

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

**Análise comparativa do desenvolvimento embrionário de *Pamphorichthys*
hollandi (Henn, 1916) e *Poecilia vivipara* (Bloch & Schneider, 1801)
(Cyprinodontiformes: Poeciliidae)**

José Wesley Santos Daltro

São Cristóvão

2019

JOSÉ WESLEY SANTOS DALTRO

**Análise comparativa do desenvolvimento embrionário de *Poecilia vivipara*
(Bloch & Schneider, 1801) e *Pamphorichthys hollandi* (Henn, 1916)
(Cyprinodontiformes: Poeciliidae)**

Trabalho de conclusão de curso apresentado como requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas pelo Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de Sergipe.

Orientador: Dr. Marcelo Fulgêncio Guedes de Brito.

São Cristóvão

2019

Dedico este trabalho aos meus amados
pais, Andrea Regina e José Cleivaldo.
O meu alicerce.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pelas experiências e pessoas que vieram e estão por vir. “[...] as obras das tuas mãos levam-me a cantar de alegria” (Salmos 92:4).

Aos meus pais, Andrea Regina e José Cleivaldo, que com muito carinho e apoio, não mediram esforços para que eu chegasse até esta etapa da minha vida. Mãe, seu zelo e dedicação me garantiu suporte para seguir. Pai, sua sabedoria me despertou a perseverança, força e segurança de continuar.

Às minhas avós, Maria Jailde e Maria Gildete, pelo amor imensurável.

Às minhas irmãs, Weslainy Gabrielle e Elloá Carolayne, pelo amor e companheirismo.

A toda minha família, o meu maior tesouro.

À Andrielly Silva, a minha melhor amiga, o meu porto seguro.

Aos colegas da minha turma de Biologia Bacharelado 2015, Diene, Letícia, Mayane, Whendel, Gabriela, Saulo, Joedna, Renata, Propheta e Jânio, com os quais vivi experiências incríveis e reuni memórias inesquecíveis. Para sempre “Biologia Bacharelado Brasil”.

Aos meus colegas do Laboratório de Cordados da UFS, pelos momentos agradáveis de trabalho e viagens de campo. Vocês foram peças indispensáveis para a realização desse trabalho.

Ao meu professor e orientador Marcelo Britto, pela oportunidade, paciência, incentivo e pelo doce de leite mineiro que sempre traz de suas viagens para o pessoal do laboratório.

A todos os professores da UFS, que me proporcionaram aprendizados e experiências incríveis.

Ao Velho Chico, pela água, alimento e beleza.

RESUMO

A viviparidade é uma forma de cuidado parental em que o desenvolvimento inicial da prole se dá no interior da mãe. Os padrões de nutrição embrionária variam da lecitotrofia a matotrofia. Uma única fêmea pode gerar simultaneamente mais de uma ninhada através da superfetação. O objetivo do trabalho foi realizar uma análise comparativa do desenvolvimento embrionário de *Poecilia vivipara* e *Pamphorichthys hollandi* no Baixo São Francisco. O trabalho foi realizado no Baixo São Francisco entre os municípios de Propriá e Porto Real do Colégio. As espécies foram coletadas bimestralmente no período de maio de 2015 a julho de 2017 pelo método de rede de arrasto. Em laboratório foi realizada a triagem, biometria, dissecação e a determinação dos valores do comprimento padrão (CP), comprimento total (CT), peso corporal (PC) e fecundidade. Os estágios de desenvolvimento e o padrão de nutrição foram identificados macroscopicamente. Foram analisadas 30 fêmeas de *P. hollandi* e 25 de *P. vivipara*. *P. hollandi* foi menor ($CP_{\text{mín}} = 15$ mm) e mais leve ($PC_{\text{mín}} = 0,60$ g) que *P. vivipara* ($CP_{\text{mín}} = 19$ mm) ($PC_{\text{mín}} = 0,180$ g). *P. hollandi* apresentou ovários mais leves (média= 0,020 g) que *P. vivipara* (média= 0,037 g). Essa diferença também foi significativa estatisticamente ($p < 0,05$). *P. hollandi* foi menos fecunda (média= 6,5) que *P. vivipara* (média= 9,8). Em *P. hollandi* o comprimento padrão influenciou o peso das gônadas ($r^2 = 0,311$; $p < 0,05$). *P. vivipara* expressou essa relação sobre o peso das gônadas ($r^2 = 0,385$; $p < 0,05$) e sobre a fecundidade ($r^2 = 0,261$; $p < 0,05$). A redução da fecundidade associada ao tamanho do organismo é um reflexo da evolução da viviparidade. Os embriões tardios (k.s. = 0,573, $p < 0,05$) de *P. hollandi* foram menores (média= 2,61 mm) que em *P. vivipara* (média= 3,04 mm). A fecundidade interferiu negativamente no diâmetro da prole de *P. hollandi* ($r^2 = 0,305$; $p < 0,05$). *P. hollandi* se mostrou matotrófico e *P. vivipara* lecitotrófico. Embriões de *P. hollandi* tiveram um incremento mais acentuado no diâmetro que os de *P. vivipara*. A superfetação não foi registrada. Uma abordagem do padrão de nutrição em diferentes ambientes pode elucidar a forma como esses animais respondem a diferentes condições.

Palavras chave: Reprodução, táticas reprodutivas, nutrição embrionária.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	7
2	OBJETIVOS	14
	2.1 Objetivo Geral	14
	2.2 Objetivos Específicos.....	14
3	MÉTODOS	14
	3.1 Área de Estudo	14
	3.2 Coleta.....	15
	3.3 Procedimento em Laboratório.....	15
	3.4 Análise de Dados	16
4	RESULTADOS	18
5	DISCUSSÃO	23
6	REFERÊNCIAS	26

1 INTRODUÇÃO

De todos os grupos de vertebrados conhecidos, os peixes são os mais diversos e amplamente distribuídos (HELFMAN *et al.*, 2009; NELSON, GRANDE & WILSON, 2016). Das cerca de 60.000 espécies de vertebrados vivos, aproximadamente 32.000 estão incluídas no grupo dos peixes (NELSON, GRANDE & WILSON, 2016). Essa notável diversidade taxonômica existe há pelo menos 500 milhões de anos e é refletida no surgimento de numerosas adaptações anatômicas, fisiológicas, comportamentais e ecológicas ao longo do tempo evolutivo (HELFMAN *et al.*, 2009).

A divisão Teleostei é a mais representativa em número de espécies de peixes e é considerada o grupo mais diversificado de todos os vertebrados vivos, ocorrendo nos mais diversos habitats aquáticos espalhados pelo globo (NELSON, 1969; HELFMAN *et al.*, 2009; FRICKE & ESCHMEYER, 2019). Lowe-McConnell (1999) destaca que os peixes respondem às pressões seletivas de diferentes habitats desenvolvendo uma gama de estratégias de ciclo de vida para garantir a manutenção de populações viáveis e o sucesso das gerações futuras. Dessa forma, os teleósteos exibem uma notável complexidade reprodutiva, variando na forma de determinação do sexo, no sistema de acasalamento estabelecido e no grau de interação entre os sistemas sensoriais e processos reprodutivos (BLUMER, 1982; DESJARDINS & FERNALD, 2009). Smith & Wootton (2016) propõe que a interação entre três características únicas dos teleósteos seja a principal responsável por sua diversidade reprodutiva, que seriam (i) a duplicação geral do genoma, que potencializa a capacidade de evolução genômica; (ii) um sistema endócrino altamente adaptável e sensível a fatores sociais e ambientais, fruto de um sistema aprimorado de secreção de hormônios hipofisários possibilitado pela relação cérebro-hipófise; e (iii) o bipotencialismo das gônadas durante a formação das mesmas, que facilita o surgimento de táticas de acasalamento alternativas.

O cuidado parental é qualquer mudança no comportamento exibido pelos pais após a fertilização que vise garantir o desenvolvimento da prole e de alguma forma aumente a probabilidade de seu sucesso (SMITH & WOOTTON, 1995). Embora a maioria dos teleósteos não apresente nenhum tipo de cuidado parental,

é nesse grupo que esse modo reprodutivo ocorre de forma mais frequente e diversificada, principalmente entre as espécies de água doce (BLUMER, 1982; MANK, PROMISLOW & AVISE, 2005; HELFMAN *et al.* 2009). Os custos que as espécies experimentam durante a expressão do cuidado parental podem afetar a frequência de reprodução, quando o tempo investido no cuidado é longo e exclusivo; a fecundidade, com possíveis reduções no tamanho corporal; e a sobrevivência, a depender do grau de exposição ao risco de predação e quão caro seja energeticamente custosa (KUWAMURA, 1986; BOEHLERT, KUSAKARI & YAMADA, 1991; BELL, MCGHEE & STEIN, 2016). Algumas táticas, no entanto, são utilizadas para diminuir estes custos, como o canibalismo ou abandono, entrega de ninhada a outro casal e deserções por parte de um dos parceiros (TOWNSHEND & WOOTTON, 1985; MANICA, 2002).

