

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Biologia e uso de habitat por *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae:
Gymnotiformes)

Elisa Queiroz Garcia

Manaus, Amazonas

Março, 2019

Elisa Queiroz Garcia

Biologia e uso de habitat por *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae:
Gymnotiformes)

Orientador: Jansen Alfredo Sampaio Zuanon

Tese apresentada ao Instituto Nacional de
Pesquisas da Amazônia como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Doutora em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Março, 2019



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DO PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

Aos 26 dias do mês de março do ano de 2019, às 14:00 horas, no Auditório do PPG BADPI, Campus II, INPA/Aleixo, Reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Sidinéia Aparecida Amadio**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **José Antônio Alves Gomes**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Lúcia Helena Rapp Py-Daniel**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Cláudia Pereira de Deus**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Cristhiana Paula Röpke**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). **Rafaela Priscila Ota**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Thatyla Luana Beck Farago**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de TESE DE DOUTORADO de **ELISA QUEIROZ GARCIA**, intitulado "BIOLOGIA E USO DE HABITAT POR *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)", orientado pelo(a) Prof(a). Dr(a). **Jansen Alfredo Sampaio Zuanon**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A) REPROVADO(A)
 POR UNANIMIDADE POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora:

Prof(a). Dr(a). Sidinéia Aparecida Amadio

Prof(a). Dr(a). José Antônio Alves Gomes

Prof(a). Dr(a). Lúcia Helena Rapp Py-Daniel

Prof(a). Dr(a). Cláudia Pereira de Deus

Prof(a). Dr(a). Cristhiana Paula Röpke

Prof(a). Dr(a). Rafaela Priscila Ota

Prof(a). Dr(a). Thatyla L. Beck Farago

Coordenação PPG-ECO/INPA

SEDAB/INPA © 2019 - Ficha Catalográfica Automática gerada com dados fornecidos pelo(a) autor(a)
Bibliotecário responsável: Jorge Luiz Calvo Alauzo - CRB11/908

G216b Garcia, Elisa Queiroz
Biologia e uso de habitat por *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) / Elisa Queiroz Garcia; orientador Jansen Alfredo Sampaio Zuanon. -- Manaus: [s.l.], 2019.
106 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em Ecologia) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2019.

1. Dimorfismo sexual. 2. Migração. 3. Semelparidade. 4. Ictiofauna amazônica. 5. Peixe elétrico. I. Zuanon, Jansen Alfredo Sampaio, orient. II. Título.

CDD: 598

Sinopse

Estudou-se nesta tese a biologia reprodutiva, dimorfismo sexual e uso de habitat de *Gymnorhamphichthys rondoni*, um peixe elétrico psamófilo encontrado em igarapés na Amazônia.

Palavras-chave: Dimorfismo sexual. Ictiofauna amazônica. Migração. Semelparidade. Peixe elétrico.

Dedico

esta tese ao “Super” Seu Zé que foi muito mais que um auxiliar de campo durante a minha tese. Você que não conhece a Amazônia, saiba que é muito difícil ir a campo sem a ajuda dos auxiliares de campo, que aqui, chamamos de *mateiros*. São muito mais nossos protetores e professores do que nossos auxiliares. Justamente por isso, aqui dedico-lhes a minha tese. Dedico a minha tese, à pessoa do Senhor José da Silva Lopes, com a intenção de homenagear a todos os auxiliares de campo que ajudam a formar boa parte dos mestres e doutores do INPA.

Agradecimentos

Primeiramente, gostaria de agradecer a Darwin, Bates, Wallace, Saint-Hilaire e tantos outros naturalistas que, através de sua curiosidade, coragem e descobertas, fizeram que eu me encantasse por história natural desde muito jovem.

Segundamente, gostaria de agradecer aos órgãos financiadores que possibilitaram que eu realizasse um sonho: fazer pesquisa na Amazônia. Agradeço a CAPES, CNPq (processo nº 477251/2012-9) e Programa PDBFF de Auxílio-Pesquisa Thomas Lovejoy (Edital 2016 e 2017). Agradeço aos profissionais da ADSER: Rubenildo, Átima, Jackson e aos seguranças da Reserva Ducke: Francisco, Eduardo, Edivã e Elinaldo. Também agradeço aos profissionais do PDBFF: José Luís, Rosely, Nete, Ary, Luiz e Fabiano.

