

Dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes (Ostariophysi) da Amazônia.

Lúcia H. RAPP PY-DANIEL¹, Cristina COX FERNANDES²

RESUMO

No presente trabalho é feito um levantamento dos casos de dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes. Este levantamento se restringe às formas Neotropicais, com ênfase mais especificamente, às da Amazônia. Peixes dessa região possuem uma grande diversidade, ainda que os limites intraespecíficos não estejam bem definidos. Embora preliminar, o mapeamento de características dimórficas em um cladograma referente a família Loricariidae (Siluriformes) auxilia na demonstração de que padrões de dimorfismo sexual são consistentes com hipóteses de monofiletismo. Em Apterontidae (Gymnotiformes), com base no mapeamento dos caracteres tamanho e forma do focinho e presença de dentes diferenciada em árvores filogenéticas, podemos inferir que esses caracteres originaram-se como eventos independentes em vários táxons. Recentemente, em Gymnotiformes, foram detectados casos de erros taxonômicos atribuídos a diferenças extremas entre machos e fêmeas.

PALAVRAS-CHAVE

dimorfismo sexual, Siluriformes, Gymnotiformes, evolução, bagre, peixes elétrico

Sexual dimorphism in Amazonian Siluriformes and Gymnotiformes (Ostariophysi).

ABSTRACT

The present paper aims to summarize cases of sexual dimorphism in Siluriformes and Gymnotiformes. This summary focuses on Neotropical representatives, with emphasis on Amazonian fish. Fishes from this region exhibit high species-level diversity, although the intraspecific limits of many of these forms are unknown. In Loricariidae (Siluriformes), mapping of dimorphic traits on cladograms has helped to demonstrate that patterns of sex dimorphism are consistent with hypotheses of monophyly, thus reinforcing its role as an important evolutionary phenomenon. In Apterontidae (Gymnotiformes), mapping of characters on phylogenetic trees suggests that sexual dimorphism (regarding snout size, form, and presence/absence of teeth) has evolved independently in multiple taxa. Recently in Gymnotiformes, detected taxonomic errors are attributed to extreme differences between males and females in their morphology.

KEYWORDS

sexual dimorphism, Siluriformes, Gymnotiformes, evolution, catfish, electric fish

INTRODUÇÃO

É comum em estudos taxonômicos de peixes uma preocupação com a variabilidade morfológica entre as espécies, ficando muitas vezes negligenciada a variabilidade intra-específica. Quando se inicia um processo de separação de espécies e de determinação de um táxon é fundamental que se identifique a presença (ou não) de dimorfismo sexual antes que decisões taxonômicas sejam tomadas (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Isto porque em algumas espécies a característica sexual dimórfica pode ser tão marcante que venha a ser confundida com diferenças entre espécies (Cameron,

1992). Assim, atento ao fenômeno dimorfismo sexual, evita-se que indivíduos de uma mesma espécie, mas de sexos diferentes, sejam identificados como espécies distintas.

De uma maneira geral, dimorfismo sexual é toda diferença entre sexos de uma espécie, que não seja as dos órgãos diretamente envolvidos no processo reprodutivo (gônadas e órgãos copulatórios). As variações entre sexos foram definidas por Darwin (1871) como os traços anatômicos ou morfométricos que funcionam na busca por parceiros na época do acasalamento. Darwin (1871) apontou três tipos de características que distinguem machos de fêmeas: primárias,

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquática (CPBA), Av. André Araújo, 2936 - Cx. Postal 478

²Department of Biology - 221 Morrill Science Center South - University of Massachusetts - Amherst MA 01003 USAphone: (413)-545-4391, fax: (413)-545-3243

secundárias e “ecológicas”. Os órgãos reprodutores (por exemplo: testículos, ovários e ductos) são as diferenças sexuais primárias. As diferenças sexuais que não estão relacionadas com os órgãos reprodutores foram chamadas de secundárias e são geralmente expressas na morfologia externa do indivíduo. Estes caracteres dimórficos são considerados acessórios à desova ou reprodução (Lagler *et al.*, 1962). Diferenças comportamentais entre machos e fêmeas também são consideradas características sexuais secundárias (Krebs & Davis, 1993). As diferenças sexuais relacionadas a diferentes hábitos de vida, somente indiretamente ligadas às funções reprodutivas, seriam consideradas “ecológicas”. A diferenciação ecológica pode levar a diferenças morfológicas e comportamentais entre sexos como, por exemplo, na especialização de machos e fêmeas no consumo de diferentes tipos de alimentos. Entretanto, são os mecanismos da seleção sexual que levam ao surgimento e fixação de características sexuais dimórficas, através da escolha de machos por fêmeas e competição entre machos, ou da escolha de fêmeas por machos e competição entre fêmeas. A seleção sexual foi primeiramente discutida por Darwin em 1871. A seleção sexual favorece a habilidade de indivíduos de um sexo (geralmente machos) de competir com outros do mesmo sexo pela fertilização (seleção intra-sexual) ou através do favorecimento de caracteres em um sexo pelo qual o outro sexo seja atraído (seleção inter-sexual) (Krebs & Davies, 1993). Darwin (1871) acreditava que os dois tipos de seleção, intra e inter-sexual, contribuíam para a evolução de características sexuais secundárias e atuavam ao mesmo tempo. Desta forma, os traços que exercem grande atração ao sexo oposto se tornam comuns e os menos atrativos desaparecem (seleção inter-sexual). Hoje em dia, é entendido que a evolução de caracteres sexuais secundários geralmente é consequência da disparidade de investimento parental entre machos e fêmeas (Trivers, 1972; Andersson, 1994). Quando fêmeas e machos investem igualmente no cuidado parental, não há desenvolvimento de caracteres sexuais secundários; quando o investimento no cuidado parental é maior nos machos do que nas fêmeas, as fêmeas competem por machos e características dimórficas como ornamentos e comportamento de manifestação desses ornamentos (“display”) evoluem entre as fêmeas; e finalmente, o caso mais comum, onde as fêmeas investem mais em cuidado parental do que machos, os mesmos competem entre si e evoluem ornamentos e comportamentos de manifestação desses ornamentos (display). Todavia, é importante enfatizar que as causas, ecológicas ou seletivas sexuais, do dimorfismo sexual não precisam ser exclusivas: diferenças sexuais podem evoluir primeiramente devido a seleção sexual e posteriormente ser fixadas por seleção natural se os diferentes sexos divergirem na utilização de recursos ecológicos (Power, 1980). Entretanto, muitas questões sobre como machos de algumas espécies se tornaram tão diferentes das respectivas fêmeas ainda não foram compreendidas, como por exemplo a cauda do pavão (Andersson, 1994).

Os peixes são organismos particularmente informativos em estudos de dimorfismo sexual por causa dos muitos casos de diversificação encontrados entre os sexos. Possivelmente, uma das categorias mais comuns de dimorfismo sexual em peixes é

a variação no tamanho do corpo, onde machos podem ser maiores que fêmeas (Neat *et al.*, 1998, Fletcher, 1999; Roberts, 1998; Garlish & Stewart, 1998) ou fêmeas podem ser maiores que machos (Kong *et al.*, 1998; Baras, 1999; Erlandsson & Ribbink, 1997; McMillan, 1999). Variações na morfologia da cabeça também podem estar relacionadas ao sexo de uma mesma espécie (Hastings, 1991; Gramitto & Coen, 1997). Geralmente, mandíbulas, boca e focinho são maiores em machos do que em fêmeas (Goto, 1984; Crabtree, 1985). A dentição também pode ser sexualmente dimórfica, às vezes mais abundante ou diferente entre machos e fêmeas (Gomes & Tomas, 1991; Böhlke, 1997). A forma dos dentes também pode variar de acordo com a época reprodutiva (Kajiura & Tricas, 1996).

Diversas outras estruturas morfológicas sofrem modificações relacionadas ao período reprodutivo. Barbilhões nasais e maxilares podem chegar ao dobro do comprimento em machos (Zakaria, 1992). As nadadeiras caudais (Rabito & Heins, 1985; Arratia, 1987), pélvicas (Garutti, 1990; Molinar *et al.*, 1998; Pezzanite & Moller, 1998; Miquelarena & Aquino, 1999), peitorais (Andersson, 1994; Bronseth & Folstad, 1997), dorsais (Miller & Fouda, 1986) e anais (Ferraris & Fernandez, 1987; Garutti, 1990) frequentemente apresentam variações ligadas ao sexo quanto a forma, tamanho, número de raios, e presença de espinhos. Os espinhos das nadadeiras variam geralmente em machos, podendo ser mais extensos nas nadadeiras dorsais (Ikejima & Shimizu, 1998; Howe, 1996; Steven *et al.*, 1996) ou curvados nas nadadeiras peitorais (Winemiller, 1987). Filamentos prolongados ocorrem nas nadadeiras dorsais em machos dimórficos (Garzon & Acero, 1988). Em peixes que não possuem nadadeira caudal, prolongamentos na porção posterior do corpo diferenciam machos e fêmeas (Hagedorn & Carr, 1985; Hopkins *et al.*, 1990). Além destas, existe uma série de características nos peixes que são tipicamente diferenças sexuais dimórficas que desaparecem logo após a reprodução, tais como tubérculos nupciais (em ciclídeos) (Heins & Baker, 1989) e gibosidades (em salmões, poecilídeos e muitos outros) (Shepard & Burr, 1984; Quinn & Foote, 1994; Barlow & Siri, 1997; Moran *et al.*, 1999). O número de trabalhos demonstrando a presença de caracteres sexuais secundários em peixes, tanto interna (p.ex. tamanho dos órgãos, nível de hormônios, otólitos, etc..) como externa (listados acima e abaixo) é extenso.

O presente trabalho tem como objetivo relacionar e descrever os caracteres sexuais dimórficos externos de dois grupos de ostariofíseos: Siluriformes (bagres) e Gymnotiformes (peixes-elétricos) com ênfase nos casos observados na Amazônia. Tentamos demonstrar também o quanto o fenômeno de dimorfismo sexual é importante sob o ponto de vista taxonômico e evolutivo nestes dois grupos de peixes. No intuito de investigar os passos evolutivos dos caracteres dimórficos em Siluriformes (Loricariinae) e Gymnotiformes, caracteres dimórficos foram mapeados em hipóteses filogenéticas. Esse procedimento auxilia descobrir padrões consistentes e repetitivos dos caracteres durante o processo evolutivo (Maddison & Maddison, 2000). E também pode ajudar a definir caracteres como primitivos ou derivados. Resultados

de estudos taxonômicos recentes e descrição de casos onde o tipo de dimorfismo sexual pode dar suporte ao reconhecimento de grupos monofiléticos são exemplificados.