Os principais tipos de cuidado parental manifestados pelos teleósteos são o paterno, materno e o biparental (THUNKEN *et al.*, 2010; DEANGELIS *et al.*, 2017; RAMALLO *et al.*, 2017). Das 85 famílias de teleósteos com cuidado parental listadas por Blumer (1982), o cuidado paterno se mostrou dominante (51 famílias), seguido do materno (30 famílias) e do biparental (23 famílias). As análises filogenéticas realizadas por Mank *et al.* (2005) na busca pelo caminho evolutivo dessas diferentes formas de cuidado, apontaram que a evolução do cuidado realizado exclusivamente pelos machos tende a ocorrer em linhagens com fertilização externa, enquanto que o realizado somente pelas fêmeas tende a ocorrer principalmente em linhagens com fertilização interna, não significando que o cuidado biparental seja um ponto de partida evolutivo para os dois. Sendo assim, a evolução do cuidado parental pode ser entendida como duas vias únicas, separadas pelo modo de fertilização e direcionadas pela seleção sexual atuando através da limitação de recursos (MANK, PROMISLOW & AVISE, 2005; HELFMAN *et al.* 2009). Entre as mudanças comportamentais ligadas ao cuidado parental, estão a construção e manutenção de ninhos, vigilância de ovos e alevinos contra predadores, inibição do crescimento de patógenos através da secreção de muco especializado e acompanhamento de filhotes durante forrageio (BALON, 1975; BLUMER, 1982; HELFMAN *et al.* 2009).

Uma das formas mais derivadas de cuidado parental é a viviparidade, quando o desenvolvimento inicial da prole se dá ainda no interior da mãe e são

estabelecidas relações materno-embrionárias tróficas, osmorregulatórias, excretórias, respiratórias, endocrinológicas e imunológicas dentro do trato reprodutivo (TURNER 1940; WOURMS, 1981; WOURMS & LOMBARDI, 1992). A gestação interna é bastante difundida entre os Chondrichthyes (40 famílias), porém, está presente apenas em 14 famílias de teleósteos (WOURMS, 1981; BLUMER, 1982; WOURMS & LOMBARDI, 1992; HELFMAN *et al.*, 2009). O registro mais antigo que se tem da ocorrência de viviparidade na linhagem dos vertebrados foi feito nos Placodermi, uma classe de peixes primitivos extintos há 380 milhões de anos atrás (LONG *et al.*, 2008). Essa descoberta demonstrou que a fertilização interna era uma estratégia comum nos primeiros vertebrados mandibulados (LONG, TRINAJSTIC & JOHANSON, 2009).

A viviparidade, assim como todas as outras formas de cuidado parental, surgiu de maneira independente e em vários momentos durante a evolução dos Actinopterygii, classe que engloba os teleósteos (AMOROSO, 1968; WOURMS, 1981; WOURMS & LOMBARDI, 1992; MANK, PROMISLOW & AVISE, 2005; BLACKBURN, 2015). O caminho evolutivo percorrido até se alcançar essa forma de cuidado envolve primordialmente uma mudança no tipo de fertilização, de externa para interna, seguida da capacidade de retenção de embriões no sistema reprodutor materno, aprimoramento do ovário ou oviduto como local de gestação, modificação morfológica e fisiológica do embrião e do sistema reprodutor materno, e a modificação dos mecanismos endocrinológicos de controle reprodutivo (AMOROSO, 1968; WOURMS, 1981; WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988; SCHINDLER & HAMLETT, 1993).

Em decorrência desse conjunto de adaptações anatômicas e fisiológicas que o caminho evolutivo que direciona ao cuidado parental feminino é o menos percorrido e parece ser irreversível entre os Actinopterygii (MANK, PROMISLOW & AVISE, 2005). Entre as vantagens seletivas proporcionadas pela viviparidade estão a proteção contra a predação, redução da competição por espaço, capacidade de transporte da prole para localidades mais apropriadas, assim como colonização ou dispersão para novos habitats (THIBAUT & SCHULTZ, 1978; WOURMS & LOMBARDI, 1992). Em contrapartida, as fêmeas experimentam maiores custos energéticos durante a gestação para poder sustentar o metabolismo da ninhada, ficam mais vulneráveis ao risco de predação por conta

do aumento do volume e massa, podem reduzir a fecundidade a depender do tamanho do seu organismo e sujeitar a sua prole ao risco de perda total através de sua morte (WOURMS 1981; WOURMS & LOMBARDI, 1992; GHALAMBOR, REZNICK & WALKER, 2004).

As relações tróficas estabelecidas entre a fêmea e os embriões nas diferentes unidades taxonômicas de peixes vivíparos são as mais diversas entre todos os vertebrados vivos (WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988). Os padrões principais variam da lecitotrofia estrita, estado vivíparo primitivo e troficamente menos especializado, até a matotrofia extrema, estado vivíparo mais especializado que reduz a autonomia metabólica do embrião e aumenta o grau de dependência trófica materna através de especializações estruturais e funcionais (WOURMS, 1981; WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988; BLACKBURN, 1992; WOURMS & LOMBARDI, 1992;).

Em espécies lecitotróficas, os nutrientes necessários para o desenvolvimento embrionário, como aminoácidos, proteínas e lipídios, são providos a partir do próprio vitelo, a reserva energética previamente acumulada pela fêmea antes da fertilização (WOURMS, 1981; BLACKBURN, 2015). Esse padrão nutricional dá a possibilidade de se acumular nutrientes e oferece uma maior garantia de sucesso reprodutivo, uma vez que os embriões continuarão a ser nutridos mesmo em ambientes instáveis principalmente em relação à disponibilidade de alimento (WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988). Embriões lecitotróficos exibem um decréscimo considerável de peso seco embrionário, podendo chegar a 38% em teleósteos vivíparos à medida que a biomassa é consumida e convertida em energia metabólica para o desenvolvimento e crescimento embrionário (THIBault E SCHULTZ, 1978; REGUS *et al.*, 2013). Em contraste, nas espécies matotróficas o vitelo disponibilizado é significativamente reduzido e os embriões recebem um incremento no peso ao longo do desenvolvimento (WOURMS, 1981; BLACKBURN, 2015). Os recursos demandados pelos embriões durante o período da gestação são derivados da fêmea grávida, que os fornecem de forma eficiente a partir de tecidos materno-embrionários especializados (WOURMS, 1981; WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988; MARSH-MATTHEWS, 2011; BLACKBURN, 2015). Diferente da lecitotrofia, a matotrofia necessita que o suprimento alimentar seja contínuo ou pelo menos

previsível, já que uma interrupção na transferência de nutrientes põe em risco todo o processo gestacional (THIBAULT & SCHULTZ, 1978).

Os diferentes locais em que os embriões são gerados, assim como as especializações estruturais e fisiológicas envolvidas no processo gestacional, foram determinados pela morfologia do sistema reprodutor feminino adquirido ao longo da história evolutiva dos peixes vivíparos (WOURMS & LOMBARDI, 1992; KUNZ, 2004). O desenvolvimento interno nos teleósteos vivíparos ocorre no interior do ovário (ARCANJO *et al.*, 2014). A função dupla de produção de ovócitos e manutenção de embriões difere a viviparidade teleosteica de todos os outros vertebrados (SCHINDLER & HAMLETT, 1993).

O tipo de ovário encontrado nos teleósteos vivíparos é o cistovariano, caracterizado por possuir uma cavidade interior oca revestida pelo epitélio germinativo (KAGAWA, 2013). Trata-se de um ovário único fundido, envolvido por um revestimento peritoneal e composto por camadas de tecido conjuntivo amplamente vascularizado, músculo liso e dobraduras internas formadas pelo epitélio germinativo, onde, por sua vez, é o local aonde são armazenados os folículos ovarianos (SCHINDLER & HAMLETT, 1993). Associado ao ovário está o gonoduto, que se estende e abre caminho até o exterior do poro genital (CAMPUZANO-CABALLERO & URIBE, 2017).

A gestação em teleósteos pode ser do tipo intraluminal, no interior do lúmen ou cavidade ovariana; ou intrafolicular, quando no folículo ovariano (WOURMS, 1981; WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988; SCHINDLER E HAMLETT, 1993). Na gestação intraluminal, a fertilização e o início do desenvolvimento embrionário acontecem ainda no folículo ovariano e finalizam no lúmen ou cavidade ovariana, onde são incubados em um fluido nutritivo (WOURMS, 1981; GUERRERO-ESTÉVEZ & LÓPEZ-LÓPEZ, 2016). Esse modo gestacional é registrado para a maioria dos teleósteos vivíparos, em 10 das 14 famílias vivíparas (WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988). Já durante a gestação intrafolicular, após a fertilização não ocorre a degeneração do folículo ovariano e os embriões retidos são liberados apenas no final do desenvolvimento (WOURMS, 1981; URIBE & GRIER, 2018). Essa característica é exibida em clinídeos, poecilídeos, anablepídeos e alguns labrisomídeos (WOURMS, 1981; WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988). Teleósteos lecitotróficos com gestação intrafolicular não

demonstram grandes modificações no folículo ovariano pós-fertilização (URIBE & GRIER, 2018). Os nutrientes são absorvidos a partir da superfície externa do saco vitelino altamente vascularizada que funciona como sistema de transporte de nutrientes do vitelo e órgão respiratório (TURNER, 1940; JOLLIE, 1964; KUNZ, 2004). Em espécies matotróficas a parede folicular experimenta extensas alterações estruturais e funcionais após a formação do zigoto para assim poder acomodar e promover a manutenção dos embriões (SCHINDLER E HAMLETT, 1993). O aumento na espessura, vascularização, número de microvilosidades e organelas citoplasmáticas especializadas garantem que haja a troca metabólica entre a parede do folículo e a superfície especializada do embrião (GROVE & WOURMS, 1991).