Agradeço imensamente ao amigo Glauco Machado pelo encorajamento na entrada do doutorado e pela sugestão do orientador mais fofo que eu poderia ter. Inclusive, aproveito para agradecê-lo: Jansen Zuanon. Agradeço pela oportunidade de conhecer parte da Amazônia, pela compreensão, pelo cuidado, pela empatia, pelo conhecimento, pelo “pó de pirlimpimpim” e pelas “quintas-sem-lei”. Jansen Zuanon tem a capacidade de ampliar o conceito de orientador.

Agradeço aos membros da banca: Lucia Rapp Py Daniel, Sidneia Aparecida Amadio, José Antônio Alves Gomes, Cristhiana Paula Röpke e Claudia Pereira de Deus, pela saudável discussão no dia da minha defesa de tese. Sou muito agradecida pela disponibilidade durante cinco horas conversando comigo sobre um assunto que eu estudei e me dediquei durante tanto tempo. Agradeço ainda a Rafaela Priscila Ota, Thatyta L. Beck Farago, Tiago Pires, Cristina Cox Fernandes e Lucélia Nobre Carvalho por terem aceitado participar da banca examinadora.

Quero agradecer aos corajosos amigos que, em campo, à noite, na Amazônia, me ajudaram a encontrar o *Gymnorhamphichthys rondoni*, um galhinho transparente que nadava ou se deixava levar nos lindos igarapés de fundo de areia: Barbara Scholz, David Saenz, Douglas Aviz, Elio Borghezán, Glauco Machado, Helder Espírito Santo, Simon Niederbacher e Taís Nazareth.

Agradeço “demais da conta” à família que ganhei em Manaus. Eu tenho uma família genética muito bacana: meus pais Geraldo e Esmeralda, meus irmãos Bethânia e Daniel e minha sobrinha Victória. Foi com eles que eu aprendi que família é muito mais que laços genéticos. Temos avós, tios, primos e irmãos de coração que iniciaram como amigos e foram incorporados a nossa família. E, portanto, a minha passagem por Manaus fez a minha família aumentar exponencialmente. Alguns amigos começaram no “meio do mato”: Helder Espírito Santo,

Marla Carvalho e André Ramos (Andrezinho). Outros foram através de convivência em sala: meus maninhos André Galuch, Leandro (Cuca), Nayana Estrela (Nay) e Rafael Leitão (Rafa da Dani). Já outros, foram através de um sorriso no corredor que, com o passar do tempo, virou compartilhamento obrigatório de café, lanches, bolos, pizzas, tambaquis e cachaças (não necessariamente nesta ordem): Akemi Shibuya, Alany Gonçalves, Alessandro Bifi, Andreza Oliveira (Batatinha), Camila dos Anjos, Carla Peres, Cristhiana Röpke (Cris, a mais educada de nós), Daniela Campos (Dani), Daniele Kasper (Dani do Rafa), Danilo Castanho, Douglas Bastos, Eurizângela Dary (Euri), Gabriel Barros (Mandrake), Gabriel Borba, Gislene Vilara (Gi), Leonardo Goll (Leo da Taty), Marina Carmona (Mari), Maryellen Galuch (Mary), Natália Wagner (Nat), Paula Guarido (Paulinha), Priscila Madoka, Renata Frederico (Renas), Renata Ota, Sérgio Santorelli, Shizuka Hashimoto, Thatyla Farago (Taty) e Tiago Pires (Titica). Quantas risadas, choros, comidas e angústias eu compartilhei com estas pessoas! Tudo junto assim e misturado.