Siluriformes e Gymnotiformes da Amazônia

Recentes esforços direcionados a explorar o leito dos grandes rios da Amazônia demonstraram a notável abundância e diversidade de bagres (Siluriformes) e peixes-elétricos (Gymnotiformes) neste tipo de ambiente, proporcionando material biológico até então raramente encontrado em coleções (Lundberg & Rapp Py-Daniel, 1994; Lundberg *et al.*, 1996; Friel & Lundberg, 1996; Cox Fernandes, 1999). Siluriformes e Gymnotiformes são grupos irmãos compreendendo, juntos, o grupo denominado "Siluriphysi" (Fink & Fink, 1981; 1996). Siluriformes e Gymnotiformes incluem atualmente cerca de 1600 espécies na Amazônia (90% deste total é composto por Siluriformes). Este total, entretanto, não inclui muitas espécies ainda não descritas formalmente.

Os Siluriformes estão presentemente distribuídos em todos os continentes, exceto Antártica (Nelson, 1994). Com mais de 2.400 espécies, apenas duas famílias de bagres apresentam representantes marinhos (Ariidae – água doce e marinha, e Plotosidae – exclusivamente marinha). As demais famílias estão confinadas às águas doces, havendo entretanto espécies com capacidade de invadir águas salobras. Mais de 40% do grupo ocorre na região Neotropical, com grande número de espécies ocorrendo na Amazônia.

Registros de dimorfismo sexual em Siluriformes amazônicos e não-amazônicos são listados na Tabela 1, assim como o número aproximado de espécies por família. Exemplos de dimorfismo sexual estão presentes na coloração e forma da cabeça em Bagridae; barbilhões em Siluridae; coloração, tamanho e papila genital em alguns Schilbeidae; coloração em Clariidae; forma geral do corpo mais delgada nos machos em Heteropneustidae e Malapteruridae; tamanho do corpo e coloração em Mochokidae; nadadeiras pélvicas em Ariidae; forma da papila urogenital em Plotosidae (Burgess, 1989).

Os Gymnotiformes são endêmicos da região Neotropical (Mago-Leccia, 1994; Reis *et al.*, 2003). Aproximadamente 100 espécies de Gymnotiformes estão descritas correntemente na literatura. A filogenia dos Gymnotiformes foi recentemente revista em Alves-Gomes *et al.* (1995), Albert & Campos-da-Paz (1998), Campos-da-Paz (1999), e Albert (2001). Muitas espécies de peixes elétricos são ativas à noite e passam horas do dia escondidas em fendas ou depressões ou entre plantas em áreas sombreadas de pequenos igarapés (Schwassmann, 1976). Outras espécies ocorrem em águas profundas com correntezas

Tabela 1 - Famílias de Siluriformes e registro (+) de dimorfismo sexual (área de distribuição geográfica e número de espécies baseados em Nelson, 1994).

Taxa	Distribuição geográfica	Dimorfismo sexual	Número de espécies
Auchenipteridae (Ageneiosidae)	América do Sul	+	100
Amblycipitidae	Ásia		10
Amphiliidae	África		50
Akysidae	Ásia		13
Ariidae	Pantropical	+	120
Aspredinidae	América do Sul	+	35
Astroblepidae	América do Sul	+	45
Bagridae	África e Ásia	+	210
Callichthyidae	América do Sul	+	130
Cetopsidae	América do Sul	+	12
Chacidae	Ásia		3
Clariidae	África e Ásia	+	100
Cranoglanididae	Ásia		1
Diplomystidae	América do Sul		5
Doradidae	América do Sul	+	85
Helogenidae	América do Sul		4
Heteropneustidae	Ásia	+	2
Ictaluridae	América do Norte		45
Loricariidae	América do Sul	+	660
Malapteruridae	África	+	2
Mochokidae	África	+	167
Nematogenyidae	América do Sul		1
Pangasiidae	Ásia		21
Parakysidae	Ásia		2
Pimelodidae (Pseudopimelodidae, Heptapteridae)	América do Sul		300
Plotosidae	Índico e Oeste do Pacífico	+	32
Scoloplacidae	América do Sul		4
Schilbeidae	África e Ásia	+	45
Siluridae	Europa e Ásia	+	100
Sisoridae	Ásia		85
Trichomycteridae	América do Sul		155

em calhas de rios, canais de várzea, igapós e também em corredeiras (Cox Fernandes, 1995). 43 espécies de peixes elétricos ocorrem na calha dos grandes rios da Amazônia, e algumas espécies são particularmente abundantes nos rios de água branca (Cox Fernandes *et al.*, 2004). Todos os Gymnotiformes possuem órgãos produtores e receptores de campo elétrico fraco, um corpo alongado e uma nadadeira anal longa. Não possuem nadadeiras dorsal, adiposa, pélvica, e a caudal pode ser totalmente ausente ou reduzida em tamanho.

Dimorfismo Sexual em Siluriformes da Amazônia

Nos Siluriformes da Amazônia encontramos dimorfismos sexuais relativos a tamanho, forma do corpo, nadadeiras (espinhos e raios), barbilhões (forma e estrutura), forma dos dentes, modificações das estruturas bucais e odontódeos (tamanho e número). No que se refere ao tamanho do corpo de siluriformes, machos podem ser maiores que fêmeas, como alguns Loricariidae, tais como *Hypostomus ancistroides* e *H. bermanni*, *Chaetostoma fischeri*, *Ancistrus* spp. (Nomura & Mueller, 1980; Lopez & Roman-Valencia, 1996). Em Aspredinidae, as fêmeas sexualmente maduras são maiores que os machos, com exceção de *Hoplomyzon sexpapilostoma* onde os machos são maiores que as fêmeas, inclusive com uma pigmentação diferenciada (Friel, 1994). Observações preliminares indicam que, em *Reganella depressa* (Loricariidae), as fêmeas também atingem tamanhos maiores que os machos (Rapp Py-Daniel, observ. pess.). Em *Farlowella vittata* (Loricariidae), os machos apresentam o comprimento do focinho (“snout-mouth and snout-eye lengths”) e cabeça menores que as fêmeas, enquanto que a largura e altura do corpo são maiores nos machos do que nas fêmeas (Retzer & Page, 1996).

Na época da reprodução, as nadadeiras de machos de várias espécies apresentam o espinho dorsal prolongado. Isto foi observado em machos sexualmente maduros de Aspredinidae (em espécies de *Aspredo* e *Platystacus*) (Mees, 1987; Friel, 1994). Em Cetopsidae, exemplares machos de *Hemicetopsis* e *Pseudocetopsis* também foram observados com o espinho da dorsal prolongado, mas não necessariamente na época da reprodução (*Pseudocetopsis*) (Oliveira, 1988). Alguns táxons, no entanto, apresentam o espinho da dorsal desenvolvido nos dois sexos *Aspredinichthys* (Aspredinidae) (Mees, 1987; Friel, 1994) e *Cetopsis* (Cetopsidae) (Oliveira, 1988).

Outra modificação observada na nadadeira dorsal de Siluriformes, no período reprodutivo, é a presença de um prolongamento flexível no espinho. Recentemente, associados a macrófitas aquáticas no Rio Solimões, foram coletados exemplares de *Nemadoras humeralis* (Doradidae) onde machos sexualmente maduros apresentaram o espinho da dorsal com um prolongamento (Fig. 1). A observação de dimorfismo sexual em Doradidae é inédita, visto que na literatura esse grupo de peixes é citado como desprovido de caracteres sexualmente dimórficos (Britski, 1972; Higuchi, 1992). Finalmente, em alguns grupos, observa-se uma profunda modificação do espinho da nadadeira dorsal. Nos

gêneros *Ageneiosus* (parte), *Trachelyopterus* (parte), *Auchenipterus*, *Parauchenipterus*, *Epapterus* e *Tetranematicthys* (Auchenipteridae/Ageneiosidae), o espinho da dorsal dos machos torna-se longo, curvado, com denticulações e a porção anterior da base da nadadeira encontra-se túrgida. Nestas condições, o espinho pode ser empurrado e travado numa posição onde o mesmo forma um ângulo obtuso com o corpo (Britski, 1972; “hyper erection” – Ferraris, 1988; Walsh, 1990). A turgidez na base da nadadeira é aparentemente conseqüência de modificações osteológicas, assim como um aumento da massa muscular que envolve os pterigióforos da nadadeira dorsal (Walsh, 1990). Estas modificações, apesar de drásticas, são reversíveis, conforme observações realizadas em aquário (Ferraris, 1988).

As nadadeiras peitorais podem apresentar seus espinhos alongados, grossos, ou ainda bordas carnosas entre os raios ramificados nos machos durante o período reprodutivo. Para a família Cetopsidae, Oliveira (1988) cita o prolongamento dos primeiros raios da peitoral para a maioria dos gêneros. O mesmo é citado para *Gelanoglanis nanonotocolus* (Soares-Porto *et al.*, 1999) (Auchenipteridae) e, em *Gelanoglanis* sp. (F.C.T. Lima, em prep.), tanto a nadadeira dorsal quanto as peitorais apresentam prolongamentos nos machos maduros. Em Loricariidae, Isbrücker e Nijssen (1992) observaram que, em algumas espécies do gênero *Loricaria*, os machos sexualmente maduros apresentam o espinho das nadadeiras peitorais

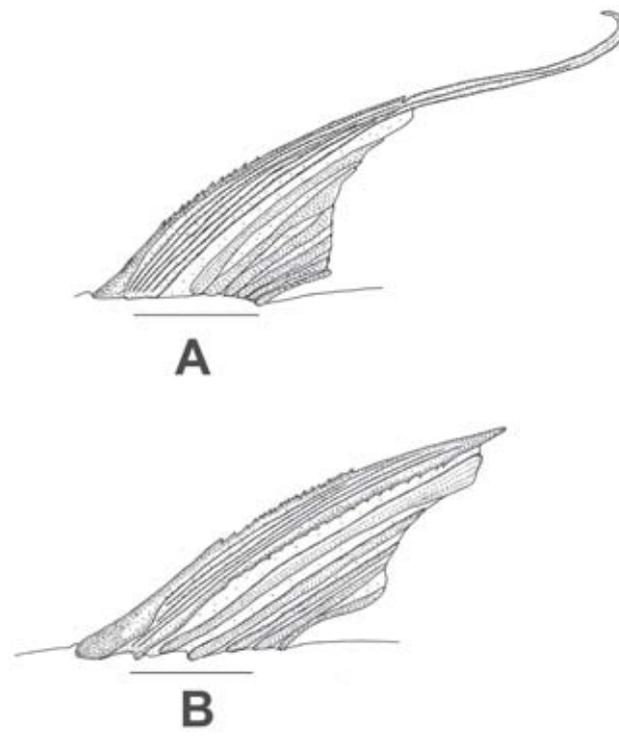


Figura 1 - Vista lateral da nadadeira dorsal de *Nemadoras humeralis*: A. Macho dimórfico com filamento na nadadeira dorsal; B. Fêmea madura com espinho da dorsal normal. Escala= 1cm.

