5
Display lateral	280	1,24	1,49	92,5	7,5
Agonístico	3640	16,18			
Perseguição	1857	8,25	51,02	100	0
Bolhas	120	0,53	3,30	99,2	0,8 (n=1)
Parear	202	0,90	5,55	-	-
Subir	10	0,04	0,27	-	-
Display lateral	1238	5,50	34,01	72,6	27,4
Roubo de Fêmea	198	0,88	5,44	100	0
D. l. em Espiral	3	0,01	0,08	-	-
Ataque Lateral	12	0,05	0,33	100	0
Desova					
Postura	77	0,34			
Total	22502				

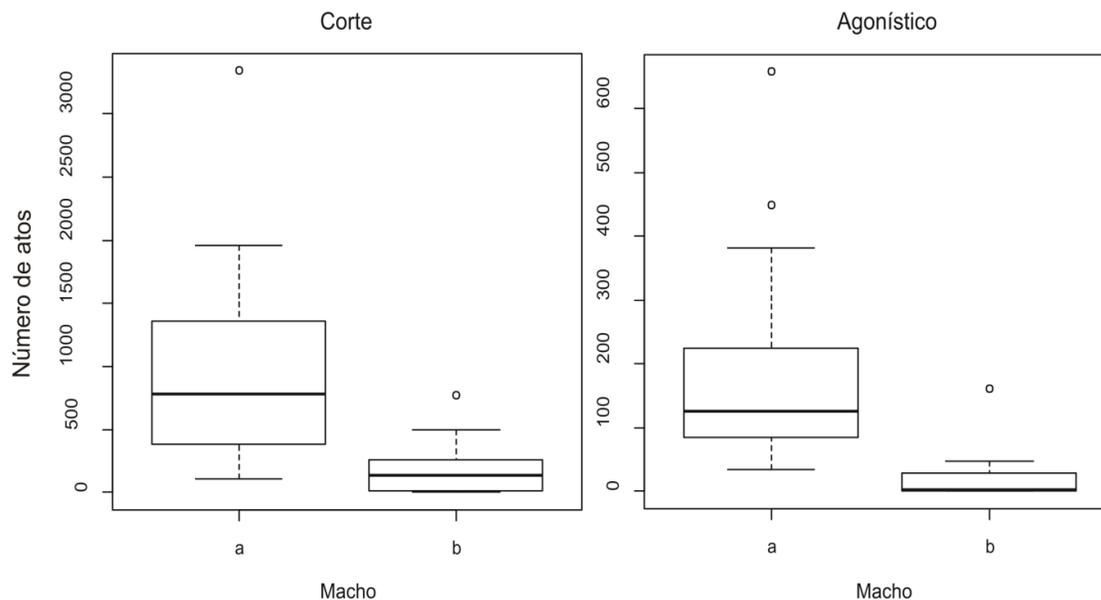


Figura 3. Boxplot para número de atos comportamentais de Corte e Agonísticos de machos dominantes (a) e machos submissos (b) durante 16 dias de amostragem. O macho dominante investiu mais em corte ($F_{1,29} = 16,568$; $P < 0.001$) e comportamento agonístico que o macho submisso ($F_{1,29} = 15,036$; $P < 0.001$) (Teste T pareado).

Tamanho

Machos e fêmeas adultos de Characidae apresentaram diferenças no comprimento padrão em 14 espécies das 21 analisadas (Tab. 4). As fêmeas foram maiores que os machos em oito espécies de fecundação externa (*Astyanax eigenmanniorum*, *Astyanax henseli*, *Bryconamericus iheringii*, *B. stramineus*, *Cheirodon ibicuiensis*, *Cyanocharax itaimbe*, *Odontostilbe pequirá* e *Serrapinnus piaba*), e em duas espécies inseminadoras, uma da subfamília Cheirodontinae (*Compsura heterura*) e uma da subfamília Stevardiinae (*Pseudocorynopoma doriae*). Em três espécies inseminadoras da subfamília Stevardiinae analisadas (*Diapoma terofali*, *M. microlepis* e *M. rheocharis*) e uma espécie *incertae sedis* não inseminadora (*Hyphessobrycon igneus*) os machos foram maiores que as fêmeas.