Além disso, durante o processo de doutoramento, tive professores inspiradores além do meu orientador; profissionais que honraram o processo de ensino-aprendizagem. Pretendo ter aprendido com eles como transmitir conhecimento e respeitar os alunos. Agradeço aos honrosos professores: Bruce Forsberg, Camila Ribas, Cintia Cornelius, Cláudia de Deus, Fabrício Baccaro, Fernanda Werneck, Igor Kaefer, Isolde Ferraz, José Alexandre Diniz-Filho, Lúcia Rapp Py-Daniel, Marina Anciães, Mário de Pinna, Philip Fearnside (Phil), Rafael Assis (Fumaça), Rafael Leitão (Rafa da Dani), Rosseval Leite e Sidinéia Amadio.

Agradeço aos amigos que me ajudaram estudando e discutindo assuntos superlegais no LECE (Laboratório de Ecologia Comportamental e Evolutiva): Adriely Melo, Álvaro Lima, Elio Borghezán, Jéssica Farias, Kalebe Pinto, Raquel Alves, Sérgio Cunha e Tiago Pires e no grupo dos Sarapólogos Anônimos: André Ramos, Douglas Bastos, Isac Jesus, Ivany Araujo, Nayana Estrela e Valesca Chaves.

Sou muito grata a quem me hospedou em Manaus depois que eu me mudei: Cris, Tiago, (Benjamin ainda estava a caminho) e Bodó. E nas muitas e inesperadas últimas vindas: Taty, Leo, Serena e Fauna. Principalmente a Serena e Fauna que foram companheirinhas adoráveis durante estes momentos finais.

Agradeço ao Centro Universitário de Patos de Minas (UNIPAM), através de nosso Reitor, Excelentíssimo Prof. Milton Roberto; Pró-Reitor de Ensino, Pesquisa e Extensão Prof. Fagner Oliveira; Diretor de Graduação Prof. Henrique Miranda e nossos coordenadores de curso que aceitaram meu pedido de afastamento durante o período de doutoramento e

principalmente, me receberam de braços abertos no meu retorno a instituição. Agradeço o apoio e a confiança na seriedade e compromisso que eu tenho com a instituição. Além disso, agradeço muito a meus alunos. No final do doutorado, eles foram fundamentais. O investimento na minha formação se justifica principalmente para que eu seja uma professora melhor, para que eu forme melhores profissionais. E eu tenho certeza que termino esta etapa, muito melhor do que eu comecei.

Agradeço a Ana Valverde e Fernanda Lemos que me suportaram bem de perto durante o último ano de doutorado. É muito bom poder contar com anos de amizade, compreensão e convivência diária para não pirar num momento tão bizarro.

Por fim e não menos importante, quero agradecer muito aos meus psiquiatras (sim, no plural): Ana Júlia e Geraldo (Patos de Minas), Vera Lúcia (Manaus), e aos fabricantes de oxalato de escitalopram por ajudarem a manter meu cérebro produzindo e absorvendo serotonina de forma constante. E principalmente à minha terapeuta: Nivea Caetano, por não me deixar pirar muitas vezes e por me ajudar a racionalizar a cada encrenca que aparecia.

Lutei pelo justo, pelo bom e até o fim vocês não terão nada para envergonhar-se de mim.”

Trecho da carta de Olga Benário a seu marido Luis Carlos Prestes e filha Anita antes de sua morte.