alargado e achatado. O espinho pode ainda apresentar odontódeos em toda ou apenas parte da superfície dorsal e lateral do espinho da nadadeira peitoral, como em *Lamontichbys*, *Harttia*, *Acanthicus*, *Panaque*, *Lasiancistrus*, *Litboxus*, *Hemipsilichthys*, ou em todos os raios da nadadeira (*Rineloricaria lanceolata*) (Isbrücker & Nijssen, 1992). Em Callichthyidae, machos maduros de *Hoplosternum*, *Megalechis* e algumas espécies de *Corydoras* (*C. barbatus* e *C. macropterus* – Ferraris, 1991) apresentam o espinho da peitoral alongado. Em *Hoplosternum littorale*, o espinho da peitoral ainda apresenta a ponta retorcida para cima, como um gancho e, ventralmente, uma cobertura de tecido adiposo-glandular sobre os raios da nadadeira peitoral (Reis, 1993, 1998; Andrade & Abe, 1997). Esta cobertura adiposa-glandular também foi observada por Reis (1998) em machos maduros de *Dianema*, *Leptoplosternum*, *Megalechis* e *Callichthys* e demais espécies de *Hoplosternum*, sendo de função desconhecida, possivelmente liberação de feromônio. Com base em observações de atividades de formação de ninhos flutuantes por *Hoplosternum littorale* em aquário, Andrade & Abe (1997) sugeriram que o alongamento e presença de gancho na ponta do espinho da peitoral poderia servir para transportar pequenos pedaços de madeira para compor o ninho, visto que só os machos contribuem com a construção do mesmo. As fêmeas ajudariam apenas na aeração e formação da espuma que recobre o ninho. Pelo menos uma espécie de Auchenipteridae, *Entomocorus gameroi*, também apresenta o espinho da peitoral desenvolvido e retorcido (Ferraris, 1991).

A nadadeira pélvica pode apresentar modificações. Ferraris (1988) observou em *Centromochlus beckellii* que, nas fêmeas, a margem da nadadeira é arredondada e não se estende até a anal e, nos machos, o raio não bifurcado é o mais longo e pontiagudo. Em algumas espécies de Callichthyidae, as fêmeas maduras apresentam uma prega de pele no 1º raio da pélvica, com uma possível função de carregar ou direcionar os ovos. Em *Cbaetostoma jegui* (Loricariidae), são os machos maduros que apresentam, dorsalmente, uma prega de pele no 1º raio da pélvica (Rapp Py-Daniel, 1991). Ferraris (1991) cita que em machos de *Entomocorus gameroi*, Auchenipteridae, a nadadeira é transformada num remo alongado.

A nadadeira anal mostra-se bastante modificada nos machos sexualmente maduros de Auchenipteridae (=Ageneiosidae, Auchenipterinae e Centromochlinae, “sensu” Ferraris, 1988). Em Auchenipteridae, os raios anteriores da nadadeira anal dos machos maduros são mais largos e alongados do que nas fêmeas, modificados num órgão intromitente (“pseudopenis” – von Ihering, 1937) (Fig. 2). Ainda nos machos, ocorre um deslocamento do poro urogenital para a ponta distal dos raios anteriores da anal; enquanto que, nas fêmeas, o poro urogenital se mantém na base da nadadeira (v. abaixo). Em Centromochlinae, os machos maduros apresentam a nadadeira anal reduzida em tamanho e número de raios, inserida em uma área dilatada ou inchada (“swollen” – Ferraris, 1988; Soares-Porto, 1998) e com os raios orientados posteriormente. Os primeiros proximais radiais ou pterigióforos da nadadeira anal se encontram

alargados e muitas vezes fundidos entre si nos machos maduros (Ferraris, 1988; Soares-Porto, 1998). Em alguns casos, os primeiros raios da anal ainda apresentam ganchos retrorsos (*Centromochlus perugiae*, *C. romani*, *C. beckellii* e *C. existimatus* – Soares-Porto, 1998) ou antrorsos e retrorsos (*Tatia intermedia*, *T. aulopygia*, *T. neivai*, *T. brunnea* e *T. boemia* – Soares-Porto, 1998). Nas fêmeas de Centromochlinae, a nadadeira anal é, como nos demais Siluriformes: ventralmente orientada e não se observa inchaço na base da nadadeira (Soares-Porto, 1998). Ferraris (1988) observou que estas modificações nas nadadeiras dos machos são reversíveis.

Em *Cbaetostoma jegui* (Loricariidae), Rapp Py-Daniel (1991) observou que machos maduros ou em maturação apresentavam os primeiros raios simples da nadadeira anal mais desenvolvidos que os raios seguintes, enquanto que

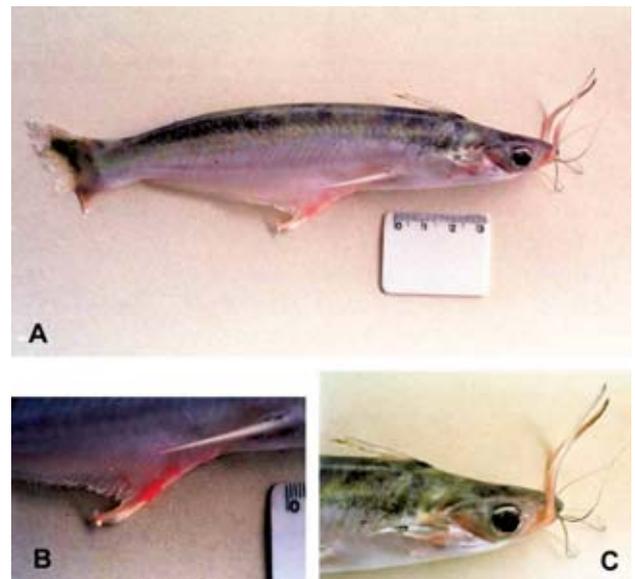


Figura 2 - *Auchenipterus* cf. *nuchalis*. A. Vista lateral de macho sexualmente maduro; B. Detalhe de modificações na nadadeira anal; C. Detalhe de barbilhão maxilar ossificado (J. Zuanon).



Figura 3 - *Pseudancistrus* sp. Macho sexualmente maduro

nas fêmeas as nadadeiras mantinham a forma dos juvenis. Em *Reganella depressa*, uma modificação semelhante foi observada na anal: o 2º, 3º e 4º raios se apresentavam muito mais desenvolvidos que os demais. Neste caso porém, são as fêmeas que apresentam os raios desenvolvidos (Rapp Py-Daniel, observ. pess.). Até o momento, o dimorfismo observado em fêmeas de *Reganella depressa* é o primeiro registro de uma modificação de caráter sexual secundário em fêmeas de Loricariinae. Retzer & Page (1996) citaram que em *Farlowella mariaelenae*, os machos apresentam a nadadeira anal mais curta que as fêmeas, sem entretanto especificar quais modificações foram observadas.

Dentre Siluriformes, Auchenipteridae (“sensu” Ferraris, 1988; de Pinna, 1998) apresentam machos com modificações no barbilhão maxilar na época da reprodução. Nos gêneros *Ageneiosus* (parte), *Trachelyopterus* (parte), *Auchenipterus*, *Parauchenipterus*, *Epapterus* e *Tetranemateichthys* (os mesmos que apresentam modificação no espinho da dorsal), ocorre uma ossificação progressiva do barbilhão maxilar seguida pela formação de tubérculos ou rugosidades na superfície dorsal do barbilhão completamente ossificado (Ferraris, 1988). É interessante notar que, em *Ageneiosus* o barbilhão maxilar é reduzido, enquanto que nos outros gêneros citados, o barbilhão maxilar é conspicuo e flexível fora do período reprodutivo.

Vários Siluriformes apresentam diferenças entre machos e fêmeas na forma da papila urogenital, como os loricariídeos: *Chaetostoma jegui* e *C. fischeri* (Rapp Py-Daniel, 1991; Lopez & Roman-Valencia, 1996), e em *Otocinclus flexilis* (Schaefer, 1997). Em alguns grupos, acredita-se que esta diferença seja de caráter permanente, visto que pode ser observada em exemplares imaturos sexualmente. Oliveira (1988) observou que machos de Cetopsidae apresentavam a papila urogenital afilada, diferente da fêmea. Regan (1904) cita que em Astroblepidae, bagres só encontrados nos córregos andinos, os machos podem ser prontamente distinguidos das fêmeas pela sua alongada papila anal. Em Auchenipteridae (Auchenipterinae e Centromochlinae), as modificações na papila urogenital são mais marcantes: o orifício urogenital pode estar deslocado para a base da nadadeira anal (*Centromochlus*) (Britski, 1972), para a extremidade dos primeiros raios modificados da anal (*Ageneiosus*) (Britski, 1972), para a extremidade de uma dobra de pele inserida na nadadeira anal (*Tatia intermedia*, *Centromochlus romani*) (Soares-Porto, 1998) ou simplesmente se abrir na extremidade de um túbulo bastante modificado e independente da nadadeira anal (*Tatia creutzbergi* e *T. gyrina*) (Soares-Porto, 1998). A presença do túbulo urogenital também foi observada em exemplares de *Gelanoglanis*. Os caracteres dimórficos citados a seguir são encontrados apenas na família Loricariidae.