Tabela 4. Média, desvio padrão e análise estatística do comprimento padrão de machos e fêmeas adultos de espécies da família Characidae (Teste T). * Espécies em que os machos são maiores que as fêmeas. ** Espécies em que as fêmeas são maiores que os machos. As medidas de comprimento padrão foram cedidas pelos seguintes pesquisadores: Dra. Ana P. S. Dufech, Dra. Cristina L. C. de Oliveira, Leticia S. Longoni, Dr. Marco A. Azevedo, Ms. Carlos E. B. Machado, Ms. Jacira Silvano, Ms. Tais K. Gonçalves, Ms. Vinicius R. Lampert, Priscilla M. Zamberlan, Renato B. Dala Corte e Yuri R. R. de Camargo.

Espécies	Macho			Fêmea			Teste T			Fontes
	Média	DP	N	Média	DP	N	GL	F	P	
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	28,55	1,75	24	28,27	2,92	13	1,35	0,141	0,71	Gonçalves
<i>Astyanax jacuhiensis</i>	57,58	5,07	12	56,88	4,85	8	1,18	0,097	0,7593	Dufech
<i>Astyanax eigenmanniorum</i> **	44,17	7,80	190	49,35	6,36	120	1,308	37,333	3,00E-09	Longoni
<i>Astyanax fasciatus</i>	64,15	9,23	70	64,62	10,03	154	1,223	0,141	0,7077	Dufech
<i>Astyanax henseli</i> **	85,99	10,99	18	99,29	9,58	8	1,24	8,730	0,00691	Dala-Corte
<i>Bryconamericus iheringii</i> **	39,80	5,45	69	42,16	5,05	65	1,132	6,760	0,01038	Lampert
<i>Bryconamericus stramineus</i> **	32,13	5,66	65	35,00	6,92	63	1,126	6,618	0,01125	Lampert
<i>Cheirodon ibicuihensis</i> **	29,67	2,94	95	31,59	4,74	114	1,207	11,855	0,000696	Oliveira
<i>Compsura heterura</i> **	28,39	1,59	118	29,66	1,97	125	1,241	30,301	9,449E-08	Oliveira
<i>Cyanocharax alburnus</i>	38,99	5,88	109	39,36	7,82	48	1,149	0,096	0,757	Dufech
<i>Cyanocharax itaimbe</i> **	40,78	5,53	59	43,03	4,02	85	1,142	7,957	0,005478	Camargo
<i>Deuterodon stigmaturus</i>	81,37	7,34	39	82,55	4,52	45	1,83	0,263	0,6097	Dala-Corte
<i>Diapoma terofali</i> *	42,20	4,49	47	38,40	3,86	22	1,67	11,630	0,001104	Azevedo
<i>Hyphessobrycon igneus</i> *	35,97	3,10	131	33,89	3,10	126	1,255	28,774	1,83E-07	Longoni
<i>Macropsobrycon uruguayanae</i>	24,81	6,65	31	25,18	5,15	27	1,56	0,055	0,815	Azevedo
<i>Mimagoniates microlepis</i> *	32,73	3,35	72	28,59	2,93	79	1,149	65,719	1,75E-13	Azevedo
<i>Mimagoniates rheocharis</i> *	43,54	5,72	53	35,80	3,53	69	1,12	84,594	1,40E-15	Azevedo
<i>Odontostilbe pequirá</i> **	33,87	2,24	61	36,59	2,78	83	1,146	41,269	1,759E-09	Oliveira
<i>Serrapinnus piaba</i> **	25,36	1,27	234	26,77	1,61	145	1,373	89,540	2,20E-16	Silvano
<i>Serrapinnus heterodon</i>	28,10	1,96	47	28,91	2,72	37	1,82	2,518	0,1164	Zamberlan
<i>Pseudocorynopoma doriae</i> **	44,45	6,48	9,00	47,61	3,58	17	1,24	4,2928	0,04919	Machado