Resumo

Gymnorhamphichthys rondoni é uma espécie de peixe elétrico (Gymnotiformes) de pequeno porte que apresenta uma ampla distribuição na Amazônia. O fato de habitar igarapés rasos e de pequenas dimensões, bem como o hábito de repousar enterrado no substrato de areia durante o dia constituem características bastante favoráveis para a realização de estudos ecológicos e comportamentais sob condições naturais e de laboratório. Entretanto, há pouca informação disponível sobre aspectos básicos da sua biologia e uso de habitat sob condições naturais. Esta tese apresenta informações novas sobre a biologia reprodutiva, dimorfismo sexual e uso de habitat por uma população de *G. rondoni* em um pequeno igarapé de terra firme na Amazônia Central. A desova ocorre principalmente na primeira metade do período chuvoso e está associada positivamente com o aumento da condutividade elétrica da água e a quantidade de sólidos em suspensão, e negativamente com o teor de oxigênio dissolvido. Os ovócitos são proporcionalmente grandes e pouco numerosos e a desova é do tipo sincrônica em dois grupos. Encontramos indivíduos jovens concentrados em áreas muito pequenas, o que pode indicar alguma forma de agregação motivada pelas características do ambiente e/ou gregarismo. Ainda, a detecção de uma proporção elevada de indivíduos jovens coincidiu com o aparente desaparecimento dos adultos no trecho de igarapé estudado. Essas evidências sugerem que a espécie pode exibir o que chamamos de “semelparidade funcional”. Além disso, *G. rondoni* apresenta dimorfismo sexual relacionado ao tamanho relativo da cabeça e à posição da papila urogenital: machos têm a cabeça proporcionalmente maior que a das fêmeas, e a papila das fêmeas é alongada horizontalmente, maior que a dos machos e está localizada na linha vertical abaixo do olho, enquanto que a papila dos machos é alongada verticalmente, menor, e localizada na linha vertical abaixo da abertura opercular. Até onde sabemos, esse é o primeiro caso registrado de dimorfismo sexual em uma espécie de Rhamphichthyidae, mas o significado funcional dessas diferenças ainda não foi esclarecido. Sobre o uso de habitat, observamos que os indivíduos são fiéis ao sítio de repouso diurno; entretanto, a localização dos indivíduos em repouso durante o dia não pôde ser explicada pela profundidade do local e nem pela porcentagem do leito coberta por areia. Além disso, verificamos que as fêmeas se deslocam menos que os machos e estes se deslocam tanto quanto indivíduos jovens. Este padrão indica que os machos de *G. rondoni* provavelmente são responsáveis pela busca ativa por uma parceira sexual e a fêmea pela seleção sexual. Apesar desses avanços no conhecimento gerados por esta tese, diversas questões sobre a ecologia e o comportamento dessa espécie permanecem em aberto e deverão fomentar estudos futuros.

Abstract

Gymnorhamphichthys rondoni is a small electric fish species (Gymnotiformes) that has a wide distribution in the Amazon. The fact of inhabiting small and shallow streams, as well as the habit of resting buried in the sand during the day, constitute very favorable characteristics for conducting ecological and behavioral studies under natural and laboratory conditions. However, little information is available on basic aspects of its biology and habitat use under natural conditions. This thesis presents new information on reproductive biology, sexual dimorphism and habitat use by a population of *G. rondoni* in a small “terra firme” (upland stream) in the Central Amazon. Spawning occurs mainly in the first half of the rainy season and is positively associated with the increase in the electrical conductivity of the water and the amount of suspended solids, and negatively with the dissolved oxygen content. The oocytes are proportionally large and relatively few, and the spawning was considered as synchronic in two groups. We found several young individuals concentrated in very small areas, which may indicate some form of aggregation motivated by microhabitat characteristics and/or gregarious habits. Still, the detection of a high proportion of young individuals coincided with the apparent disappearance of the adults in the section of igarapé studied. These evidences suggest that the species may exhibit what could be defined as "functional semelparity". In addition, *G. rondoni* presents sexual dimorphism related to the relative size of the head and the position of the urogenital papilla: males have a proportionally larger head, and females' papilla is horizontally elongated, larger than those of males and located in the vertical line below the eye, while male's papilla is vertically elongated, smaller, and located in the vertical line below the opercular opening. As far as we know, this is the first record of sexual dimorphism in a species of Rhamphichthyidae, but the functional significance of these differences has not yet been elucidated. Regarding habitat use, we observed that individuals shows fidelity to its diurnal resting site; however, the location of resting individuals during the day could not be explained by the stream depth at the resting site or by the percentage of the bed covered by sand. In addition, we found that females move less than males, and males move as much as young individuals. This pattern indicates that males of *G. rondoni* probably search actively for a sexual partner while females would perform the sexual selection. Despite the advances in knowledge generated by this thesis, several questions about the ecology and behavior of this species remain open and should encourage future studies.