Apesar de odontódeos serem estruturas características dos Loricarioidei (Baskin, 1972) ou Loricarioidea (Schaefer & Lauder, 1986), o desenvolvimento adicional destas estruturas em machos sexualmente maduros só foi observado em Loricariidae e alguns gêneros de Callichthyidae. Em *Hoplosternum* e *Callichthys*, os odontódeos encontrados no espinho da nadadeira peitoral se desenvolvem notavelmente na época de reprodução (Ferraris, 1991). Em *Corydoras*

barbatus e *C. macropterus*, os machos desenvolvem uma densa área de curtos odontódeos (“velcro mustache”- Ferraris, 1991) nos lados do focinho. Em Loricariidae, a presença de odontódeos desenvolvidos é o tipo de expressão de dimorfismo sexual mais comum e generalizado. De maneira geral, o desenvolvimento dos odontódeos ocorre na nadadeira peitoral e lados da cabeça. Entretanto, certas espécies apresentam odontódeos muito desenvolvidos na região interopercular, ponta do focinho, supraocipital, região predorsal e pedúnculo caudal. Algumas espécies apresentam combinações distintas de regiões corporais com odontódeos muito desenvolvidos, por exemplo: certas espécies de *Hemipsilichthys* e *Pseudancistrus* apresentam um notável desenvolvimento de odontódeos nos lados da cabeça e espinho da peitoral (Fig. 3); *Isorineloricaria festae* apresenta odontódeos muito desenvolvidos nos lados da cabeça, espinho da peitoral assim como ao longo de todo o corpo; *Rineloricaria lanceolata* apresenta odontódeos muito desenvolvidos nos lados da cabeça, supra-ocipital, região predorsal e espinho da peitoral. Em qualquer forma de expressão dimórfica que envolva odontódeos, são apenas os machos maduros que os apresentam. Quando ambas as formas, machos e fêmeas, são muito espinhosas em uma mesma espécie, é o macho que apresenta os espinhos mais desenvolvidos. Outro tipo de dimorfismo envolvendo odontódeos foi descrito recentemente para machos de *Otocinclus vittatus* e *O. flexilis* (Loricariidae). Trata-se de uma área de odontódeos que apresentam orientação distinta dos odontódeos do resto do pedúnculo caudal (“contact organs”- Aquino, 1994; Schaefer, 1997).

Em Siluriformes, o caso mais evidente de dimorfismo sexual permanente é a presença de tentáculos carnosos nos representantes do gênero *Ancistrus* (Loricariidae). Este caráter é único dentre os Siluriformes. Nestes peixes, jovens e fêmeas apresentam pequenos tentáculos carnosos, quase imperceptíveis, sobre uma estreita faixa nua, sem placas, no bordo do focinho. Nos machos, entretanto, a área nua no bordo do focinho é ampla e estes tentáculos vão se tornando maiores, inclusive mostrando ramificações conforme o indivíduo cresce. A função destes tentáculos não é conhecida, já tendo sido sugerido uma função sensorial, segundo a qual a presença de botões gustativos nos tentáculos aumentaria a superfície sensorial do peixe (Ono, 1980). Esta sugestão já foi refutada pelo fato de botões gustativos terem sido detectados em praticamente toda a superfície do corpo do peixe. Recentemente, Sabaj *et al.* (1999) sugeriram que os tentáculos carnosos imitariam as formas larvais de *Ancistrus* e que o macho, durante o período que cuida dos ovos e larvas no ninho, se beneficiaria desta imitação atraindo mais fêmeas para o ninho para desovarem. Esta hipótese foi levantada com base em registros de fêmeas de determinadas espécies de peixes que mostram preferência por machos que guardam ninhos com ovos, em detrimento de machos que guardam ninhos ainda vazios (Kraak & Weissing, 1996). Sabaj *et al.* (1999) sugerem que os tentáculos carnosos surgiram a partir da bainha carnosa que envolve os odontódeos. No caso de *Ancistrus*, os odontódeos teriam sido perdidos e apenas a bainha, muito

elaborada e desenvolvida neste grupo, teria sido mantida. Os autores ainda propõem uma sequência de transformações deste caráter envolvendo outros gêneros de loricarídeos, os quais apresentariam as etapas intermediárias até o extremo encontrado em *Ancistrus*.

Outro dimorfismo generalizado encontrado em machos de Loricariidae é o alargamento e arredondamento da coroa dos dentes bucais. Apesar de aparentemente provisório (já que loricarídeos têm uma rápida reposição de dentes bucais), em algumas espécies este dimorfismo parece ser permanente, podendo ser observado em machos sexualmente imaturos.

Alguns tipos de dimorfismo de partes bucais em Loricariidae são especializados e restritos a determinados grupos. Estes dimorfismos só foram encontrados em representantes da subfamília Loricariinae. Em machos maduros das espécies dos gêneros *Loricariichthys*, *Furcodontichthys*, *Pseudoloricaria* e *Hemiodontichthys*, os indivíduos desenvolvem uma expansão labial posteriormente que pode atingir ou até ultrapassar a abertura branquial. A função desta expansão não é clara, porém já foram encontrados machos de *Loricariichthys* carregando a massa de ovos fertilizados aderida a esta expansão labial. Nenhum representante dos outros gêneros com expansão labial entretanto foi observado carregando massa de ovos.

Outro tipo de dimorfismo associado aos lábios refere-se a modificações ocorridas nos filamentos labiais. Machos maduros de espécies dos gêneros *Loricaria*, *Apistoloricaria* e *Planiloricaria* foram observados apresentando filamentos reduzidos a papilas, enquanto que as fêmeas mantinham o padrão de lábios filamentosos. A função desta modificação dos filamentos labiais também não é conhecida.

Finalmente, ainda associada a partes bucais, foi observado que machos de *Reganella depressa*, mesmo fora do período reprodutivo, apresentam um espessamento dos lábios, com sua superfície coberta por papilas bem desenvolvidas. As fêmeas e os indivíduos sexualmente imaturos apresentam os lábios muito menos carnosos possibilitando a observação do osso premaxilar na superfície do lábio. O premaxilar nesta espécie é edêntulo e inserido no lábio superior. Sua visualização, entretanto, não é possível nos lábios dos machos maduros.

Padrões Evolutivos em Siluriformes

Com base no exposto acima, observa-se que as informações disponíveis sobre caracteres sexualmente dimórficos encontrados em Siluriformes são fragmentadas, dificultando interpretações evolutivas mais fundamentadas. Recentemente, foram mapeados dados de dimorfismo sexual de Loricariidae sobre uma hipótese filogenética relativa a sub-família Loricariinae (Rapp Py-Daniel, 1997). A análise cladística, realizada conforme metodologia sugerida por diferentes autores (Brooks & McLennan, 1991; Sillén-Tullberg, 1988), utilizou caracteres osteológicos e de morfologia externa enquanto os caracteres diretamente ligados ao dimorfismo sexual não foram considerados. O resultado da otimização dos caracteres pode ser observada na Figura 4.

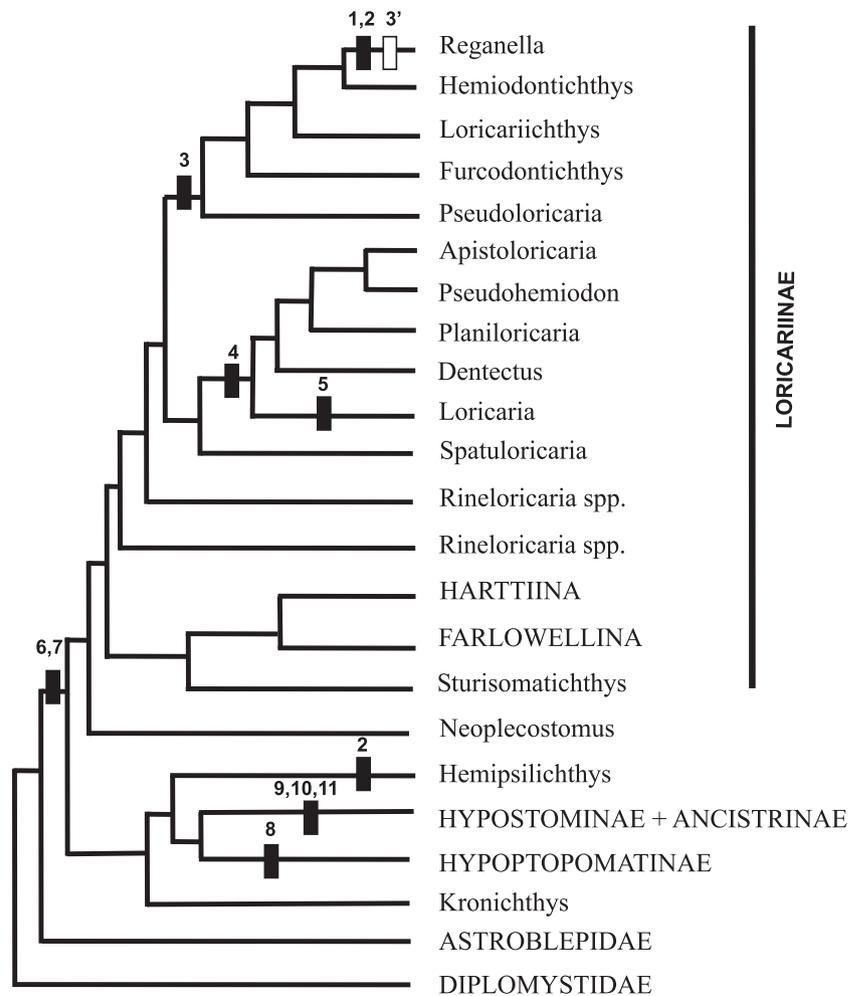


Figura 4 - Mapeamento de dimorfismo sexual sobre hipótese de relacionamento em Loricariinae (mod. Rapp Py-Daniel, 1997). 1 - espessamento labial, 2 - nadadeira anal (fêmeas), 3 - expansão labial (3' reversão), 4 - filamentos/papilas labiais, 5 - nadadeira peitoral, 6 - odontódeos, 7 - dentes bucais, 8 - órgãos de contato, 9 - nadadeira pélvica, 10 - nadadeira anal (machos), 11 - tentáculos no focinho. Ver no texto as sinapomorfias que suportam os seguintes grupos: A: *Reganella*, *Hemiodontichthys*, *Loricariichthys*, *Furcodontichthys* e *Pseudoloricaria*, e grupo B: *Apistoloricaria*, *Pseudohemiodon*, *Planiloricaria*, *Dentectus* e *Loricaria*.