Entre essas especializações, estão a superfície reduzida e bastante vascularizada do saco vitelino pericárdico e um epitélio embrionário com características absorptivas (TURNER, 1940; KUNZ, 2004). A definição mais difundida para placenta a caracteriza como uma justaposição íntima ou fusão dos órgãos embrionários aos tecidos maternos ou paternos para a troca fisiológica (FLEUREN *et al.*, 2018). A associação próxima entre a parede folicular e a superfície embrionária é considerada um análogo à placenta (WOURMS, GROVE & LOMBARDI, 1988). A placenta folicular é considerada menos especializada em comparação à placenta corioalantóide característica dos mamíferos (POLLUX *et al.*, 2009; BLACKBURN, 2015).

Uma única fêmea pode gerar simultaneamente mais de uma ninhada através da superfetação (ALVAREZ, GARCIA, VÁZQUEZ-VEJA & ZÚÑIGA-VEJA, 2014). A superfetação é uma adaptação reprodutiva que permite a fecundação de novos grupos de ovócitos e o desenvolvimento de uma nova ninhada pouco tempo antes da ninhada mais avançada completar o desenvolvimento e ser liberada no parto (TURNER, 1940). Os novos ovócitos podem ser fertilizados por espermatozoides frescos ou armazenados, graças à possibilidade de mantê-los viáveis no ovário por um período de até 10 meses (GASPARINI, DAYMOND & EVANS, 2018). As vantagens evolutivas adquiridas com essa adaptação envolvem um menor tempo necessário para se gerar novas ninhadas e a alocação equilibrada e sequenciada de energia em mais de uma ninhada, evitando grandes

ondas de demanda necessária para a manutenção de uma única grande ninhada, que entra em fase de crescimento em momentos diferentes (TURNER, 1947).

A superfetação pode ser negativamente afetada pelas condições ecológicas, uma vez que ambientes instáveis principalmente em relação à disponibilidade de alimento podem fazer com que a fêmea abandone a superfetação em períodos de escassez (THIBAUT E SCHULTZ 1978). As espécies superfetadoras aparecem nas famílias Clinidae, Zenarchopteridae e Poeciliidae (GUNN & THRESHER 1991; REZNICK *et al.*, 2007a; REZNICK, MEREDITH & COLLETTE, 2007b). É nesta última família que estão as espécies que apresentam os níveis mais extremos dessa adaptação, *Poeciliopsis prolifica* com cinco ninhadas e *Heterandria formosa* com nove ninhadas (THIBAUT E SCHULTZ, 1978).

A família Poeciliidae é composta por pequenos peixes neotropicais amplamente distribuídos em águas doces e salobras, com cerca de 274 espécies incluídas em 29 gêneros, e possui o maior número de membros com viviparidade obrigatória entre os teleosteos (LUCINDA & REIS, 2003; NELSON *et al.*, 2016; ESCHMEYER *et al.*, 2019). Apenas o gênero *Tomeurus* é conhecido por possuir viviparidade facultativa (PARENTI *et al.*, 2010). Os poecilídeos apresentam uma diversidade de adaptações reprodutivas, como a fertilização interna, oviparidade, clonalidade, viviparidade, lecitotrofia, matotrofia e superfetação (THIBAUT E SCHULTZ, 1978; HELFMAN *et al.* 2009; POLLUX *et al.* 2009). Por causa dessa diversidade, somada a curta geração e facilidade de cultura, os poecilídeos são bastante atraentes como sistema modelo na biologia reprodutiva (REZNICK *et al.*, 2007; POLLUX *et al.* 2009; FLEUREN *et al.*, 2017). A transferência dos gametas masculinos durante a fecundação ocorre com o auxílio de um órgão intromissor especializado, formado pela modificação dos raios 3-4-5 da nadadeira anal, chamado gonopódio (ZAUNER *et al.*, 2003; OFFEN *et al.*, 2013).

Os gêneros *Poecilia* e *Pamphorichthys* pertencem a tribo Poeciliini e possuem respectivamente 40 e 6 espécies (NELSON, GRANDE & WILSON, 2016; ESCHMEYER *et al.*, 2019). A espécie *Poecilia vivipara* (Bloch & Schneider, 1801) atinge um comprimento médio entre 4,8-5,3 cm, sendo as fêmeas maiores que os machos. A espécie é amplamente distribuída em rios, lagoas e estuários de vários países da América do Sul e recebe os nomes comuns “Barrigudinho” e “Guaru”

(MENDONÇA & ANDREATA, 2001; LUCINDA, 2003; NEVES & MONTEIRO, 2003). *Pamphorichthys hollandi* (Henn, 1916) atinge um comprimento máximo de 2,1 cm e tem uma ocorrência mais restrita ao longo da Bacia do Rio São Francisco, na América do Sul (LUCINDA, 2003; BUCKUP, MENEZES & GHAZZI, 2007).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Realizar uma análise comparativa do Desenvolvimento Embrionário de *Poecilia vivipara* e *Pamphorichthys hollandi* coletadas na região do Baixo São Francisco.

2.2 Objetivos Específicos

- I) Caracterizar macroscopicamente as fases do desenvolvimento embrionário para análise descritiva e comparativa.

- II) Avaliar a relação entre atributos da história de vida associados à viviparidade e as implicações para cada espécie.

3 MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

O rio São Francisco nasce no Parque Nacional da Serra da Canastra, localizado na região sudoeste do Estado de Minas Gerais, e atravessa os estados de Minas Gerais, Bahia, Pernambuco, Alagoas e Sergipe. Sua bacia hidrográfica possui uma área de 645 mil km² englobando os biomas do Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica (Godinho & Godinho, 2003).

O local de estudo está situado no segmento nomeado tradicionalmente como Baixo São Francisco, em referência ao trecho entre o município de Paulo Afonso (BA) até a sua foz, entre os Estados de Sergipe e Alagoas. As amostragens foram realizadas no trecho entre os municípios de Propriá (10°12'44.2"S; 36°50'13.5"W) e Porto Real do Colégio (10°11'06.2"S; 36°50'16.4"W). A região é caracterizada por uma vegetação aquática bastante

densa nas margens, composta principalmente por macrófitas e representada em maior número pela *Egeria densa*. A faixa marginal manteve características de ambientes lênticos em decorrência da regularização do fluxo do rio São Francisco.

3.2 Coleta

As espécies foram coletadas bimestralmente no período de maio de 2015 a julho de 2017. Os peixes foram capturados pelo método de rede de arrasto durante quatro dias consecutivos em cada coleta. O arrasto foi realizado propositalmente em áreas com alta densidade de macrófitas, sempre no período vespertino. Os espécimes coletados foram retirados das redes, anestesiados em Eugenol, fixados com formaldeído a 10% e trazidos para laboratório, onde foram lavados em água corrente e transferidos para o álcool 70%.

3.3 Procedimento em Laboratório

Foram selecionadas 30 fêmeas grávidas de cada espécie. Em laboratório, foi realizada a triagem, biometria e a dissecação de cada indivíduo. Em seguida, foram determinados os valores do comprimento padrão (CP), comprimento total (CT) e do peso corporal (PC). As medidas foram obtidas através de paquímetro digital de 0,01 mm de precisão e balança de 0,001 g de precisão. A dissecação foi iniciada a partir de um corte ventrolateral esquerdo com origem na abertura urogenital. Com o auxílio de pinças, tesouras e agulhas o trato reprodutivo foi separado dos órgãos adjacentes. Os ovários foram removidos, pesados e individualizados para a caracterização dos ovócitos e embriões.

A fecundidade foi aferida através da contagem dos ovócitos maduros e embriões. Logo após, foram identificados macroscopicamente os estágios de desenvolvimento ovocitário e embrionário. As amostras que reuniam o maior número de detalhes representativos para cada estágio foram fotografadas. O diâmetro dos ovócitos e embriões foi obtido com o auxílio de ocular milimetrada.

A determinação do desenvolvimento ovocitário e embrionário foi baseada na classificação proposta por Haynes (1995) na qual consiste em: (1) ovócito imaturo, (2) ovócito com vitelo precoce, (3) ovócito maduro, (4) embrião com blastodisco, (5) embrião com escudo/linha primitiva, (6) embrião com taça óptica,

(7) embrião com olhos iniciais/brotos de membros, (8) embrião com olhos medianos, (9) embrião com olhos tardios, (10) embrião com olhos muito tardios e (11) embrião maduro (Tabela 1).

3.4 Análise de Dados

As análises estatísticas foram executadas no Software Past (HAMMER, HARPER & RYAN, 2001) com significância de $p < 0,05$. Através do teste de Kolmogorov Smirnov foi comparada a distribuição dos valores de peso dos ovários e do diâmetro dos embriões no estágio mais avançado de desenvolvimento. Essa análise permitiu identificar diferenças reprodutivas sutis entre as duas espécies. A escolha desse teste foi devido a não normalidade dos dados mesmo após serem logaritmizados. A penúltima fase foi utilizada por ter sido a fase mais terminal de desenvolvimento registrada. Para avaliar a interferência do comprimento padrão materno no investimento sexual, foram testadas relações estatísticas através da regressão não linear. O comprimento padrão foi determinado como a variável preditora e o peso das gônadas e número de embriões como as variáveis resposta. A interferência da fecundidade sobre o diâmetro dos embriões também foi testada. Para descrever o tipo de nutrição como lecitotrófica ou matotrófica foram realizadas observações das características macroscópicas, baseando-se na presença de vitelo em todas as fases registradas. Para reforçar essa descrição, foi representado graficamente o incremento de diâmetro dos embriões ao longo do desenvolvimento. Para identificar a ocorrência de superfetação foi considerado o número de fases embrionárias para cada indivíduo.