Sumário

Introdução geral	1
Referências	4
Objetivos.....	8
Objetivo geral	8
Objetivos específicos	8
Organização da Tese	8
Capítulo 1	1
Biologia reprodutiva do sarapó <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) em um igarapé da Amazônia Central	3
Introdução	4
Material e métodos.....	5
Área de estudo e características ambientais do igarapé estudado	5
Métodos de amostragem.....	7
Primeira maturação gonadal (L ₅₀)	8
Abundância e recrutamento	8
Fecundidade e tipo de desova.....	8
Desenvolvimento gonadal	9
Desenvolvimento gonadal e fatores abióticos.....	9
Resultados	10
Abundância e recrutamento	10
Primeira maturação gonadal (L ₅₀)	11
Fecundidade e tipo de desova.....	12
Desenvolvimento gonadal	12
Desenvolvimento gonadal e fatores abióticos.....	14
Discussão	15
Agradecimentos	19
Referências.....	19
Material Suplementar	24

Capítulo 2	25
Sexual dimorphism in the electric knifefish <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (Miranda Ribeiro, 1920) (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)	27
Introduction.....	29
Materials and methods	30
Results.....	31
Discussion.....	36
Acknowledgments	38
References	38
Supplementary material.....	45
Capítulo 3	50
Dinâmica de uso do espaço pelo peixe elétrico <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes em um igarapé da Amazônia Central	52
Introdução	53
Material e métodos.....	54
Área de estudo.....	54
Coleta de dados e sessão de marcação	56
Análise de dados	58
Resultados	60
Discussão	66
Agradecimentos	70
Referências.....	70
Considerações finais	77

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela S 1 Fatores abióticos sobre a reprodução, parâmetros físicos e químicos mensais da área de coleta: DO - oxigênio dissolvido, pH - potencial hidrogeniônico, COND - condutividade elétrica, TDS - sólidos totais em suspensão, TEMP - temperatura da água, RAIN – pluviosidade mensal acumulada	24
---	----

Capítulo 2

Table 1 Summary of morphometric measurements (median (minimum – maximum)) in mm, and statistics of the Kruskal-Wallis rank sum test for females (n=63) and males (n=63) <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> . For all tests, df=1. Values followed by * indicate significantly differences between genders.....	33
---	----

Table 2 Variable loadings on the first two principal components (PCs) for <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> (n= 126)	34
--	----

Table S 1 Measurements (mm) used in the study of sexual dimorphism of females (F) and males (M) <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> . LEA – length from snout to posterior end of anal-fin, LAF – length of anal-fin, DPAF – distance from urogenital papilla to anal-fin, DAAF – distance from anus to anal-fin, BH – body height, HL – length of head. DIMONA= study area at the BDFP Project; INPA-ICT= specimens from INPA’s Ichthyological Collection. * = Uncatalogued specimen.....	45
--	----

Capítulo 3

Tabela 1 Abundância de fêmeas, machos e jovens de <i>Gymnorhamphichthys rondoni</i> , no período antes da reprodução (pre - julho a novembro de 2016), durante a reprodução (during - dezembro de 2016 a março de 2017) e após o período de reprodução (post - abril a junho de 2017) no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, num total de 48 eventos de coleta.	60
--	----

Lista de Figuras

Capítulo 1

- Figura 1 Localização da área de estudo em relação a Manaus e ao Brasil..... 6
- Figura 2 Imagem de um trecho representativo do igarapé estudado, com substrato predominantemente de areia e depósitos de liteira grossa, e com o dossel da floresta ripária cobrindo o canal quase completamente..... 7
- Figura 3 Número de fêmeas adultas (n=36), machos adultos (n=9) e jovens (n=26) de *Gymnorhamphichthys rondoni* capturados no igarapé estudado na Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de 2016 a julho de 2017..... 11
- Figura 4 Tamanho de primeira maturação gonadal de fêmeas de *Gymnorhamphichthys rondoni* capturadas no igarapé estudado na Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, entre agosto de 2016 e julho de 2017..... 11
- Figura 5 Curvas ajustadas da frequência relativa (Density) de ovócitos por classe de diâmetro para cada fêmea classificada na categoria “Spawning capable” de Brown-Peterson et al. (2011) (n=9). A primeira moda (0,01 mm) representa o lote de reserva e a segunda moda (0,15 mm) representa o lote desovante..... 12
- Figura 6 Frequência relativa de fêmeas de *Gymnorhamphichthys rondoni* por classe de desenvolvimento gonadal (n=36) capturadas no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de 2016 a julho de 2017. Classes de maturação segundo Brown-Peterson et al. (2011). 13
- Figura 7 Variação mensal do índice gonadossomático (GSI) de fêmeas adultas (n=36) de *Gymnorhamphichthys rondoni* capturadas no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de 2016 a julho de 2017. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e 3º quartil, a mediana é representada como a linha horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos estão plotados nas linhas horizontais fora da caixa e os outliers estão representados como círculos vazios. Caixas acompanhadas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Dunn. 13
- Figura 8 Correlograma dos fatores abióticos {precipitação acumulada mensal (rain), temperatura da água, condutividade elétrica, sólidos totais em suspensão (TDS), oxigênio dissolvido (DO), potencial hidrogeniônico (pH)} e do índice gonadossomático das fêmeas (GSI) de *Gymnorhamphichthys rondoni*. 14