De acordo com a Figura 4, na base do cladograma para a família Loricariidae, encontram-se as formas mais generalizadas de expressão de dimorfismo: odontódeos muito desenvolvidos e coroa dos dentes arredondada, ambos caracteres encontrados apenas em machos sexualmente maduros (poucas espécies apresentam machos e fêmeas com dentes permanentemente com coroas arredondadas). Ainda de acordo com a Figura 4, dentro do clado que contém a subfamília Loricariinae, odontódeos muito desenvolvidos em machos sexualmente maduros não são observados nos representantes dos gêneros *Loricaria*, *Dentectus*, *Planiloricaria*, *Pseudobemiodon*, *Apistoloricaria* e no último clado, formado pelos gêneros *Pseudoloricaria*, *Furcodontichthys*, *Loricariichthys*, *Hemiodontichthys* e *Reganella*. Entretanto, dentes arredondados em machos estão aparentemente presentes em todos os loricariíneos. Diferentes tipos de dimorfismo são encontrados entre representantes das subfamílias Hypostominae, Ancistrinae e Hypoptopomatinae. A falta de informação mais precisa sobre a distribuição de dimorfismo sexual entre os gêneros destas subfamílias assim como o não-monofiletismo das subfamílias Hypostominae e Ancistrinae, “sensu” Isbrücker (1980) (Montoya-Burgos *et al.*, 1997, 1998), não nos possibilita tecer maiores interpretações evolutivas sobre estes caracteres dimórficos. Recentemente, Armbruster (1997) propôs a inclusão de Ancistrinae em Hypostominae, não havendo porém um suporte robusto para as relações intergenéricas. Em Loricariinae, entretanto, grupo comprovadamente monofilético (Schaefer, 1986, 1987; Rapp Py-Daniel, 1997), a observação de determinados caracteres sexualmente dimórficos vem reforçar a existência de clados monofiléticos.

Ainda com base na hipótese cladística para a subfamília Loricariinae (Rapp Py-Daniel, 1997), ficou demonstrada a presença de 2 sub-grupos monofiléticos, grupo A: *Reganella*, *Hemiodontichthys*, *Loricariichthys*, *Furcodontichthys* e *Pseudoloricaria*, e grupo B: *Apistoloricaria*, *Pseudobemiodon*, *Planiloricaria*, *Dentectus* e *Loricaria*. As sinapomorfias que suportam o monofiletismo destes grupos estão relacionadas à redução dos dentários e modificações dos rastros branquiais (grupo A) ou morfologia das placas faríngeas, tipo de sutura da barra hióide e outras características dos arcos branquiais (grupo B). Nenhum destes caracteres osteológicos estão ligados a expressões de dimorfismo sexual, sendo observados em machos, fêmeas e jovens (indivíduos sexualmente imaturos). Entretanto, o grupo A apresenta um tipo de dimorfismo sexual único dentro da família Loricariidae que é a expansão labial (citado anteriormente para os gêneros *Pseudoloricaria*, *Loricariichthys*, *Furcodontichthys* e *Hemiodontichthys*). Caso semelhante pode ser observado no grupo B onde, nos gêneros *Apistoloricaria* e *Planiloricaria*, machos sexualmente maduros apresentam os lábios cobertos por papilas e não filamentos. Em *Loricaria*, os machos também apresentam redução dos filamentos, porém são os únicos loricariíneos cujos machos apresentam um alargamento do espinho da nadadeira peitoral. Ainda na mesma hipótese filogenética, o gênero *Rineloricaria*, mais basal, aparece como parafilético. Nenhum dos ramos demonstrados no cladograma pode ser

identificado como contendo um representante co-específico de *Rineloricaria lima*, visto que o tipo está perdido. Neste gênero, o dimorfismo sexual se apresenta na forma generalizada de odontódeos bem desenvolvidos nos machos. Entretanto, diferentes espécies apresentam odontódeos desenvolvidos em diferentes partes do corpo, denotando diferentes padrões de desenvolvimento dos odontódeos, reforçando a idéia de um grupo não-natural.

Informações sobre cuidado parental e construção de ninhos são escassas e não uniformizadas com relação à família Loricariidae, não servindo, por enquanto, para embasar hipóteses evolutivas objetivas. Faltam observações na natureza e em laboratório. Com certeza, estratégia reprodutiva em Loricariidae deve ter sido um dos mecanismos facilitadores da notável especiação do grupo no continente neotropical. Loricariidae representa o grupo de bagres mais rico em espécies não só da região Neotropical, como do globo (Reis *et al.*, 2003). Entretanto, a relação presença de dimorfismo *versus* diversidade de espécies ainda não foi comprovada empiricamente, não sendo possível, no momento, delinear comentários mais conclusivos a respeito. Na Tabela 1, é feita a correlação entre registro de dimorfismo sexual e número de espécies nas famílias da ordem Siluriformes.

Dimorfismo Sexual em *Gymnotiformes* da Amazônia

Recentemente, casos de dimorfismo sexual relativos à morfologia do focinho em algumas espécies da família Apterodontidae levantaram questões sobre a taxonomia das mesmas. No gênero *Apterodontus*, os machos adultos de *Apterodontus basemani* (referido como *Parapterodontus* em Albert, 2001) foram apontados como possuindo o focinho relativamente alongado quando comparados com fêmeas e indivíduos imaturos (Cox Fernandes, 1998). Naquela ocasião, a autora chamou a atenção para a possibilidade da mesma condição ocorrer em outra espécie, *Apterodontus anas*. Em um estudo posterior, não foram encontradas fêmeas com focinhos longos, mas sim fêmeas com focinhos curtos, como as fêmeas de *A. basemani* (Cox Fernandes *et al.*, 2002). Além disso, foi também demonstrado que os machos de *A. anas* são, na verdade, machos de *A. basemani* que possuem o tamanho e forma do focinho bastante modificado. Várias evidências levaram a essa conclusão: (1) os dados morfométricos demonstram uma continuidade dos valores observados com referência a machos de *A. basemani* e *A. anas* em relação ao focinho; (2) até a presente data, nunca uma fêmea de focinho longo foi encontrada no campo ou em coleções; (3) indivíduos de focinho longo foram capturados juntamente com fêmeas e machos de *A. basemani*; (4) as duas espécies não possuem diferenças na sequência do 16S rDNA mitocondrial e nos cariótipos (Cox Fernandes *et al.*, 2002). Conseqüentemente, foi sugerido que *A. anas* e *A. basemani* representariam uma só espécie, e que *A. anas* deveria ser sinonimizado com *A. basemani*. Aparentemente, o dimorfismo sexual ligado ao tamanho do focinho também ocorre em *Apterodontus rostratus* [referido como *A. leptorhynchus* por Hagedorn & Heiligenberg (1985)] e *A.*

caudimaculosus (Santana, 2003). As bases osteológicas do dimorfismo sexual ligadas ao tamanho e forma do focinho estão atualmente sendo estudadas em várias espécies de *Apteronotus* (“*Apteronotus*” sensu Albert, 2001), como por exemplo em *Apteronotus bonapartii* e várias espécies desse mesmo gênero ainda não descritas oficialmente (Cox Fernandes & Hilton, 2004).

Na família Apteronotidae, casos de dimorfismo sexual relacionados ao número e à posição de dentes foram observados, por exemplo, em espécies de *Sternarchorhynchus* e *Oedemognathus*. Em *Sternarchorhynchus* cf. *roseni*, machos foram identificados apresentando a mandíbula estendida (sínfise mandibular/dentário) e com muitos dentes (Fig. 5). O mesmo foi verificado por F. Provenzano (comum. pess.), sendo ainda assinalado que machos dessa mesma espécie apresentam coloração mais escura do que as fêmeas (Mago-Leccia, 1994). Em *Oedemognathus exodon*, espécie rara em coleções, o caso é mais complexo pois este gênero monotípico foi proposto com base em um caráter sexual secundário. Myers (1936) descreveu essa espécie baseando-se primariamente em modificações do dentário e pré-maxilar, ambos bulbosos e cobertos de dentes cônicos dispostos irregularmente e próximos uns aos outros. Myers, na época, suspeitou de que os dentes poderiam se tratar de uma característica sexual secundária. Coletas recentes com redes de arrasto, em vários locais da Amazônia, produziram amostras compostas exclusivamente de machos de *Oedemognathus exodon* (mais de 70 indivíduos). A hipótese aqui levantada é de que as fêmeas que poderiam ser referidas a “*Oedemognathus exodon*”, de fato, pertençam a outra espécie, possivelmente *Sternarchogiton nattereri*, que se assemelha muito a *Oedemognathus*, exceto pelo dentário e pré-maxilar bulbosos e com dentes (Cox Fernandes & Lundberg, 2003).

Em *Sternarchorhynchus* e *Oedemognathus*, os dentes têm possivelmente função comportamental, utilizados em disputas entre machos. Indivíduos de *Oedemognathus* disponíveis para análises muitas vezes apresentam marcas na parte dorsal da cabeça representando mordidas ou provavelmente arranhões causados por dentes de outros machos (Cox Fernandes & Lundberg, 2003).

Outro exemplo de variação morfológica ligada ao sexo em Gymnotiformes foi observado nas caudas de algumas espécies da família Hypopomidae. Espécies da família Hypopomidae (como os demais Gymnotiformes, à exceção de Apteronotidae) não possuem nadadeira caudal, mas um apêndice terminal, cilíndrico, contendo colunas de eletrócitos. Machos maduros de algumas espécies, como por exemplo *Brachyhyopomus pinnicaudatus*, *B. beebei*, *B. occidentalis* e *B. brevirostris* possuem o filamento caudal mais longo e grosso do que as fêmeas (Hagedorn & Carr, 1985; Hopkins *et al.*, 1990). O tamanho do filamento pode estar relacionado ao tamanho dos eletrócitos, sendo maiores nos machos (Hagedorn & Carr, 1985).