Tabela 1: Descrição macroscópica das fases do desenvolvimento ovocitário e embrionário dos poecilídeos por Haynes (1995).

Fases	Características Macroscópicas
Ovócito imaturo	Ovócitos pequenos, de cor branca opaca, espalhados por todo o ovário ou envolvidos numa massa de ovócitos.
Ovócito com vitelo precoce	Início da formação do vitelo. O ovócito embora ainda pequeno ganha um aspecto amarelo-alaranjado e possivelmente gotas de óleo distribuídas de forma desigual.
Ovócito maduro	Ovócitos maduros tomam uma cor totalmente amarela, translúcida e dourada, com gotículas de óleo agora distribuídas uniformemente.
Embrião com blastodisco	Ovócitos são fertilizados e o embrião já pode ser visível como uma pequena touca branca na superfície do saco vitelino, enquanto que as gotículas de óleo se coalescem sob o blastodisco no pólo animal.
Embrião com escudo/linha primitiva	Blastodisco sofre uma propagação que cobre o vitelo quase por inteiro. A linha primitiva surge como uma linha fina esbranquiçada no centro do escudo.
Embrião com taça óptica	Copos e vesículas ópticas se fazem presentes com o mínimo de pigmentação ocular.
Embrião com olhos iniciais/brotos de membros	Olhos começam a ganhar maior pigmentação. A cabeça admite um tamanho desproporcional ao tronco. As nadadeiras peitorais e caudais estão presentes e dá-se início à pigmentação da região dorsal.
Embrião com olhos medianos	Desenvolvimento dos olhos quase completo. A cabeça adquire proporcionalidade ao tronco. Dá-se início a pigmentação lateral. Surgem brotos das nadadeiras dorsal e anal. Raios da nadadeira caudal e os opérculos tomam forma. Focinho se mantém enterrado no vitelo.
Embrião com olhos tardios	Olhos continuam a crescer e pode ocorrer flexão da cauda sobre a cabeça.
Embrião com olhos muito tardios	Olhos chegam ao seu tamanho final, assim como os raios dorsais e anais.
Embrião maduro	Embrião assemelha-se a um adulto, já com o saco vitelino quase completamente absorvido, nadadeiras alongadas e escamas presentes.

4 RESULTADOS

Foi analisado um total de 55 fêmeas, das quais 30 corresponderam à *Pamphorichthys hollandi* e 25 à *Poecilia vivipara*. Fêmeas de *P. hollandi* foram menores que *P. vivipara*, com comprimento padrão mínimo de 15 mm (média= 18,03±1,83 mm) para *P. hollandi* e 19 mm (média= 23,8±3,16 mm) para *P. vivipara*. *P. hollandi* também se mostrou mais leve com um peso mínimo de 0,060 g (média= 0,126±0,040 g), contra 0,180 g de *P. vivipara* (média= 0,373±0,167 g) (Tabela 2).

Tabela 2: Valor mínimo, máximo, média e desvio padrão (SD) dos valores de comprimento padrão (CP, mm) e peso corporal (PC, g) das fêmeas adultas de *P. hollandi* e *P. vivipara* coletadas no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco.

	<i>P. hollandi</i> (n=30)			<i>P. vivipara</i> (n=25)		
	Menor	Maior	Média±SD	Menor	Maior	Média±SD
CP	15,00	21,00	18,03±1,83	19,00	30,00	23,8±3,16
PC	0,060	0,199	0,126±0,040	0,180	0,855	0,373±0,167

P. hollandi apresentou ovários com peso médio de 0,020 g, variando de 0,007 g a 0,045 g. Esse valor foi inferior ao registrado em *P. vivipara*, que obteve ovários mais pesados com peso médio de 0,037 g, variando de 0,007 g a 0,158 g. A distribuição dos valores de peso das gônadas diferiu estatisticamente entre as duas espécies ($p < 0,05$). As fêmeas de *P. hollandi* tiveram um número médio de 46,97 ovócitos e embriões no total, variando de 25 a 153, e uma fecundidade média de 6,5. Em *P. vivipara* a média foi inferior, com registro de 31,2 embriões e ovócitos no total, variando de 9 a 92, e uma fecundidade média de 9,8. Não foram encontrados embriões mal formados durante o estudo. Para ambas as espécies, os estágios embrionários mais representativos foram os iniciais, a fase pequena e imatura dos ovócitos foi predominante e o último estágio esteve ausente. Os estágios 4, 5 e 6 não foram encontrados entre os indivíduos de *P. hollandi*. (Figura 1).

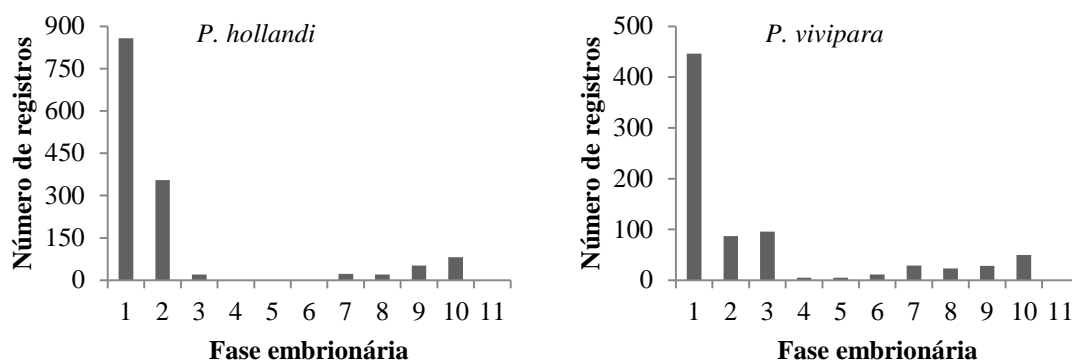


Figura 1: Frequência de ovócitos e embriões para cada fase nas fêmeas adultas de *P. hollandi* e *P. vivipara* coletadas no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco.

Em *P. hollandi* o tamanho exerceu influência sobre o peso das gônadas ($r^2 = 0,354$; $p < 0,05$). No entanto, não houve influência sobre a fecundidade ($r^2 = 0,160$; $p > 0,05$). *P. vivipara* também expressou uma relação significativa entre o tamanho e o peso das gônadas ($r^2 = 0,312$; $p < 0,05$), assim como para a fecundidade ($r^2 = 0,122$; $p < 0,05$) (Figura 2).

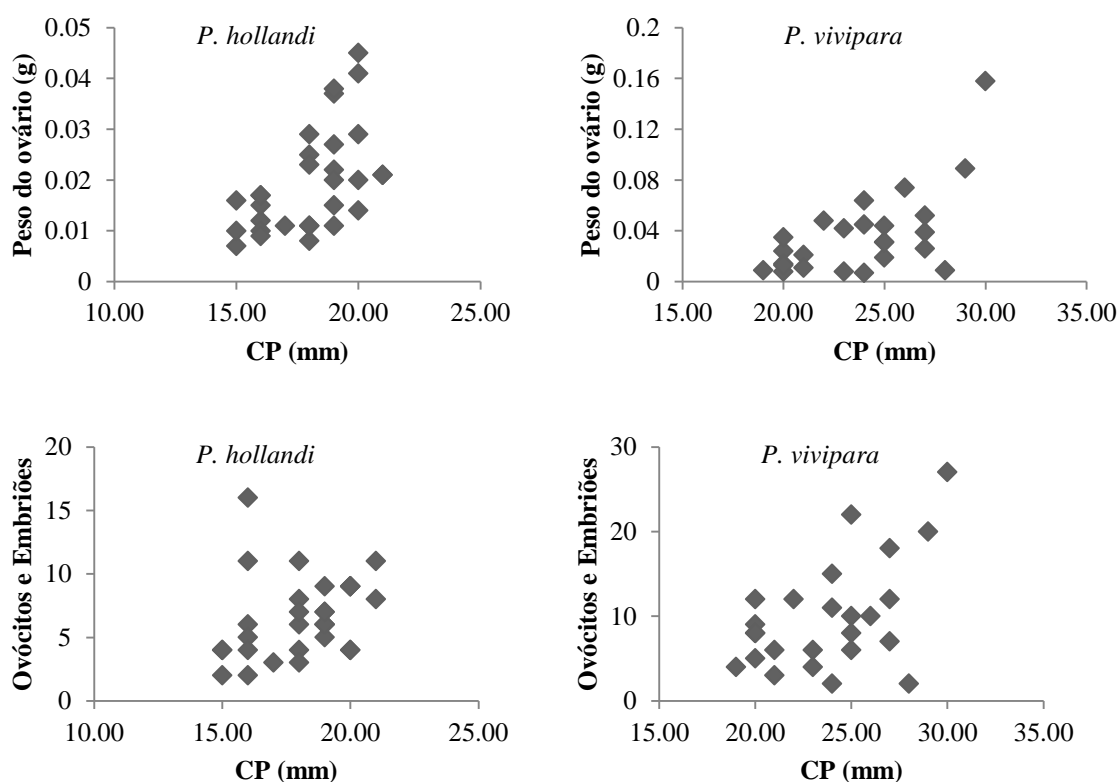


Figura 2: Peso do ovário e fecundidade relacionada ao comprimento padrão das fêmeas adultas de *P. hollandi* e *P. vivipara* coletadas no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco.