Figura 9 Relação entre a variação mensal na área transeccional média do igarapé (m²) e precipitação acumulada mensal (linha) entre agosto de 2016 e julho de 2017. O período reprodutivo de *Gymnorhamphichthys rondoni* é evidenciado pelo retângulo cinza. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e 3º quartil, a mediana é representada como a linha horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos estão plotados nas linhas horizontais fora da caixa e os outliers estão representados como círculos vazios. 15

Figura S 1 Estágio de maturação classificado como “Spawning capable” em fêmea de *Gymnorhamphichthys rondoni*. Terminologia segundo Brown-Peterson *et al.* (2011). Na imagem, o focinho está à direita e o pedúnculo caudal à esquerda. 24

Capítulo 2

Figure 1 Schematic drawing of *Gymnorhamphichthys rondoni* in lateral view showing the morphological measurements used in this study: DAAF – distance from anus to anal-fin origin, DPAF – distance from urogenital papilla to anal-fin origin, HL – head length, LAF – length of anal-fin, LEA – length from snout to posterior end of anal-fin 31

Figure 2. Photographs of a female and male of *Gymnorhamphichthys rondoni* collected in a forest stream, tributary of the Cuieiras River in the Negro River basin, Brazilian Amazon. LEA female = 123.74 mm; LEA male = 117.3 mm. Scale bars = 10 mm..... 33

Figure 3 Principal Component Analysis of morphometric data of male and female specimens of *Gymnorhamphichthys rondoni* showing (a) the first and second components (PC1 x PC2) and (b) the second and third components (PC2 x PC3). Blue dots = males, red dots = females. HL – head length BH – body height, LEA – length from snout to posterior end of anal-fin, LAF – length of anal-fin, DAAF – distance from anus to anal-fin origin, DPAF – distance from urogenital papilla to anal-fin origin 34

Figure 4 Urogenital papilla of females and males *Gymnorhamphichthys rondoni*. In all images, the anterior portion of the body is towards the left. a) Side view of head of a female showing urogenital papilla (blue arrow). b) Side view of head of a male showing urogenital papilla (blue arrow). c) Ventral view of head of a female showing urogenital papilla (blue arrow) and anus (green arrow). d) Ventral view of head of a male showing urogenital papilla (blue arrow) and anus (green arrow). e) Side view of female urogenital papilla. f) Side view of male urogenital papilla. g) Side view of urogenital papilla of a female with an oocyte (red arrow) inside. h) Ventral view of head of a female with oocyte at the end of urogenital papilla. Blue arrow = urogenital papilla, green arrow = anus, red arrow = oocyte position. LEA female = 145.83 mm; LEA male = 144.83 mm..... 35