Em geral, as características da descarga do órgão elétrico (DOE), ou seja, sua forma e duração estão ligadas à geometria e complexidade da inervação dos eletrócitos, às propriedades de suas membranas, e/ou à presença de múltiplos órgãos elétricos e ainda à capacidade de descarregar ao mesmo tempo (p. ex., Moller, 1995). Já a amplitude da descarga é refletida no

potencial de todos os eletrócitos dispararem concomitantemente (Moller, 1995). Além de variações relativas à frequência e à amplitude da DOE entre as espécies de Gymnotiformes, há também variações de frequência e amplitude da DOE associadas a diferenças entre machos e fêmeas de uma mesma espécie, onde os indivíduos de uma mesma espécie são capazes de discriminar machos e fêmeas a partir da DOE (Kramer, 1990; Dunlap & Zakon, 1998). Em alguns casos, as DOEs mais fortes (volts) são produzidas por machos, sendo a frequência de descarga maior em fêmeas. Em *Brachyhyopomus occidentalis* a amplitude da descarga dos machos tende a ser mais forte e de maior duração do que as das fêmeas (Hagedorn 1988; Hagedorn & Carr, 1985). Em *Brachyhyopomus pinnicaudatus*, machos grandes possuem mais eletrócitos no filamento caudal do que fêmeas grandes, e conseqüentemente uma descarga mais forte (Hopkins *et al.*, 1990). Em *Eigenmannia virescens*, machos apresentam DOE mais baixas

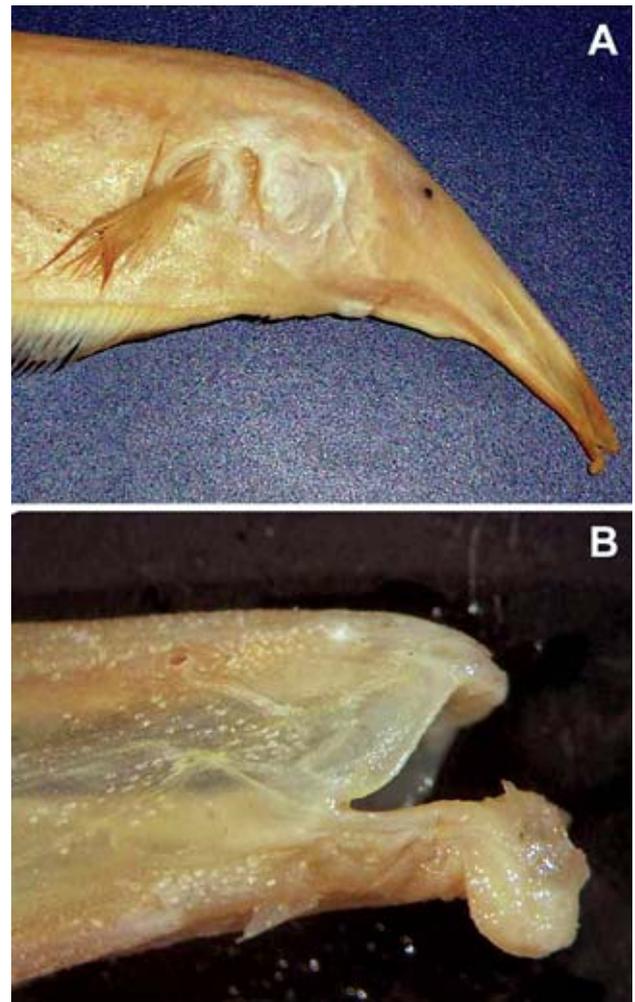


Figura 5 - *Sternarchorhynchus* cf. *roseni* (INPA 21983), proveniente da Ilha do Careiro, AM. A. Vista lateral, macho dimórfico de 400 mm comprimento total; B. Detalhe da expansão da mandíbula (aumento de 8x).

que fêmeas, as quais geram descargas com maior frequência, embora machos maduros sejam maiores que fêmeas e produzam descargas mais fortes (Hagedorn & Heiligenberg, 1985). O mesmo foi observado em machos de *Sternopygus* (Fleishman, 1992; Dunlap *et al.*, 1997). Em *Apteronotus albifrons*, machos também descarregam em frequências mais baixas do que fêmeas (Dunlap *et al.*, 1998). Diferentemente, *Apteronotus rostratus* e *A. leptorhynchus* apresentam a frequência da descarga elétrica maior em machos do que em fêmeas (Hagedorn & Heiligenberg, 1985; Dunlap *et al.*, 1998). Em *A. basemani*, diferenças entre a frequência da DOE de machos e fêmeas não foram encontradas (Cox Fernandes & Podos, 2004).

Padrões Evolutivos em Gymnotiformes

No intuito de investigar a evolução dos caracteres dimórficos em Gymnotiformes, um mapeamento desses caracteres foi feito nas duas hipóteses filogenéticas mais recentes da literatura, uma baseada principalmente em caracteres morfológicos (Albert, 2001) e outra baseada em DNA mitocondrial (Alves-Gomes, 1995). Como no caso dos Loricariinae, nos Gymnotiformes a informação disponível também é fragmentada. No mapeamento foram utilizados dois tipos de caracteres: tamanho e forma do focinho modificado (1) e focinho "normal" (0); presença diferenciada de dentes (1), presença de dentes "normal" (0). Em vários casos, como nos membros da família Sternopygidae e vários exemplos em apteronotídeos, a presença de dimorfismo foi considerada "normal" ou não existente após o exame visual durante o manuseio de centenas de exemplares das diferentes espécies, sem que medidas morfométricas tenham sido tomadas. A inclusão de caracteres fisiológicos, como a DOEs, não foi feita devido ao número reduzido de casos estudados. Onde Albert (2001) utilizou *Sternarchorhynchus oxyrhynchus*, utilizamos *S. cf. curvirostris*. A otimização dos caracteres foi feita utilizando-se o programa MacClade 4 (Maddison & Maddison, 2000).

De acordo com o mapeamento, na família Apteronotidae, o evento dimorfismo morfológico ocorreu independentemente em *Sternarchorhynchus* (Figura 6A). A condição presença de dimorfismo é apomórfica para a família Apteronotidae e plesiomórfica para a família Sternopygidae. Ainda é ambígua a condição ancestral quanto a presença de caracteres dimórficos para o clado *Apteronotus* "sensu stricto" (Albert, 2001) (Figura 6A). No momento, ainda não é possível determinar se a presença desses caracteres dimórficos originou-se de uma só vez ou várias vezes independentemente nesse gênero. Essas duas hipóteses são plausíveis. Entretanto, com base somente nessa análise, podemos supor que os caracteres, tamanho e forma do focinho e presença de dentes diferenciada, originaram-se uma vez, no gênero *Apteronotus* como evento independente, em *Apteronotus leptorhynchus* assim como em *Sternarchogiton*. O mesmo pode ser deduzido da hipótese filogenética proposta por Alves-Gomes *et al.* (1995) (Figura 6B). A presença de outros casos de dimorfismo está sendo averiguada no presente, como, por exemplo, no gênero *Sternarchella* (referido por Mago-Leccia, 1994).

Embora não existam no momento informações suficientes para a inclusão de outros caracteres ligados ao dimorfismo, como DOEs, a evolução paralela da morfologia e do comportamento seria esperada se a morfologia e as DOEs estiverem sob controle do mesmo processo hormonal; alternativamente, a evolução independente sugeriria mecanismos distintos de desenvolvimento e controle.

Concluindo, ainda não é possível formular hipóteses abrangentes sobre a evolução do dimorfismo sexual em Siluriformes e Gymnotiformes devido ao relativamente pequeno número de casos estudados envolvendo a conclusiva presença ou ausência desse fenômeno. No futuro, quando mais espécies e gêneros forem examinados, a reconstrução da história filogenética dos caracteres morfológicos ou fisiológicos poderá ser traçada através de um mapeamento mais completo

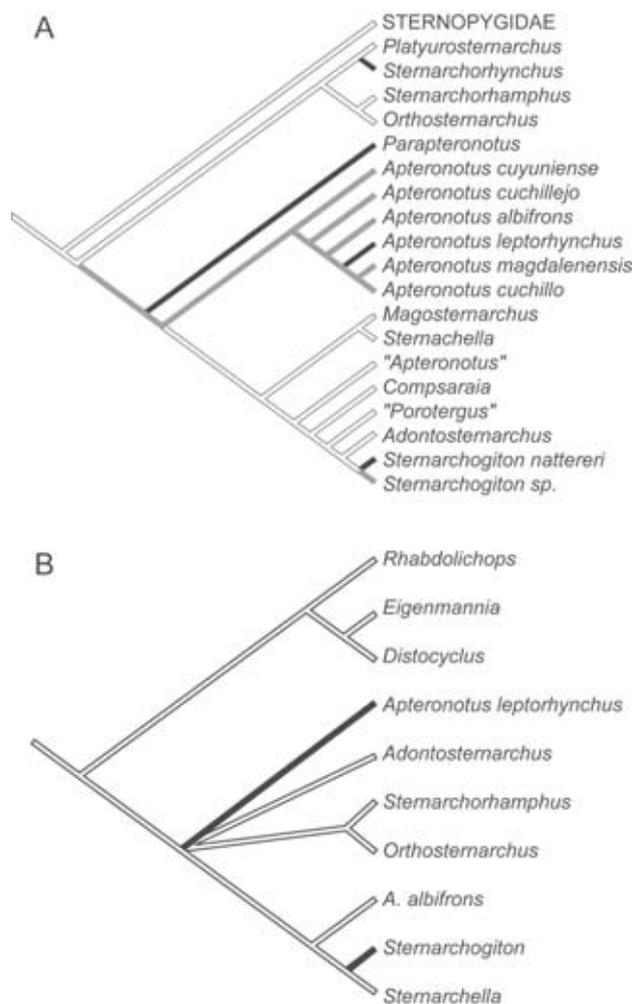


Figura 6 - A. Cladograma modificado de Albert (2001); **B.** cladograma modificado de Alves-Gomes (1995). Cores nos ramos do cladograma: branco - característica morfológica dimórfica ausente; preto - característica morfológica dimórfica presente e cinza - característica morfológica dimórfica ambígua.

dos mesmos. No momento, com base nas informações filogenéticas disponíveis, é possível afirmar que o dimorfismo sexual aparentemente surgiu independentemente em ambas as ordens, Siluriformes e Gymnotiformes.