Discussão

Dentre seis atos comportamentais relacionados à corte descritos por Nelson (1964) para *M. inequalis*, quatro foram observados neste estudo: “PE”, “BL”, “PS” e “PA”. “Croaking” é um ato onde o macho produz um som associado ao ato de bolhas (BL). Como não utilizamos hidrofone, não foi possível evidenciar esse comportamento. “Ziguezague” descrito por Nelson é um ato em que o macho, enquanto realiza “PS”, nada para cima, mas antes que peixe alcance a superfície ele volta a “PS”. Esse comportamento foi raramente observado neste estudo e foi considerado um ato incompleto de “BL”, onde o macho desiste de abocanhar ar e volta a “PS” provavelmente pela fêmea não parar de fugir enquanto o macho vai buscar ar. Nelson descreveu a ocorrência de “Display lateral” para *M. lateralis* e *M. microlepis* e não para *M. inequalis*, mas neste estudo, observamos que os machos de *M. inequalis* também realizam “DL”. Nelson observou “Subir” (=Pairing+Rolling; Nelson, 1964), identificado aqui como o possível movimento que resulta na inseminação, uma única vez em *M. inequalis*, porém sem a união da região ventral do macho e com a da fêmea – o casal somente nadou um ao lado do outro (PA) junto à superfície. Entretanto Nelson descreve para *M. lateralis* e *M. microlepis* o “entrelaçamento” do casal após nadarem junto à superfície, assim como nós evidenciamos em *M. inequalis*. As espécies do gênero *Mimagoniates* aparentemente utilizam a superfície da água como nivelador entre o casal ou estímulo para que ocorra o movimento que resulta na transferência dos espermatozoides. O uso da mesma estratégia em outros caracídeos inseminadores é desconhecida e deve ser investigada.

Como Nelson possuía somente um macho de *M. inequalis*, não foi possível descrever os comportamentos agonísticos masculinos. Em *M. microlepis*, *M. lateralis*, Nelson descreve quatro comportamento agonísticos: “Perseguição” (Pe^{ag}), “Display lateral” (DI^{ag}), “Mordida” (Mo) e “Tail-beating” (Tb). “Pe^{ag}” e “DI^{ag}” semelhante aos comportamentos descritos observado nesse estudo. Em *M. microlepis*, *M. lateralis*, Nelson descreve quatro comportamento agonísticos, dois destes observados nesse estudo: “Perseguição” (Pe^{ag}) e “Display lateral” (DI^{ag}). “Mordida” é um comportamento de injúria na região lateral do corpo, semelhante ao “Ataque lateral”, e na nadadeira caudal do adversário. Diferente de Nelson, em nossas observações os machos de *M. inequalis* morderam principalmente as nadadeiras pélvicas e anais, raramente a nadadeira caudal. Não observamos o comportamento “Tail-beating”, onde o peixe bate com o pedúnculo caudal o adversário.

O fato das fêmeas desovarem geralmente poucos oócitos (1-3, $\bar{X}=1,45$) em cada ato de postura, de escolherem sempre a face abaxial das folhas girando o corpo 90° e de realizarem diversas posturas em diferentes folhas e plantas, sugere um grande investimento parental por parte das fêmeas na desova. Segundo Trivers (1972), o investimento parental é definido como o investimento em um

descendente que simultaneamente incrementa a probabilidade de sobrevivência e reprodução deste descendente, enquanto diminui a capacidade dos pais investirem em outros descendentes. A seleção do local de desova pode ter consequências significantes para o fitness da prole (Wootton, 1998), através da criação de condições para o desenvolvimento larval (Resetarits & Wilbur, 1989). Em *Perca fluviatilis*, por exemplo, a proporção de embriões mortos foi maior nos cordões de ovos depositados no fundo do lago do que naqueles depositados sobre a vegetação submersa (Smith *et al.*, 2001). Em *Mimagoniates inegalus*, a liberação de diversos pequenos lotes de oócitos ao longo de muitos atos de postura pode estar relacionada à dispersão dos oócitos, diminuição da concorrência entre os descendente e/ou à redução da predação (Burt *et al.*, 1988). Charvov e Skinner (1984) argumentam que uma fêmea visitando múltiplas áreas de recurso pode conseguir máximo fitness, deixando menos descendentes do que cada área pode suportar. As fêmeas de *Mantella laevigata*, uma rã venenosa de Madagascar, dispersam seus ovos em diversas poças (fitotelmata), a fim de reduzir a probabilidade de toda a sua prole ser comida em um único evento de predação (Heying, 2001). Logo, por meio deste comportamento elaborado de postura as fêmeas de *M. inegalus* podem estar aumentando a taxa de sobrevivência de sua prole.