O diâmetro médio dos embriões no penúltimo estágio foi estatisticamente menor ($k.s. = 0,573$, $p < 0,05$) para *P. hollandi* (média= 2,61 mm) do que para *P. vivipara* (média= 3,04 mm). A fecundidade interferiu negativamente no diâmetro da prole de *P. hollandi* ($r^2 = 0,305$; $p < 0,05$), o que não foi observado em *P. vivipara* ($r^2 = 0,061$; $p > 0,05$) (Figura 3).

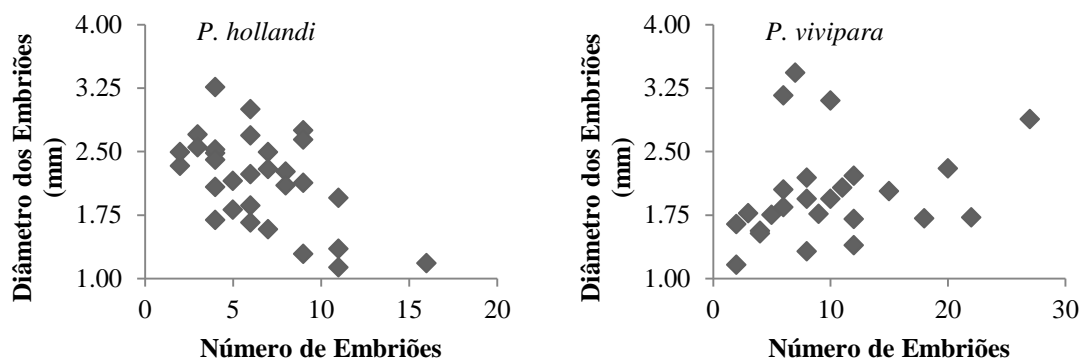


Figura 3: Relação entre o número e a média do diâmetro dos embriões nas fêmeas adultas de *P. hollandi* e *P. vivipara* coletadas no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco.

Os embriões de *P. hollandi* demonstraram um incremento no diâmetro mais acentuado comparado a *P. vivipara* (Figura 4).

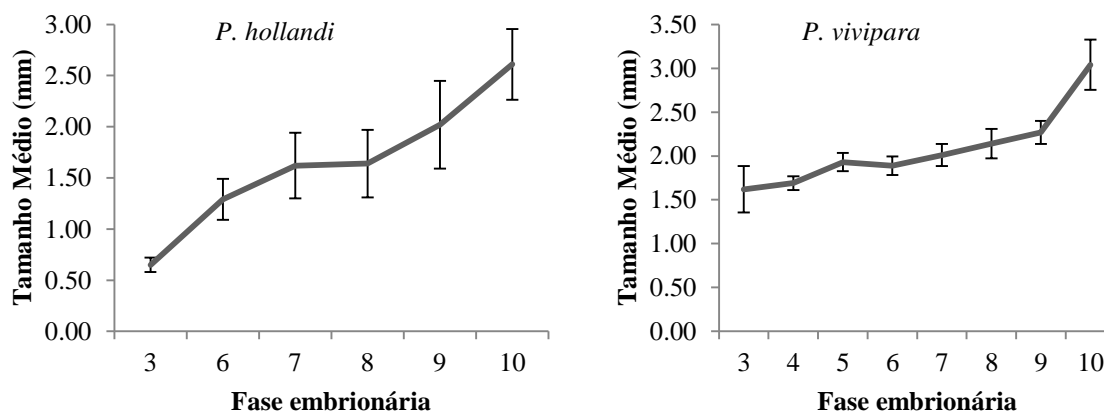


Figura 4: Diâmetro médio dos ovócitos maduros e embriões durante o desenvolvimento embrionário nas fêmeas adultas de *P. hollandi* e *P. vivipara* coletadas no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco.

Os embriões de *P. hollandi* consumiram a maior parte do vitelo disponibilizado inicialmente já nos primeiros estágios, enquanto que os embriões

de *P. vivipara* utilizaram a reserva energética até os estágios finais (Figura 5). Em ambas as espécies, houve registros de fêmeas com embriões de até quatro estágios de desenvolvimento consecutivos ao mesmo tempo.

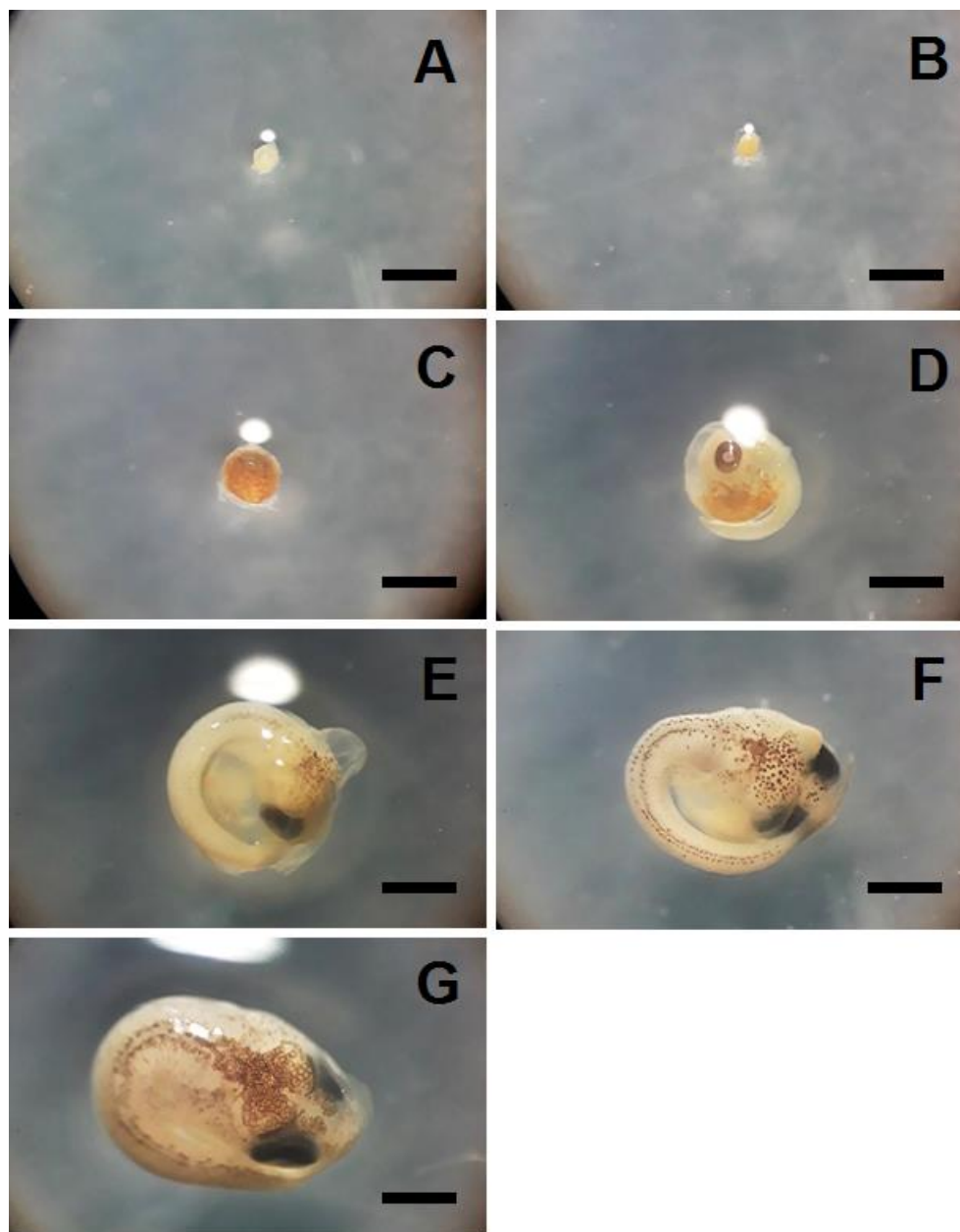


Figura 5: Desenvolvimento de embriões de *P. hollandi* coletados no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco. (A) Ovócito imaturo; (B) Ovócito com vitelo precoce; (C) Ovócito maduro; (D) Embrião com olhos iniciais/brotos de membros; (E) Embrião com olhos medianos; (F) Embrião com olhos tardios; (G) Embrião com olhos muito tardios. Escala = 1 mm.