AGRADECIMENTOS

Nossos agradecimentos ao Jeff Podos pela leitura do manuscrito original, assim como as excelentes críticas de dois revisores anônimos. CCF agradece Eric Hilton e John G. Lundberg pela orientação na análise do mapeamento com o programa MacClade 4.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Albert, J. S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology*, University of Michigan, 135pp.
- Albert, J. S.; Campos-da-Paz, R. 1998. Phylogenetic systematics of Gymnotiformes with diagnoses of 58 clades: a review of available data. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 419-446.
- Alves-Gomes, J.; Ortí, G.; Haygood, M.; Heiligenberg, W.; Meyer, A. 1995. Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (Order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology, and mitochondrial sequence data. *Mol. Biol. Evol.*, 12: 298-318.
- Andrade, D.V.; Abe A. S. 1997. Foam nest production in the armoured catfish. *Journal of Fish Biology*, 50: 665-667.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 599pp.
- Aquino, A. E. 1994. Secondary sexual dimorphism of the dermal skeleton in two species of the hypotopomatine genus *Otocinclus* (Siluriformes: Loricariidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 5(3): 217-222.
- Armbruster, J. W. 1997. *Phylogenetic relationships of the sucker-mouth armored catfishes (Loricariidae) with particular emphasis on the Ancistrinae, Hypostominae, and Neoplecostominae*. PhD. Theses University of Illinois at Urbana-Champaign. 409pp.
- Arratia, G. 1987. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonn. Zool. Monogr.* 24: 1-123.
- Baras, E. 1999. Functional implications of early sexual growth dimorphism in vundu. *Journal of Fish Biology*, 54 (1): 119-124.
- Barlow, G. W.; Siri, P. 1997. Does sexual selection account for the conspicuous head dimorphism in the Midas cichlid? *Animal Behaviour*, 53 (3): 573-584.
- Baskin, J. N. 1972. *Structure and relationships of the Trichomycteridae*. PhD. Theses, City University of New York, New York, 389pp.
- Böhlke, E. 1997. *Gymnotborax robinsi* (Anguilliformes, Muraenidae), a new dwarf moray with sexually dimorphic dentition from the Indo-Pacific. *Bulletin of Marine Science*, 60 (3): 648-655.
- Britski, H. 1972. *Sistemática e evolução dos Auchenipteridae e Ageneiosidae (Teleostei, Siluriformes)*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, SP, 142pp.
- Bronseth T.; Folstad, I. 1997. The effect of parasites on courtship dance in threespine sticklebacks: More and meets the eye? *Canadian Journal of Zoology*, 75 (4): 589-594.
- Brooks, D. R.; McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: A research program in comparative biology*. The University of Chicago Press. 434 pp.
- Burgess, W. E. 1989. *An Atlas of Freshwater and Marine Catfishes: a preliminary survey of the Siluriformes*. T.F.H. Publications, Neptune City. 784 pp.
- Cameron, D. W. 1992. A morphometric analysis of extant and early Miocene fossil Hominoid maxillo-dental specimens. *Primates*, 33 (3): 377-390.
- Campos-da-Paz, R. 1999. New species of *Megadontognathus* from the Amazon Basin, with phylogenetic and taxonomic discussions on the genus (Gymnotiformes: Apterontidae). *Copeia*, 4: 1041-1049.
- Cox Fernandes, C. 1995. *Diversity, Distribution and Community Structure of Electric Fishes (Gymnotiformes) in the Channels of the Amazon River System, Brazil*. Ph.D. Theses Duke University, Durham, 394 pp.
- Cox Fernandes, C. 1998. Sex-Related Morphological Variation in Two Species of Apterontid Fishes (Gymnotiformes) from the Amazon River Basin. *Copeia*, 3: 730-735.
- Cox Fernandes, C. 1999. Detrended Canonical Correspondence Analysis (DCCA) of electric fish assemblages in the Amazon. In: Val, A. L.; Almeida-Val, V. M. F. (Eds.) *Biology of Tropical Fishes*. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. p. 21-39.
- Cox Fernandes, C.; Lundberg, J. G.; Riginos, C. 2002. Largest of all electric-fish snouts: hypermorphic facial growth in male *Apteronotus basemani*, and the identity of *Apteronotus anas* (Gymnotiformes: Apterontidae). *Copeia*, 2002 (1): 52-61.
- Cox Fernandes, C.; Lundberg, J. G. 2003. On the sex life of *Oedemognathus exodon* (Gymnotiformes: Apterontidae). *Resumos do ASIH 2003*: p.124
- Cox Fernandes, C.; Hilton, E. 2004. Osteological basis for sexual dimorphism in *Apteronotus bonapartii* (Castelmau 1855), Gymnotiformes. *CD de Resumos do ASIH 2004*.
- Cox Fernandes, C.; Podos, J. 2004. Sobre a descarga do órgão elétrico do sarapó *Apteronotus basemani* (Gymnotiformes: Apterontidae). In: Cintra, R. (Ed) *História natural da biota Amazônica*. EDUA/INPA/FAPEAM, Manaus. p. 180-192.
- Cox Fernandes, C.; Podos, J., Lundberg, J. G. 2004. Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science* 305(5692): 1960-1962.
- Crabtree, C.B. 1985. Sexual dimorphism of the upper jaw in *Gillichthys mirabilis*. *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, 84 (2): 96-103.

- Darwin, C. R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. (Ed. J. Murray, London, reprinted 1981). Princeton University Press, New Jersey. 475pp.
- de Pinna, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical Overview and synthesis of hypotheses. In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 278-330.
- Dunlap, D. K.; Zakon H. H. 1998. Behavioral actions of androgens and androgen receptor expression in the electrocommunication systems of an electric fish, *Eigenmannia virescens*. *Hormones and Behavior*, 34 (1): 30-38.
- Dunlap, K. D.; McAnelly, L. M.; Zakon, H. H. 1997. Estrogen modifies an electrocommunication signal by altering the electrocyte sodium current in an electric fish, *Sternopygus*. *The Journal of Neuroscience*, 17 (8): 2869-2875.
- Dunlap, D. K.; Thomas, P.; Zakon, H. H. 1998. Diversity of sexual dimorphism in electrocommunication signals and its androgen regulation in a genus of electric fish, *Apteronotus*. *Journal of Comparative Anatomy*, 183 (1): 77-86.
- Erlandsson, A.; Ribbink, A. J. 1997. Patterns of sexual size dimorphism in African cichlid fishes. *South African Journal of Science*, 93 (11-12): 498-508.
- Ferraris, C. 1988. *The Auchenipteridae: putative monophyly and systematics, with a classification of the neotropical doradoid catfishes (Ostariophysi, Siluriformes)*. PhD. Theses City University of New York, New York. 229pp.
- Ferraris, C. 1991. *Catfish in the Aquarium*. Tetra Press Publication. USA. 199pp.
- Ferraris, C.; Fernandez, J. 1987. *Trachelyopterichthys anduzei*, a new species of auchenipterid catfish from the upper Río Orinoco of Venezuela with notes on *T. taeniatus* (Kner). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 100 (2): 257-261.
- Fink, S. V.; Fink, W.L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72: 297-353.
- Fink, S. V.; Fink, W. L. 1996. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). In: Stiassny, M.; Parenti, L.R.; Johnson, G.D. (Eds.). *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, New York. p. 209-240.
- Fletcher, D. E. 1999. Male ontogeny and size-related variation in mass allocation of bluenose tright shiners (*Pteronotropis welaka*). *Copeia*, 2: 479-486.
- Fleishman, L. J. 1992. Communication in the weakly electric fish *Sternopygus macrurus*. I - The neural basis of conspecific EOD detection. *J. Comp. Physiol. A.*, 170: 335 - 348.
- Friel, J. P. 1994. *A phylogenetic study of the Neotropical banjo catfishes (Teleostei: Siluriformes: Aspredinidae)*. PhD. Theses Duke University, Durham, 256 pp.
- Friel, J. P.; Lundberg, J. G. 1996. *Micromyzon akamai*, Gen. et Sp. Nov., a small and eyeless banjo catfish (Siluriformes: Aspredinidae) from the river channels of the lower Amazon Basin. *Copeia*, 3: 641-648.
- Garlich, M. J. L.; Stewart, R. E. A. 1998. Growth and sexual dimorphism of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in Foxe Basin, Northwest Territories, Canada. *Marine Mammal Science*, 14 (4): 803-818.
- Garutti, V. 1990. Caráter sexual secundário em *Astyanax bimaculatus* (Ostariophysi, Characidae), relacionado as nadadeiras anal e pélvicas. *Naturalia*, 15: 109-119.
- Garzon, J.; Acero, A. 1988. A new species of *Lytbrypnus* (Pisces: Gobiidae) from the tropical western Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 43 (2): 308-314.
- Gomes, U.L.; Tomas, A.R.G. 1991. Secondary sexual dimorphism in the shark *Scyliorbinus baeckelli* Ribeiro, 1907 (Elasmobranchii, Scyliorhinidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 63 (2): 192-200.
- Goto, A. 1984. Sexual dimorphism in a river sculpin *Cottus bangiogensis*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 31 (2): 161-166.
- Gramitto, M. E.; Coen, B. 1997. New records of *Bellottia apoda* (Bythitidae) in the Adriatic Sea with notes on morphology and biology. *Cybiurn*, 21 (2): 163-172.
- Hagedorn, M. 1988. Ecology and Behavior of a Pulse-Type Electric Fish, *Hypopomus occidentalis* (Gymnotiformes, Hypopomidae), in a Fresh-Water Stream in Panama. *Copeia*, 2: 324-335.
- Hagedorn, M.; Carr, C. 1985. Single electrocytes produce a sexually dimorphic signal in South America electric fish, *Hypopomus occidentalis* (Gymnotiformes, Hypopomidae). *J. Comp Physiol.*, 156: 511 - 523.
- Hagedorn, M.; Heiligenberg, W. 1985. Court and spark: Electric signals in the courtship and mating of gymnotoid fish. *Anim. Behav.*, 33: 254 - 265.
- Hastings, P. A. 1991. Ontogeny of sexual dimorphism in the angel blenny, *Coralliozetus angelica* (Blennioidei: Chaenopsidae). *Copeia*, 4: 969-978.
- Heins, D. C.; Baker, J. A. 1989. Growth, population structure, and reproduction of the percid fish *Percina vigil*. *Copeia*, 1989 (3): 727-736.
- Higuchi, H. 1992. *A phylogeny of the South American thorny catfishes (Osteichthyes; Siluriformes; Doradidae)*. University Microfilms International, Ann Arbor. 372 pp.
- Hopkins, C. D.; Confort, N. C.; Bastian, J.; Bass, A. H. 1990. Functional Analysis of Sexual Dimorphism in an Electric Fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, Order Gymnotiformes. *Brain Behav. Evol.*, (35): 350-367.
- Howe, J. C. 1996. Sexual dimorphism in the bicolor bass, *Anthias bicolor* (Pisces: Serranidae), with comments on stomach contents. *Journal of Aquaculture and Aquatic Sciences*, 8 (1):16-18.
- von Ihering, R. 1937. Oviductal fertilization in the South American catfish *Trachychoystes*. *Copeia*, 1937 (4): 201-205.
- Ikejima, K.; Shimizu, M. 1998. Annual reproductive cycle and sexual dimorphism in the dragonet, *Repomucenus valenciennesi*, in Tokyo Bay, Japan. *Ichthyological Research*, 45 (2): 157-164.