Nelson (1964) observou poucas vezes a desova de três *Mimagoniates*, uma vez em *M. inegalus* e *M. lateralis*, e duas vezes em *M. microlepis*. Além de *M. inegalus*, nós observamos quatro eventos de desova de *M. rheocharis* (dados não publicados). Em todas as espécies o substrato preferencial foi na face abaxial das folhas. Aparentemente este comportamento de postura está presente entre as espécies do gênero *Mimagoniates*.

Durante o período de filmagens foi observado em todos os aquários tanto machos dominantes quanto submissos cortejando as fêmeas, mesmo que em diferentes proporções. Em um aquário os dois machos realizaram “Subir” com a mesma fêmea, comportamento que possivelmente resulta na inseminação. Estes fatos nos levam a cogitar a possibilidade das fêmeas serem inseminadas por diversos machos e estarem beneficiando-se de tal estratégia. Yasui (1998; 2001) sugere que acasalamentos múltiplos levam a uma maior variabilidade genética na prole, podendo aumentar a possibilidade de que alguns descendentes do lote de ovos possam sobreviver. Em *Salvelinus alpinus*, uma espécie de salmão do ártico, os ovos de acasalamentos poliândricos tiveram menores taxas de mortalidade que os monogâmicos (Kekalainen *et al.*, 2010). Como a variabilidade genética é extremamente baixa em muitas populações de *S. alpinus*, evitar a consanguinidade (incompatibilidade genética) pode ser um importante mecanismo para explicar a evolução da poliandria (Kekalainen *et al.*, 2010). Algumas das espécies da tribo Glandulocaudini estão aparentemente adaptadas a habitats restritos e limitadas na distribuição em função de sua ecologia (Menezes & Weitzman, 2009). Azevedo (2000) relata em suas coletas de *M. rheocharis* a presença

de remansos em que eram encontrados geralmente dois ou três indivíduos (normalmente um casal ou um macho e duas fêmeas) ou contendo indivíduos visivelmente menores. Em muitos meses a amostra obtida de *M. rheocharis* em um ponto de coleta consistia apenas de dois ou três indivíduos apenas, e estes peixes foram encontrados em pequenas áreas de arroio com pouca profundidade, onde a água era mais límpida. Na coleta dos exemplares de *M. inequalis* observamos que eles eram encontrados em pequenos cardumes, normalmente em áreas de poços, distribuídos ao longo de um riacho de água clara. Possivelmente alguns inseminadores estejam se beneficiando da poliandria para evitar a incompatibilidade genética e aumentar a variabilidade genética de sua prole.

Se um número restrito de peixes (ou mesmo apenas um casal) de uma população coloniza uma determinada região e uma nova população se forma a partir desses fundadores, esta nova população terá uma variabilidade genética muito inferior à população original (efeito fundador, Ridley, 2006). Se considerarmos a poliandria e a capacidade de armazenamento dos espermatozoides das espécies inseminadoras (Kutaygil, 1959), uma única fêmea é capaz de transportar parte do patrimônio genético da população original e gerar uma população com maior variabilidade que um ou mais casais não inseminadores. Além disso, uma fêmea inseminada pode colonizar uma nova área e fundar uma nova população independente da presença de um macho.

Uma das vantagens da inseminação é a separação temporal do evento de transferência dos espermatozoides e o momento da desova (Javonillo *et al.*, 2009), já que as fêmeas podem carregar espermatozoides por meses (Kutaygil, 1959). Durante esse período elas podem aceitar esperma de mais indivíduos, gerando a incerteza da paternidade e uma acirrada competição de esperma. Esta competição pode ter resultado numa pressão seletiva maior sobre os espermatozoides, resultando no grande número de modificações morfológicas estruturais presente nos espermatozoides dos inseminadores. Javonillo *et al.* (2009) descrevem modificações como alongamento e o achatamento do núcleo, alargamento da peça intermediária, reforço do corpo basal, entre outras modificações presentes nos espermatozoides de inseminadores.