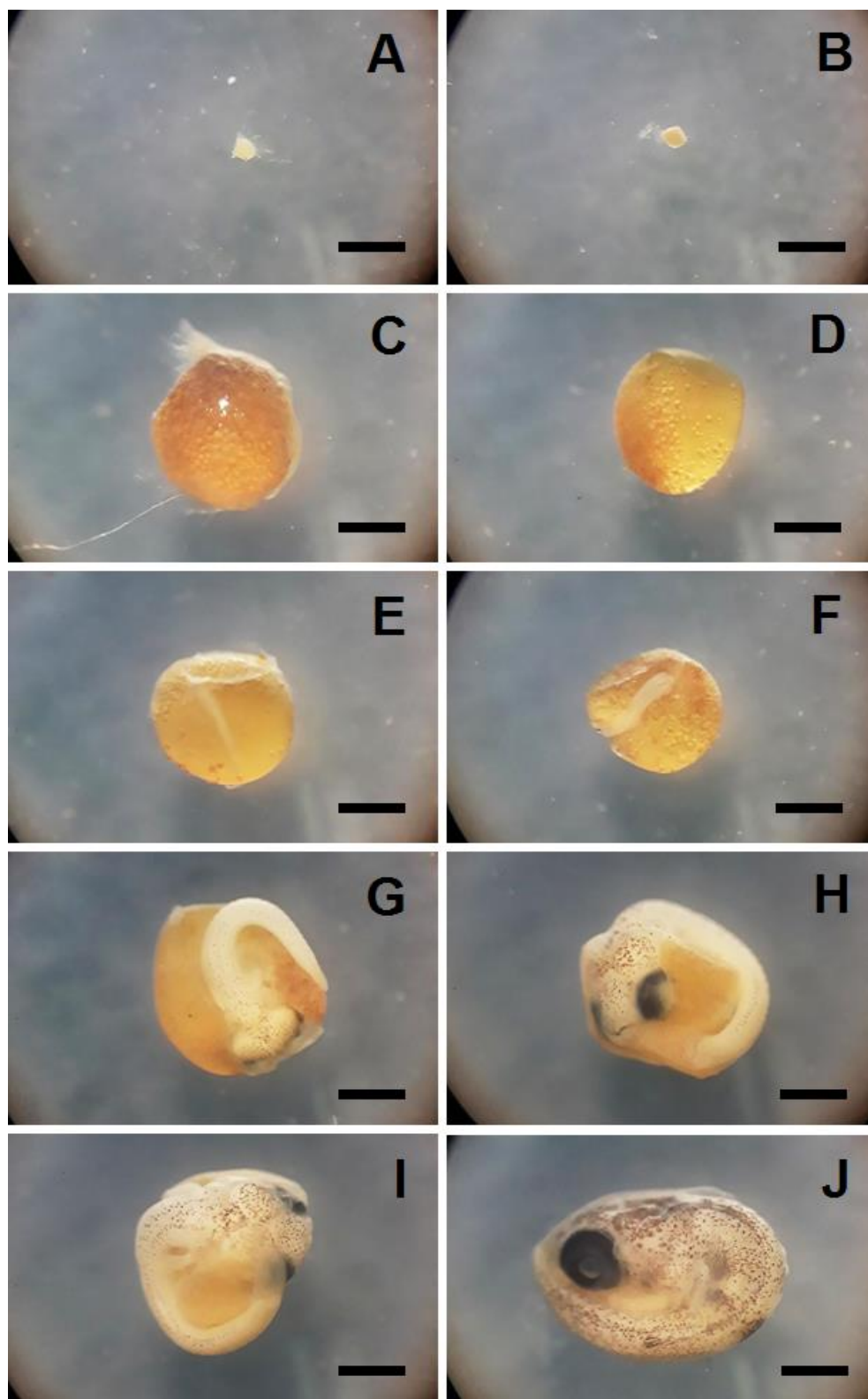


Figura 6: Desenvolvimento de embriões de *P. vivipara* coletados no período de maio de 2015 a julho de 2017 no Baixo São Francisco. (A) Ovócito imaturo; (B) Ovócito com vitelo precoce; (C) Ovócito maduro; (D) Embrião com blastodisco; (E) Embrião com escudo/linha primitiva; (F) Embrião com taça óptica; (G) Embrião com olhos iniciais/brotos de membros; (H) Embrião com olhos medianos; (I) Embrião com olhos tardios; (J) Embrião com olhos muito tardios. Escala = 1mm.

5 DISCUSSÃO

O tamanho da primeira maturação é uma das características da história de vida dos peixes que podem ser modeladas pelas condições bióticas do ambiente (REZNICK, BRYGA & ENDLER, 1990). Indivíduos que amadurecem precocemente obtém vantagem reprodutiva em ambientes com alta taxa de predação seletiva por tamanho (REZNICK, RODD & CARDENAS, 1996; REZNICK, BUTLER & RODD, 2001). Embora o maior tamanho propicie maiores fecundidade e diâmetro dos embriões nos estágios terminais, gera um maior risco de predação relacionado à dificuldade de natação (GHALAMBOR, REZNICK & WALKER, 2004). Essa vulnerabilidade é compensada pela escolha de habitats com alta densidade de macrófitas, uma vez que a composição vegetal aquática garante uma maior heterogeneidade espacial e maiores chances de escape e ocultação da prole (DIBBLE & THOMAZ, 2006). O tamanho registrado para *P. hollandi* nesse estudo foi superior ao encontrado na literatura para fêmeas maduras, o que não ocorreu para *P. vivipara* (Pires & Reznick, 2018; Mendonça & Andreato, 2001). O amadurecimento precoce de *P. vivipara* associado a sua ocorrência entre as macrófitas pode ser atribuído a uma estratégia de ciclo de vida em resposta a taxa de predação local.

Como apontado por Wourms & Lombardi (1992), um dos reflexos adquiridos com a evolução da viviparidade nos teleósteos foi a redução da fecundidade associada ao tamanho do organismo. Pode-se afirmar que indivíduos maiores suportam uma maior fecundidade em relação aos menores. Essa correlação é relatada em espécies com fecundação interna que mantém os ovócitos na cavidade celomática pelo menos até a fecundação (COWARD & BROMAGE, 1999; BRUCH, MILLER & HANSEN, 2006). O menor tamanho estimado para as fêmeas de *P. hollandi* foi associado aos menores valores de fecundidade. Pires & Reznick (2018) indicaram uma fecundidade média de 4,7 a 18 embriões para *P. hollandi* contra uma média de 22 indicada por Mendonça & Andreato (2001) para *P. vivipara*. Através da análise de regressão, *P. vivipara* demonstrou haver correlação entre o comprimento padrão, peso da gônada e a fecundidade. Embora *P. hollandi* tenha demonstrado correlação apenas com o peso das gônadas, a influência do comprimento sobre a fecundidade pôde ser observada na população estudada por Casatti *et al.* (2006).

O aumento na fecundidade implica em um maior volume e massa corpórea, o que reduz as chances de sobrevivência das fêmeas maduras (GHALAMBOR, REZNICK & WALKER, 2004). O tamanho dos ovócitos e embriões de espécies vivíparas respondem à fecundidade para assim garantir o sucesso reprodutivo (WOURMS & LOMBARDI, 1992; MCDOWALL & ELDON, 1997). Essa influência foi demonstrada por *P. hollandi*, onde o tamanho dos embriões tendeu a reduzir à medida que a fecundidade aumentava.

O padrão de nutrição embrionária demonstrado por *P. hollandi* foi matotrófico. A maior parte do vitelo disponibilizado inicialmente para os embriões foi rapidamente consumida já nos primeiros estágios. Nos estágios 4 e 5 a biomassa foi convertida em energia metabólica e na sequência os nutrientes passaram a ser providos pela mãe (THIBAUT E SCHULTZ, 1978; REGUS *et al.*, 2013). Pires & Reznick (2018) destacaram que todo o gênero *Pamphorichthys* é conhecido por expressar a matotrofia. No entanto, vale ressaltar que essa estratégia é plástica e pode ser abandonada caso o suprimento alimentar não seja contínuo ou pelo menos previsível, já que uma interrupção na transferência de nutrientes põe em risco todo o processo gestacional (THIBAUT & SCHULTZ, 1978). A ocorrência de matotrofia nessa região do Rio São Francisco sugere que a disponibilidade de recursos alimentares para essa espécie seja estável ou previsível. A grande densidade de macrófitas na região funciona como fonte de alimento (ASSIS *et al.*, 2017). Em contraste, o padrão expressado por *P. vivipara* foi lecitotrófico. A relação materno-embrionária para essa espécie se limitou apenas à incubação da prole. Os embriões receberam vitelo suficiente para serem nutridos individualmente durante todo o desenvolvimento, o que foi visível pela permanência do saco vitelino até o estágio mais avançado. Este padrão lecitotrófico em *P. vivipara* parece ser invariável, já que se tem registrado apenas ele para a espécie (ARCANJO *et al.*, 2014).

Os diferentes padrões de nutrição embrionária puderam ser observados na curva de incremento no diâmetro dos embriões ao longo do desenvolvimento. A espécie matotrófica *P. hollandi* expressou um incremento mais acentuado quando comparado a lecitotrófica *P. vivipara*, uma vez que para esta última ocorre um balanço entre a diminuição do saco vitelino e o crescimento do embrião.