- Isbrücker, I. J. H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Verslagen en Technische Gegevens*, Universiteit Van Amsterdam, 22, 181 pp.
- Isbrücker, I. J. H.; Nijssen, H. 1992. Sexualdimorphisms bei Harnischwelsen (Loricariidae). Harnischwelse, *DATZ-Sonderheft* p.19-33.
- Kajiura, S. M.; Tricas, T. C. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic stingray *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Biology*, 10: 2297-2306.
- Kong, L.; Kohno, H.; Fujita, K. 1998. Reproductive biology of konoshiro gizzard shad, *Konosirus punctatus*, in Tokyo Bay. *Journal of the Tokyo University of Fisheries*, 85 (2): 97-107.
- Kraak, S.B.M.; Weissing, F.J. 1996. Female preference for nests with many eggs: a cost-benefit analysis of female choice in fish with paternal care. *Behav. Ecol.*, 7: 353-361.
- Kramer, B. 1990. *Electro-communication in Teleost Fishes - Behavior and Experiments*. Springer-Verlag. Berlin. 240pp.
- Krebs, J. R.; Davis, N. B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Science Press, Cambridge. 420pp.
- Lagler, K. F.; Bardach, J. E.; Miller, R. R. 1962. *Ichthyology*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 505pp.
- Lopez, J.; Roman-Valencia, C. 1996. Sobre la biología del corroncho *Chaetostoma fischeri* (Steindachner, 1879) (Pisces: Loricariidae) en el río de La Vieja, Alto Cauca, Colombia. *Boletín Ecológico Ecosistemas Tropicales*, 3: 37-57.
- Lundberg, J. G.; Cox Fernandes, C.; Albert, J. S.; Garcia, M. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of apteronotid electric fish (Gymnotiformes: Apterodontidae) from the Amazon River Basin, South America. *Copeia*, 3: 657-670.
- Lundberg, J. G.; Rapp Py-Daniel, L. 1994. *Bathycetopsis oliveirai*, gen. et sp. nov., a blind and depigmented catfish (Siluriformes: Cetopsidae) from the Brazilian Amazon. *Copeia*, 2: 381-390.
- Maddison, D. R.; Maddison, W. P. 2000. *MacClade 4: analysis of phylogeny and character evolution, Version 4.0*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Mago-Leccia, F. 1994. *Electric fishes of the continental waters of America*. FUDECI, Caracas, Venezuela. 206 pp.
- McMillan, P. J. 1999. New grenadier fishes of the genus *Coryphaenoides* (Pisces; Macrouridae), one from off New Zealand and one widespread in the southern Indo West Pacific and Atlantic Oceans. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33 (3): 481-489.
- Mees, G. F. 1987. The members of the subfamily Aspredininae, family Aspredinidae in Suriname (Pisces, Nematognathi). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 90(2): 85-102.
- Miller, P. J.; Fouda, M. M. 1986. Notes on the biology of a Red Sea goby, *Silhouettea aegyptia* (Chabanaud, 1933) (Teleostei: Gobiidae). *Cybiurn*, 10 (4): 395-409.
- Miquelarena, A. M.; Aquino, A. E. 1999. Taxonomic status and geographic distribution of *Bryconamericus eigenmanni* Evermann & Kendall, 1906 (Characiformes; Characidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112 (3): 523-530.
- Molinar, E.R.; Proskocil, B.J.; Hendricks, S.E.; Fritsch, B. 1998. A mechanism for anterior transposition of the anal fin and its appendicular support in the western mosquitofish, *Gambusia affinis* (Baird and Girard, 1854). *Acta Anatomica*, 163 (2): 75-91.
- Moller, P. 1995. *Electric fishes: history and behavior*. Chapman and Hall. London. 584pp.
- Montoya-Burgos, J.; Muller, S.; Weber, C.; Pawlowski, J. 1997. Phylogenetic relationships between Hypostominae and Ancistrinae (Siluroidei: Loricariidae): first results from mitochondrial 12S and 16S rRNA gene sequences. *Rev. Suisse Zool.*, 104 (1): 185-198.
- Montoya-Burgos, J.; Muller, S.; Weber, C.; Pawlowski, J. 1998. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences. *In*: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 363-374.
- Moran, M.; Burton, C.; Caputi, N. 1999. Sexual and local variation in head morphology of snapper, *Pagrus auratus*, Sparidae, in the Shark Bay region of Western Australia. *Marine and Freshwater Research*, 50 (1): 27-34.
- Myers, G. S. 1936. A new genus of gymnotid eels from the Peruvian Amazon. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 49: 115-116.
- Neat, F. C.; Huntingford F. A.; Beveridge M. M. C. 1998. Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Anim. Behav.*, 55: 883-891.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. Third ed. Wiley & Sons, Inc, USA. 600pp.
- Nomura, H.; Mueller, I. M. M. 1980. Biologia do cascudo, *Plecostomus bermanni* Ihering, 1905 do Rio Mogi Guaçu, São Paulo (Ostichthyes, Loricariidae). *Rev. Bras. Biol.*, 40(2): 267-275.
- Oliveira, J.C. 1988. *Osteologia e revisão sistemática de Cetopsidae (Teleostei, Siluriformes)*. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, SP. 240pp.
- Ono, D. 1980. Fine structure and distribution of epidermal projections associated with taste buds on the oral papillae in some loricariid catfishes (Siluroidei; Loricariidae). *J. Morph.*, 164: 139-159.
- Pezzanite, B.; Moller, P. 1998. A sexually dimorphic basal anal-fin ray expansion in the weakly discharging electric fish *Gnathonemus petersii*. *Journal of Fish Biology*, 53 (3): 638-644.
- Power H. W. 1980. The foraging behavior of mountain bluebirds with special emphasis on sexual differences. *Orn. Monogr.* 28:1-72.
- Quinn, T. P.; Foote, C. J. 1994. The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behavior of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Animal Behavior*, 48 (4): 751-761.
- Rabito, F. R. Jr.; Heins, D.C. 1985. Spawning behavior and sexual dimorphism in the North American cyprinid fish *Notropis leedsii*, the bannerfin shiner. *Journal of Natural History*, 19 (6): 1155-1164.

- Rapp Py-Daniel, L. H. 1991. *Chaetostoma jegui* new mailed catfish from the Rio Uraricoera, Brazil (Osteichthyes: Loricariidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 2 (3): 239-246.
- Rapp Py-Daniel, L. H. 1997. *Phylogeny of the Neotropical armored catfishes of the subfamily Loricariinae (Siluriformes; Loricariidae)*. PhD. Theses University of Arizona, Tucson. 280p.
- Regan, C. T. 1904. A monograph of the fishes of the family Loricariidae. *Trans. Zool. Soc. London*, 17: 191-324.
- Reis, R. E. 1993. *Filogenia da família Callichthyidae (Ostariophysi, Siluriformes), com uma revisão taxonômica do gênero Hoplosternum*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, SP, 169p.
- Reis, R. E. 1998. Anatomy and phylogenetic analysis of the Neotropical callichthyid catfishes (Ostariophysi, Siluriformes). *Zool. Journal of the Linnean Society*, 124: 105-168.
- Reis, R.E.; Kullander, S. O.; Ferraris, Jr., C.J. (Orgs.) 2003. *Check List of the Freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre. 742 p.
- Retzer, M. E. ; Page, L. M. 1996. Systematics of the stick catfishes, *Farlowella* Eigenmann & Eigenmann (Pisces, Loricariidae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 147: 33-88.
- Roberts, T. 1998. Systematic revision of the balitorid loach genus *Sewellia* of Vietnam and Laos, with diagnoses of four new species. *Raffles Bulletin of Zoology*, 46 (2): 271-288.
- Sabaj, M. H.; Armbruster, J. W.; Page, L. M. 1999. Spawning in *Ancistrus* (Siluriformes; Loricariidae) with comments on the evolution of snout tentacles as a novel reproductive strategy: larval mimicry. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 10 (3): 217-229.
- Santana, C. D. 2003. *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes: Apteronotidae), a sexually dimorphic black ghost knife-fish from the Pantanal, Western Brazil, with a note on the monophyly of the *A. albifrons* species complex. *Zootaxa*, 252: 1-11.
- Schaefer, S. A. 1986. *Historical biology of the loricariid catfishes: phylogenetics and functional morphology*. PhD. Theses University of Chicago, Illinois. 290p.
- Schaefer, S. A. 1987. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus), with a phylogenetic analysis of the loricariid subfamilies (Pisces: Siluroidei). *Contributions in Science*, 194:1-31.
- Schaefer, S. A. 1997. The neotropical cascudinhos: Systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Proceedings of the Acad. Nat. Sci.*, 148: 1-120.
- Schaefer, S. A.; Lauder, G. V. 1986. Historical transformation of functional design: evolutionary morphology of feeding mechanisms in loricarioid catfishes. *Syst. Zoology*, 35 (4): 489-508.
- Schwassmann, H. O. 1976. Ecology and taxonomic status of different geographic populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis (Pisces, Cypriniformes, Gymnotoidei). *Biotropica*, 8: 25-40.
- Shepard, T.E.; Burr, B. M. 1984. Systematics, status and life history aspects of the ashy darter, *Theostoma cinereum* (Pisces: Percidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 97 (4): 693-715.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution*, 42 (2): 293-305.
- Soares-Porto, M.L. 1998. Monophyly and interrelationships of the Centromochlinae (Siluriformes: Auchenipteridae). In: Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R. P.; Lucena, Z. M. S.; Lucena, C. A. S. (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS. p. 331-350.
- Soares-Porto, M.L.; Walsh, S. J.; Nico, L. G.; Netto, J. M. 1999. A new species of *Gelanoglanis* from the Orinoco and Amazon river basins, with comments on miniaturization within the genus (Siluriformes: Auchenipteridae: Centromochlinae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 10 (1): 63-72.
- Steven, G. G.; Slack, W. T.; Douglas, N. H. 1996. Demography, habitat, reproduction, and sexual dimorphism of the crystal darter, *Crystallaria asprella* (Jordan), from south central Arkansas. *Copeia*, 1996 (1): 68-78.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (Ed). *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Heinemann, London. p. 136-179.
- Walsh, S.J. 1990. *A systematic revision of the neotropical catfish family Ageneiosidae (Teleostei, Ostariophysi, Siluriformes)*. Tese de Ph. D. University of Florida, Gainesville. 365p.
- Winemiller, K. O. 1987. Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Environ. Biol. Fish.*, 20(3): 219-227.
- Zakaria, I. M. 1992. Notes on the catfish, *Bagrichthys macracanthus* (Pisces: Bagridae) from Peninsular Malaysia. *Malayan Nature Journal*, 46(1): 35-39.

**RECEBIDO EM 05/02/2003
ACEITO EM 22/02/2005**