A competição de esperma pode ter desencadeado também o maior investimento no desenvolvimento gonadal de machos e a produção contínua de esperma em algumas espécies inseminadoras, se comparado a espécies de caracídeos não inseminadores, que podem ser associados com a necessidade de estarem sempre disponíveis para a inseminação, mesmo fora do período de desova (Oliveira *et al.*, 2010). Além disso, existem algumas espécies inseminadoras que possuem machos maduros presentes durante o ano todo, como *Mimagoniates rheocharis* (Azevedo, 2000), *Macropsobrycon uruguayanae* (Azevedo *et al.*, 2010) e *Compsura heterura* (Oliveira *et al.*, 2010) e machos cortejando com igual intensidade e frequência em todos os meses, como *M. microlepis*, *M. lateralis* e *M. inequalis* (Nelson, 1964).

Fêmeas de *Spinachia spinachia* (Gasterosteidae) e *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) preferem machos com maior taxa de exibição (Ostlund & Ahnesjo, 1998; Nicoletto, 1993), *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae) e *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae) preferem machos com corte mais vigorosa (intensa) (Forsgren, 1997; Reichard *et al.*, 2005) e *Pseudomugil signifer* (Pseudomugilidae) preferem machos que passam maior tempo envolvidos na corte (Wong, 2004). O status de dominância do macho é o determinante mais importante para o sucesso reprodutivo da espécie *R. sericeus* (Reichard *et al.*, 2005). Em *M. inequalis* a inibição do acesso dos machos submissos às fêmeas através de comportamento agonístico realizado pelos machos dominantes (Fig. 3) e o intenso investimento (insistências) em corte com a finalidade da inseminação (Tab. 3) são estratégias que podem minimizar a concorrência com o esperma de outro macho e aumentar a probabilidade do esperma fecundar os oócitos (sucesso reprodutivo).

Ganchos ósseos nos raios das nadadeiras dos machos são estruturas compartilhadas por quase todas as espécies da família Characidae (Malabarba & Weitzman, 2003). Estas estruturas aparentemente estão relacionadas à maturação sexual, podendo estar sempre presentes após a primeira maturação gonadal (Azevedo, 2000; 2004; Oliveira, 2003; Silvano *et al.*, 2003; Gonçalves *et al.*, 2005) ou somente no período reprodutivo (Collette, 1977; Garutti, 1990; Von Ihering & Azevedo, 1936). A real função dos ganchos é desconhecida, mas alguns autores sugerem funções, como por exemplo funcionar como órgão de contato durante a desova (Wiley & Collette, 1970). Para os inseminadores sugere-se que estas estruturas podem estar relacionadas à corte (Weitzman *et al.*, 2005; Azevedo, 2000) ou podem ser importantes para a transferência de espermatozoides para os ovários (Kutaygil, 1959). Embora os ganchos não sejam exclusividade dos inseminadores, estas estruturas podem desempenhar funções cruciais na reprodução destes peixes.

Em *M. inequalis*, no ato “Sb” macho e fêmea ficam unidos pela região ventral, podendo os ganchos serem responsáveis pelo aumento da aderência entre as nadadeiras anais e pélvicas do macho com a fêmea e com isso possibilitar uma união por tempo suficiente para que ocorra a transferência do esperma.

Morder as nadadeiras do adversário é um comportamento agonístico presente em diversas espécies (Ichihashi *et al.*, 2004; Enquist *et al.*, 1990; Reavis, 1997; Hutchings *et al.*, 1999; Shibatta, 2006), algumas destas possuem preferência por algumas nadadeiras, como a dorsal e caudal (Turnbull *et al.*, 1998; Moutou *et al.*, 1998), anal e caudal (Robison, 1975) ou somente a caudal (Cruz, 2002). Os machos de *M. inequalis* mordem principalmente as nadadeiras anais e pélvicas de outros machos. Esse fato pode estar relacionado à presença de ganchos nestas nadadeiras. O dano nos ganchos causado pelas mordidas pode resultar em menor êxito na inseminação se comparado a um macho com ganchos íntegros.