Não houve ocorrência de superfetação para nenhuma das espécies. Embora algumas fêmeas amostradas possuíssem até quatro estágios de desenvolvimento diferentes ao mesmo tempo, eles eram consecutivos, o que impede a classificação dessas espécies como superfetadoras. Casos como esses ocorrem por conta da fertilização gradual dos ovócitos e o desenvolvimento assíncrono, fenômenos possibilitados pelo armazenamento de espermatozoides pela fêmea (THIBAUT & SCHULTZ, 1978; HAYNES, 1995). No entanto, o gênero *Pamphorichthys* é conhecido por ter uma inclinação para a superfetação. Na literatura, Casatti *et al.* (2006) caracterizaram *P. hollandi* como espécie superfetadora. Seu resultado reforçou a proposta de Reznick & Miles (1992) sobre o fato de que a superfetação ocorre em sua maioria nas espécies matotróficas. Thibault & Schultz (1978) afirmaram que a superfetação pode ser abandonada a depender das condições ecológicas, como em ambientes instáveis em relação à disponibilidade de alimento. Esse resultado mostra que, embora o ambiente em que os animais foram coletados pôde sustentar a matotrofia de *P. hollandi*, ainda não ofereceu subsídios para que o mesmo expresse a superfetação.

O presente trabalho abordou espécies vivíparas taxonomicamente próximas que apresentaram diferenças morfológicas e nas táticas reprodutivas. O maior tamanho corporal possibilitou que as fêmeas de *P. vivipara* tivessem ovários mais pesados, maior fecundidade e embriões maiores em relação a *P. hollandi*. No entanto, o amadurecimento precoce de *P. vivipara* parece indicar uma maior exposição a predação. O padrão matotrófico já registrado anteriormente em *P. hollandi* se repetiu nesse trabalho e permitiu caracterizar a disponibilidade de alimento no local de estudo como estável ou previsível. Nossos resultados também sustentam que *P. vivipara* é exclusivamente lecitotrófica. A não ocorrência de superfetação demonstrou a plasticidade que esses animais possuem nas táticas reprodutivas. Estudos sob diferentes condições ambientais e com um maior número amostral podem ajudar a identificar diferentes pressões pelas quais uma população pode estar exposta. Abordar o padrão nutricional desses animais em larga escala pode elucidar a forma como respondem e se adaptam a diferentes ambientes, o que permitirá realizar comparações entre locais conservados e sujeitos a ações antrópicas, ou até entre biomas diferentes. Esses

atributos da história de vida fazem destas espécies boas bioindicadoras de condições ambientais.

6 REFERÊNCIAS

AMOROSO, E. C. **The Evolution of Viviparity**. S.I.: Proc. roy. Soc. Med., v. 61, p. 13, 1968.

ARCANJO, R. B.; de SOUZA, L. P.; REZENDE, C. F.; & SILVA, J. F. **Embryonic development and nourishment in the viviparous fish *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)**. Estocolmo: Acta Zoologica, v. 95, n. 4, p. 493-500, 2014.

ASSIS, D. A. S.; DIAS-FILHO, V. A.; MAGALHÃES, A. L. B.; BRITO, M. F. G. **Establishment of the non-native fish *Metynnis lippincottianus* (Cope 1870) (Characiformes: Serrasalminidae) in lower São Francisco River, northeastern Brazil**. Brasil: Studies on Neotropical Fauna and Environment, v. 52, p. 228-238, 2017.

BALON, E. K. **Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition**. Canadá: Journal of the Fisheries Research Board of Canadá, v. 32, n. 6, 1975.

BELL, A. M.; MCGHEE, K. E.; STEIN, L. **Effects of mothers' and fathers' experience with predation risk on the behavioral development of their offspring in threespined sticklebacks**. USA: Current Opinion in Behavioral Sciences, n. 7, 2016, p. 28–32.

BLACKBURN, D. G. **Evolution of Vertebrate Viviparity and Specializations for Fetal Nutrition: A Quantitative and Qualitative Analysis**. S.I.: Journal of Morphology, n. 276, p. 961–990, 2015.

BLUMER, L. S. **A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care**. S.I.: Zoological journal of the Linnean Sociep, v. 76, p. 1-22, 1982.

BOEHLERT, G. W.; KUSAKARI, M.; YAMADA, J. **Oxygen consumption of gestating female *Sebastes schlegelii*: estimating the reproductive costs of livebearing**. S.I.: Environmental Biology of Fishes, n: 30, p. 81-89, 1991.

BUCKUP, P.A.; MENEZES, N.A.; GHAZZI, M.S. **Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.

BRUCH, R. M.; MILLER, G.; HANSEN, M. J. **Fecundity of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) in Lake Winnebago, Wisconsin, USA**. Berlin: J. Appl. Ichthyol., v. 22, p. 116–118, 2006.

CAMPUZANO-CABALLERO J. C.; URIBE, M. C. **Functional morphology of the gonoduct of the viviparous teleost *Poeciliopsis gracilis* (Heckel, 1848) (Poeciliidae)**. S.I.: Journal of Morphology, n: 278, p. 1647–1655, 2017.

CASATTI, L.; CARVALHO, F. R.; VERONEZI, J. L.; LACERDA, D. R. **Reproductive biology of the neotropical superfetaceous *Pamphorichthys hollandi* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)**. S.I.: Ichthyological Exploration of Freshwaters, v. 17, n. 1, p. 59, 2006.

COWARD, K.; BROMAGE, N. R. **Spawning periodicity, fecundity and egg size in laboratory-held stocks of a substrate-spawning tilapiine, *Tilapia zillii* (Gervais)**. S.I.: Aquaculture, v. 171, n. 3-4, p. 251-267, 1999.

DEANGELIS, R.; GOGOLA, J; DODD, L; RHODES, J. S. **Opposite effects of nonapeptide antagonists on paternal behavior in the teleost fish *Amphiprion ocellaris***. USA: Hormones and Behavior, v. 90, p. 113–119, 2017.

DESJARDINS, J. K.; FERNALD, R. D. **Fish sex: why so diverse?** S.I.: Current Opinion in Neurobiology, n: 19, p. 648–653, 2009.

DIBBLE, E. D.; THOMAZ, S. M.; PADIAL, A. A. **Spatial complexity measured at a multi-scale in three aquatic plant species**. USA: Journal of Freshwater Ecology, v. 21, n. 2, p. 239-247, 2006.

ESCHMEYER, W.N.; FRICKE, R. & VAN DER LAAN, R. **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. Califórnia: California Academy of Sciences, 2018. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 15 jul. 2019.

FLEUREN, M.; QUICAZAN-RUBIO, E. M.; VAN LEEUWEN, J. L.; POLLUX, B. J. A. **Why do placentas evolve? Evidence for a morphological advantage during pregnancy in live-bearing fish**. S.I.: PLoS ONE, v. 13, n. 4, p. e0195976, 2018.

FRÍAS-ALVAREZ, P.; GARCIA, C. G.; VÁZQUEZ-VEJA, F. F.; ZÚÑIGA-VEJA, J. J. **Spatial and temporal variation in superfetation and related life history traits of two viviparous fishes: *Poeciliopsis gracilis* and *P. infans***. S.I.: Naturwissenschaften, v. 101, p. 1085–1098, 2014.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N. & R. van der Laan. **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. 2019. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 15 jul. 2019.

GASPARINI, C.; DAYMOND, E.; EVANS, J. P. **Extreme fertilization bias towards freshly inseminated sperm in a species exhibiting prolonged female sperm storage**. Austrália: R. Soc. open sci., n. 5, p. 172195, 2018.

GHALAMBOR, C. K.; REZNICK, D. N.; WALKER, J. A. **Constraints on Adaptive Evolution: The Functional Trade-Off between Reproduction and Fast-Start Swimming Performance in the Trinidadian Guppy (*Poecilia reticulata*)**. S.I.: The American Naturalist, v. 164, n. 1, 2004.

GODINHO, A. L.; GODINHO, H. P. **Breve visão do São Francisco. Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais**. Belo Horizonte: PUC Minas, v. 468, p. 15-23, 2003.

GROVE, B. D.; WOURMS, J. P. **The Follicular Placenta of the Viviparous Fish, *Heterandria formosa*. 1. Ultrastructure and Development of the Embryonic Absorptive Surface**. S.I.: Journal of Morphology, n. 209, p. 265-284, 1991.

GUERRERO-ESTÉVEZ, S. M.; LÓPEZ-LÓPEZ, E. **Effects of endocrine disruptors on reproduction in viviparous teleosts with intraluminal gestation**. S.I.: Rev Fish Biol Fisheries, n. 26, p. 563–587, 2016.

GUNN, J. S.; THRESHER, R. E. **Viviparity and the reproductive ecology of clinid fishes (Clinidae) from temperate Australian waters**. Environmental S.I.: Biology of Fishes, n. 31, p 323, 1991.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A.; RYAN, P. D. **PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis**. S.I.: Palaeontologia electronica, v. 4, n. 1, p. 9, 2001.

HAYNES, J. L. **Standardized classification of poeciliid development for life-history studies**. S.I.: Copeia, p. 147-154, 1995.

HELFMAN, G. S.; COLLETTE, B. B.; FACEY, D. E.; BOWEN, B. W. **The diversity of fishes: Biology, Evolution and Ecology**. 2. ed. S.I.: Wiley-Blackwell, 2009, 720 p. ISBN 978-1-4051-2494-2.

JOLLIE, W. P. **Fine Structural Changes in Placental Labyrinth of the Rat with Increasing Gestational Age**. S.I.: Ultrastructure Research, n: 10, p. 27-47, 1964.

KAGAWA, H. **Oogenesis in teleost fish**. Japão: Terrapub, 2013.

KLUG, H.; BONSALE, M. B. **Life history and the evolution of parental care**. S.I.: Evolution, 2009. v. 64, n. 3, p. 823–835.