As fêmeas são maiores que os machos, particularmente entre os peixes, porque a fertilidade aumenta com o tamanho do corpo (Breder & Rosen, 1966; Berglund *et al.*, 1986) ou porque os machos que maturam com um pequeno tamanho reduzem sua mortalidade pré-reprodutiva ou são menos propensos a morrerem de fome durante a escassez de alimentos (Cluttonbrock *et al.*, 1985; Gross, 1985). Entre as espécies analisadas somente em três espécies inseminadoras da subfamília Stevardiinae e no caracídeo *insertae sedis H. igneus* nós evidenciamos machos maiores que as fêmeas (Tab. 4). A inversão do tamanho corporal entre machos e fêmeas pode estar relacionada à pressão da seleção sexual resultante sobre os machos. Pois, quando machos lutam regularmente por acesso às parceiras, como observado neste trabalho, eles tendem a ser maiores do que as fêmeas, dado os benefícios da concorrência intrasexual e intersexual (Alcock, 2011; Blanckenhorn, 2005; Reichard *et al.*, 2005). Possivelmente as espécies inseminadoras de Stevardiinae possuem uma acirrada competição entre os machos pela inseminação das fêmeas.

Referências Bibliográficas

- ALCOCK, J. 2011. Comportamento animal: uma abordagem evolutiva. Artmed, Porto Alegre.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior - sampling methods. *Behaviour*. 49:227-267.
- AZEVEDO, M. A. 2000. Biologia reprodutiva de dois glandulocaudíneos com inseminação, *Mimagoniates microlepis* e *Mimagoniates rheocharis* (Teleostei: Characidae), e características de seus ambientes, p. 84. *In*: Departamento de Zoologia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- . 2004. Análise comparada de caracteres reprodutivos em três linhagens de Characidae (Teleostei: Ostariophysi) com inseminação, p. 238. *In*: Departamento de Zoologia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
- . 2010. Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. *Iheringia Serie Zoologia*. 100:469-482.
- AZEVEDO, M. A., L. R. MALABARBA, & J. R. BURNS. 2010. Reproductive biology and development of gill glands in the inseminating characid, *Macropsobrycon uruguayanae* Eigenmann, 1915 (Cheirodontinae: Compsurini). *Neotropical Ichthyology*. 8:87-96.
- BERGLUND, A., G. ROSENQVIST, & I. SVENSSON. 1986. Mate choice, fecundity and sexual dimorphism in 2 pipefish species (Syngnathidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 19:301-307.
- BLANCKENHORN, W. U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*. 111:977-1016.
- BREDER, C. M. J., & D. R. ROSEN. 1966. Modes of reproduction in fishes. T. F. H. Publication, Neptune City, New York.
- BUCKUP, P. A., N. A. MENEZES, & M. S. GHAZZI. 2007. Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- BURNS, J. R., & S. H. WEITZMAN. 2005. Insemination in ostariophysan fishes, p. 107-134. *In*: Viviparous Fishes. H. J. Grier & M. C. Uribe (eds.). New Life Publications, Homestead Florida.
- 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*. 224:131-145.
- BURNS, J. R., S. H. WEITZMAN, & L. R. MALABARBA. 1997. Insemination in eight species of Cheirodontine fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae). *Copeia*: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. *In*: Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Fisiology of Fish. B. Norberg, O. S. Kjesbu, G. L. Taranger, E. Andersson, and S. O. Stefansson (eds.). Institute of Marine Research and University of Bergen.
- BURT, A., D. L. KRAMER, K. NAKATSURU, & C. SPRY. 1988. The tempo of reproduction in *Hyphessobrycon-Pulchripinnis* (Characidae), with a discussion on the biology of multiple spawning in fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 22:15-27.
- CASTRO, R. M. C., A. C. RIBEIRO, R. C. BENINE, & A. L. A. MELO. 2003. *Lophiobrycon weitzmani*, a new genus and species of glandulocaudine fish (Characiformes: Characidae) from the rio Grande drainage, upper rio Paraná system, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 1:11-19.
- CHARNOV, E. L., & S. W. SKINNER. 1984. Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps. *Florida Entomologist*. 67:5-21.
- CLUTTONBROCK, T. H., S. D. ALBON, & F. E. GUINNESS. 1985. Parental investment and sex-differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature*. 313:131-133.
- COLLETTE, B. B. 1977. Epidermal breeding tubercles and bony contact organs in fishes. *Symposia of the Zoological Society of London*. 39:225-268.

- CRUZ, A. L.** 2002. Comportamento agonístico em *Astyanax altiparanae* Garutti e Britski, 2000 (Pisces: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS*. 15:163-293.
- EIGENMANN, C. H.** 1911. New characins in the collections of the Carnegie Museum. *Annals of the Carnegie Museum*. 8:164-181.
- ENQUIST, M., O. LEIMAR, T. LJUNGBERG, Y. MALLNER, & N. SEGERDAHL.** 1990. A test of the sequential assessment game - fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*. 40:1-14.
- FORSGREN, E.** 1997. Mate sampling in a population of sand gobies. *Animal Behaviour*. 53:267-276.
- GARUTTI, V.** 1990. Caráter sexual secundário em *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae) relacionado às nadadeiras anal e pélvicas. *Naturalia* 15:109-119.
- GONÇALVES, T. K., M. A. AZEVEDO, L. R. MALABARBA, & C. B. FIALHO.** 2005. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). *Neotropical Ichthyology*. 3:433-438.
- GROSS, M. R.** 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*. 313:47-48.
- HEYING, H. E.** 2001. Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog, *Mantella laevis*, with comparisons to the dendrobatids. *Animal Behaviour*. 61:567-577.
- HUTCHINGS, J. A., T. D. BISHOP, & C. R. MCGREGOR-SHAW.** 1999. Spawning behaviour of Atlantic cod, *Gadus morhua*: evidence of mate competition and mate choice in a broadcast spawner. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56:97-104.
- ICHIHASHI, T., Y. ICHIKAWA, & T. MATSUSHIMA.** 2004. A non-social and isolate rearing condition induces an irreversible shift toward continued fights in the male fighting fish (*Betta splendens*). *Zoological Science*. 21:723-729.
- JAMIESON, B. G. M.** 1991. Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa. Cambridge University Press, Cambridge.
- JAVONILLO, R., J. R. BURNS, & S. H. WEITZMAN.** 2009. Sperm modifications related to insemination, with examples from the Ostariophysi. *In: Reproductive Biology and Phylogeny in Fishes*. B. G. M. Jamieson (ed.). Science Publishers, Enfield.
- KEKALAINEN, J., G. RUDOLFSEN, M. JANHUNEN, L. FIGENSCOU, N. PEUHKURI, N. TAMPER, & R. KORTET.** 2010. Genetic and potential non-genetic benefits increase offspring fitness of polyandrous females in non-resource based mating system. *BMC Evolutionary Biology*. 10:1-9.
- KUTAYGIL, D. L.** 1959. Insemination, sexual differentiation and secondary sex characters in *Stevardia albipinnis* gill. *Hydrobiology University Istanbul Fen Fakültesi Mecmuası*. 24:93-128.
- LEVEQUE, C., T. OBERDORFF, D. PAUGY, M. L. J. STIASSNY, & P. A. TEDESCO.** 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595:545-567.
- LOIR, M., C. CAUTY, P. PLANQUETTE, & P. Y. LEBAIL.** 1989. Comparative study of the male reproductive tract in seven families of South-American catfishes. *Aquatic Living Resour.* 2:45-56.
- MALABARBA, L. R., & S. H. WEITZMAN.** 2003. Description of a new genus with six species from Southern Brazil, Uruguay and Argentina with discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu Ciências e Tecnologia da PUCRS*. 16:67-151.
- 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 the Biological Society of Washington*. 103:380-426.
- . 2009. Systematics of the Neotropical fish subfamily Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*. 7:295-370.