KUWAMURA, T. **Parental Care and Mating Systems of Cichlid Fishes in Lake Tanganyika: a Preliminary Field Survey**. S.I.: J. Ethol, n. 4, p.129-146, 1986.

KUNZ, Y. W. **Yolk (vitellus)**. In: **Developmental Biology of Teleost Fishes**. Dublin: Springer, Dordrecht, p. 23-40, 2004.

LAWRENCE, S. B. **A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care**. S.I.: Zoological Journal of the Linnean Society, v. 76, n: 1, p. 22, 1982.

- LONG, J. A.; TRINAJSTIC, K.; YOUNG, G. C.; SENDEN, T. **Live birth in the Devonian period.** S.I.: Nature, v. 453. n. 7195, p. 650, 2008.
- LONG, J. A.; TRINAJSTIC, K.; JOHANSON, Z. **Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates.** S.I.: Nature, v. 457, n. 7233, p. 1124, 2009.
- LOWE-MCCONNELL, R. H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais.** São Paulo: EDUSP, 1999, 584 p.
- LUCINDA, P.H.F. Poeciliidae, Livebearers. p. 555-581. In: REIS, R.E.; KULLANDER, S.O.; FERRARIS, C.J. (ed.). **Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America.** 2003.
- MANICA, A. **Filial cannibalism in teleost fish.** S.I.: Biol. Rev., v. 77, p. 261-277, 2002.
- MANK, J. E.; PROMISLOW, D. E. L.; AVISE, J. C. **Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes.** S.I.: Evolution, v. 59, r. 7, p. 1570–1578, 2005.
- MARSH-MATTHEWS, E. **Matrotrophy.** S.I.: Ecology and evolution of poeciliid fishes, p. 18-27, 2011.
- MCDOWALL, R. M.; ELTON, G. A. **Reproductive cycling and fecundity estimation in the upland bully.** Nova Zelândia: Journal of fish biology, v. 51, n. 1, p. 164-179, 1997.
- MENDONÇA, J. P.; ANDREATA, J. V. **Aspectos reprodutivos de *Poecilia vivipara* (Bloch & Schneider) (Poeciliidae) da Lagoa Rodrigo de Freitas, Rio de Janeiro, Brasil.** Brasil: Revista Brasileira de Zoologia, v.18, n. 4, p.1041-1047, 2001.
- NELSON, G. J. **Origem e diversificação de peixes teleósteos.** 1969.
- NELSON, J. S., GRANDE, T. C. & WILSON, M. V. **Fishes of the World.** 5. ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 752 p., 2016.
- NEVES, F. M.; MONTEIRO, L. R. **Body shape and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil.** Brasil: Journal of Fish Biology, v. 63, n. 63, p. 928–941, 2003.
- OFFEN, N.; KANG, J. G.; MEYER, A.; BEGEMANN, G. **Retinoic Acid Is Involved in the Metamorphosis of the Anal Fin into an Intromittent Organ, the Gonopodium, in the Green Swordtail (*Xiphophorus hellerii*).** S.I.: PLoS ONE, v. 8, n. 10, p. e77580, 2013.

PARENTI, L. R.; LONOSTRO, F. L.; GRIER, H. J. **Reproductive Histology of *Tomeurus gracilis* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Atherinomorpha: Poeciliidae)** With Comments on Evolution of Viviparity in Atherinomorph Fishes. USA: Journal of Morphology, n. 271, p 1399–1406, 2010.

PIRES, M. N.; REZNICK, D. N. **Life-history evolution in the fish genus *Poecilia* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes: subgenus *Pamphorichthys*): an evolutionary origin of extensive matrotrophy decoupled from superfetation.** USA: Biological Journal of the Linnean Society, v. 125, n. 3, p. 547-560, 2018.

POLLUX, B.J.A.; PIRES, M.N.; BANET, A.I.; REZNICK, D.N. **Evolution of Placentas in the Fish Family Poeciliidae: An Empirical Study of Macroevolution.** California: Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., n. 40, p. 271–89, 2009.

RAMALLO, M. R.; HONJI, R. M.; BIRBA, A.; MORANDINI, L.; VARELA, M. L.; GENOVESE, G.; MOREIRA, R. G.; SOMOZA, G. M.; PANDOLF, M. **A game of two? Gene expression analysis of brain (*cyp19a1b*) and gonadal (*cyp19a1a*) aromatase in females of a Neotropical cichlid fish through the parental care period and removal of the offspring.** Argentina: General and Comparative Endocrinology, v. 252, p. 119–129, 2017.

REGUS, J. U.; JOHNSON, J. B.; WEBB, S. A.; REZNICK, D. N. **Comparative life histories of fishes in the genus *Phallichthys* (Pisces: Poeciliidae).** USA: Journal of Fish Biology, n: 83, p. 144–155, 2013.

REZNICK, D. A.; BRYGA, H.; ENDLER, J. A. **Experimentally induced life-history evolution in a natural population.** S.I.: Nature, v. 346, n. 6282, p. 357, 1990.

REZNICK, D. N.; RODD, F. H.; CARDENAS, M. **Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). IV. Parallelism in life-history phenotypes.** USA: The American Naturalist, v. 147, n. 3, p. 319-338, 1996.

REZNICK, D.; BUTLER IV M. J.; RODD, H. **Life-history evolution in guppies. VII. The comparative ecology of high-and low-predation environments.** USA: The American Naturalist, v. 157, n. 2, p. 126-140, 2001.

REZNICK, D. N.; MATEOS, M; SPRINGER, M. S. **Independent Origins and Rapid Evolution of the Placenta in the Fish Genus *Poeciliopsis*.** USA: Science, v. 298, 2002.

REZNICK, D.; HRBEK, T.; CAURA, S.; DE GREEF, J.; ROFF, D. **Life history of *Xenodexia ctenolepis*: implications for life history evolution in the family Poeciliidae.** USA: Biological Journal of the Linnean Society, v. 92, p. 77–85, 2007a.

REZNICK, D; MEREDITH, R; COLLETTE, B. B. **Independent evolution of complex life history adaptations in two families of fishes, live-bearing halfbeaks (zenarchopteridae, beloniformes) and poeciliidae (cyprinodontiformes)**. S.I.: Evolution, v. 61, n. 11, p. 61-11, 2007b.

SCHARTL, M. **Sex chromosome evolution in non-mammalian vertebrates**. S.I.: Current Opinion in Genetics & Development, 2004. n. 14, p. 634–641.

SCHINDLER, J. F.; HAMLETT, W. C. **Maternal-Embryonic Relations in Viviparous Teleosts**. Alemanha: The journal of experimental zoology, v. 266, p. 378-393, 1993.

SMITH, C.; WOOTTON, R. J. **The costs of parental care in teleost fishes**. S.I.: Reviews in Fish Biology and Fisheries, n. 5, p. 7-22, 1995.

SMITH, C.; WOOTTON, R. J. **The remarkable reproductive diversity of teleost fishes**. S.I.: Fish and fisheries, v. 17, p. 1208–1215, 2016.

THIBAULT, R. E.; SCHULTZ, R. J. **Reproductive adaptations among viviparous fishes (cyprinodontiformes: poeciliidae)**. S.I.: Evolution, v. 32, n. 2, p. 320-333, 1978.

THUNKEN, T; MEUTHEN, D; BAKKER, T. C. M.; KULLMANN, H. **Parental investment in relation to offspring quality in the biparental cichlid fish *Pelvicachromis taeniatus***. S.I.: Animal Behaviour, v. 80, p. 69-74, 2010.

TOWNSHEND, T. J; WOOTTON, R. J. **Variation in the mating system of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma panamense***. S.I.: Behaviour, v. 95, n. 3/4, pp. 181-197, 1985.

TURNER, C. L. **Follicular pseudoplacenta and gut modifications in anablepid fishes**. Illinois: Journal of Morphology, v. 67, n. 1, p. 91-105, 1940.

TURNER, C. L. **Viviparity in teleost fishes**. S.I.: The Scientific Monthly, v. 65, n. 6, p. 508-518, 1947.

URIBE, M. C.; GRIER, H. J. **Insemination, intrafollicular fertilization and development of the fertilization plug during gestation in *Heterandria Formosa* (Poeciliidae)**. S.I.: Journal of Morphology, n. 279, p. 970–980, 2018.

WONG, M.; BALSHINE, S. **The evolution of cooperative breeding in the African cichlid fish, *Neolamprologus pulcher***. Canadá: Biol. Rev., 2011. v. 86, pp. 511–530.

WOURMS, J. P. Viviparity: **The Maternal-Fetal Relationship in Fishes**. S.I.: Amer. Zool., n. 21, p. 473-515, 1981.

WOURMS, J. P.; GROVE, B. D.; LOMBARDI, J. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. In: **Fish physiology**. Academic Press, 1988. p. 1-134. 1988.

WOURMS, J. P.; LOMBARDI, J. **Reflections on the Evolution of Piscine Viviparity**. S.I.: Amer. Zool., n. 32, p. 276-293, 1992.

ZAUNER, H.; BEGEMANN, G.; MARÍ-BEFFA, M.; MEYER, A. **Differential regulation of msx genes in the development of the gonopodium, an intromittent organ, and of the “sword,” a sexually selected trait of swordtail fishes (Xiphophorus)**. S.I.: Evolution & Development, v. 5, n. 5, p. 466–477, 2003.