- MIRANDE, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*. 8:385-568.
- MOUTOU, K. A., I. D. MCCARTHY, & D. F. HOULIHAN. 1998. The effect of ration level and social rank on the development of fin damage in juvenile rainbow trout. *Journal of Fish Biology*. 52:756-770.
- NELSON, J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Hoboken, New Jersey.
- NELSON, K. 1964. Behavior and morphology in the glandulo-caudine fishes (Ostariophysi, Characidae). University of California Publisher Zoology. 75:59-152.
- NICOLETTO, P. F. 1993. Female sexual-response to condition-dependent ornaments in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*. 46:441-450.
- OLIVEIRA, C. L. C. 2003. Análise comparada de caracteres reprodutivos e da glândula branquial de duas espécies de Cheirodontinae (Teleostei: Characidae). p. 80. *In*: Departamento de Zoologia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil.
- OLIVEIRA, C. L. C., C. B. FIALHO, & L. R. MALABARBA. 2010. Reproductive period, fecundity and histology of gonads of two cheirodontines (Ostariophysi: Characidae) with different reproductive strategies - insemination and external fertilization. *Neotropical Ichthyology*. 8:351-360.
- OSTLUND, S., & I. AHNESJO. 1998. Female fifteen-spined sticklebacks prefer better fathers. *Animal Behaviour*. 56:1177-1183.
- PECIO, A., J. R. BURNS, & S. H. WEITZMAN. 2007. Comparison of spermiogenesis in the externally fertilizing *Hemigrammus erythrozonus* and the inseminating *Corynopoma riisei* (Teleostei : Characiformes : Characidae). *Neotropical Ichthyology*. 5:457-470.
- REAVIS, R. H. 1997. The natural history of a monogamous coral-reef fish, *Valenciennesa strigata* (Gobiidae): 2. behavior, mate fidelity and reproductive success. *Environmental Biology of Fishes*. 49:247-257.
- REGAN, C. T. 1907. Description of two new characinid fishes from South America. *Annals and Magazine of Natural History*. 20:402-403.
- REICHARD, M., J. BRYJA, M. ONDRACKOVA, M. DAVIDOVA, P. KANIEWSKA, & C. SMITH. 2005. Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Molecular Ecology*. 14:1533-1542.
- REIS, R. E., S. O. KULLANDER, & C. J. FERRARIS-JR. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucers, Porto Alegre.
- RESETARITS, W. J., & H. M. WILBUR. 1989. Choice of oviposition site by *Hyla chrysoscelis* - role of predators and competitors. *Ecology*. 70:220-228.
- RIDLEY, M. 2006. *Evolução*. Artmed, Porto Alegre.
- ROBISON, H. W. 1975. A qualitative analysis of courtship and reproductive behavior in the anabantoid fish *Trichogaster pectoralis* (Regan) (Pisces: Anabantoidei). *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*. 55:65-71.
- SHIBATTA, O. A. 2006. Comportamento social do pirá-brasília, *Simpsonichthys boitonei* Carvalho (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 23:375-380.
- 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*. 1:61-66.
- SMITH, C., A. DOUGLAS, & P. JURAJDA. 2001. Oviposition site selection and embryo mortality in perch. *Journal of Fish Biology*. 58:880-882.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection, p. 136-179. *In*: *Sexual Selection and the Descent of Man*. B. Campbell (ed.). Aldine, Chicago.
- TURNBULL, J. F., C. E. ADAMS, R. H. RICHARDS, & D. A. ROBERTSON. 1998. Attack site and resultant damage during aggressive encounters in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Aquaculture*. 159:345-353.

- VARI, R. P., & L. R. MALABARBA.** 1998. Neotropical ichthyology: na overview, p. 1-11. *In*: Phylogeny and classification of Neotropical fishes. L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lunena, and C. A. S. Lucena (eds.). Edipucrs, Porto Alegre.
- VAZZOLER, A. E. A. D. M.** 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. EDUEM/SBI, Maringá.
- VON IHERING, R.** 1937. Oviductal fertilization in the South American catfish, *Trachycorystes*. *Copeia*. 1937:201-205.
- VON IHERING, R., & P. AZEVEDO.** 1936. As piabas dos açudes nordestinos (Characidae: Tetragonopterinae). *Archivos do Instituto Biológico de São Paulo*. 7:75-106.
- WEITZMAN, S. H., N. A. MENEZES, H.-G. EVERS, & J. R. BURNS.** 2005. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*. 3:329-360.
- WILEY, M. L., & B. B. COLLETTE.** 1970. Breeding tubercles and contact organs in fishes, their occurrence, structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 143:145-216.
- WONG, B. B. M.** 2004. Superior fighters make mediocre fathers in the Pacific blue-eye fish. *Animal Behaviour*. 67:583-590.
- WOOTTON, R. J.** 1998. *The ecology of Teleost fishes*. Kluwer, London.
- YASUI, Y.** 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology Evolution*. 13:246-50.
- . 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecological Research*. 16:605-616.