Capítulo 3

- Figura 10 Localização da área de estudo em relação a Manaus e ao Brasil..... 55
- Figura 11 Imagem de um trecho do igarapé utilizado para amostragem, com substrato predominantemente de areia com depósitos de liteira grossa, dossel da floresta ripária cobrindo o canal do riacho quase completamente, largura de 1 a 4 metros e profundidade máxima de um metro. 56
- Figura 12 Variação do tamanho do corpo (LEA, em cm) de indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni* capturados antes (Pre - Julho a Novembro de 2016, n=17), durante (During - Dezembro de 2016 a Março de 2017, n=23) e após a reprodução (Post - Abril a Junho de 2017, n=9) no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e 3º quartil, a mediana é representada pela linha horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos estão marcados pelas linhas horizontais fora da caixa e os *outliers* estão representados como círculos vazios. Letras idênticas indicam ausência de diferença significativa ($p > 0,05$) pelo teste de Tukey. 61
- Figura 13 Distribuição das frequências de (re)capturas por período reprodutivo. O número acima de cada barra representa o número absoluto de indivíduos com aquela frequência de (re)captura. A frequência “1” representa os indivíduos que foram capturados pela primeira vez e não foram mais recapturados 61
- Figura 14 Deslocamento de fêmeas (linha vermelha), machos (linha azul), jovens (linha verde) e todos os indivíduos (linha preta) de *Gymnorhamphychthys rondoni* no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil entre julho de 2016 a junho de 2017..... 63
- Figura 15. Mapa de calor ilustrando a frequência de registros de indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni* por local ao longo do trecho de amostragem (400 metros) no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. a) antes do período reprodutivo (Pre - Julho a Novembro de 2016), b) durante o período reprodutivo (During - Dezembro de 2016 a Março de 2017) e c) após a reprodução (Post - Abril a Junho de 2017). Tons mais escuros indicam maiores frequências de ocorrência de indivíduos..... 64
- Figura 16. Posição dos indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni* (n= 49) ao longo do igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. No eixo x, está representada a extensão de 400 metros do igarapé e no eixo y, representamos os eventos de captura no tempo (julho de 2016 a junho de 2017). As cores representam os períodos reprodutivos (Pre - julho a novembro de 2016, During - dezembro de 2016 a março de 2017, Post - abril a junho de 2017)..... 65

Figura 17. Posição dos indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni* (n= 49) ao longo do igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. No eixo x, está representada a extensão de 400 metros do igarapé e no eixo y, representamos os eventos de captura no tempo (julho de 2016 a junho de 2017). As cores representam cada indivíduo coletado e marcado 66

1 **Introdução geral**

2 Na Ecologia, temos a necessidade de entender processos e mecanismos ecológicos
3 e buscar padrões evolutivos. Entretanto, o conhecimento sobre a biologia básica das
4 espécies ainda é muito restrito. A pouca informação que temos sobre biologia de espécies
5 está relacionada a espécies de interesse econômico (e.g. Favetti et al. 2015, Noakes et al.
6 2018, Piamsomboon et al. 2019) ou conservacionista (e.g. Savit and Bates 2015, de la
7 Torre and Rivero 2019, McLester et al. 2019). Ademais, essas espécies geralmente são
8 de médio ou grande porte, diurnas e habitam ambientes de fácil acesso. Mas se pensarmos
9 em organismos de menor porte, criptobióticos, ou que habitem pequenos igarapés, que
10 nem sempre são de fácil acesso, ou espécies que têm comportamento noturno, cuja
11 observação se restringe a um foco de lanterna, não é de se estranhar que as informações
12 sobre a biologia destas espécies sejam substancialmente mais restritas.

13 Entretanto, em 2006, Zuanon e colaboradores descreveram uma assembleia de
14 peixes psamófilos no igarapé da Dimona, a 40 km aqui de Manaus. Naquela assembleia
15 havia uma espécie em particular, *Gymnorhamphichthys rondoni*, que não alterava seu
16 comportamento na presença dos observadores. Além disso, os igarapés estavam em áreas
17 de floresta prístina e de fácil acesso. Estas características em conjunto, eram bastante
18 favoráveis para a realização de estudos ecológicos e comportamentais sob condições
19 naturais e futuramente em laboratório.

20 *Gymnorhamphichthys rondoni* é uma das 240 espécies de Gymnotiformes que
21 ocorrem em córregos, pequenos canais, lagoas isoladas e no fundo de grandes rios
22 (Ferraris et al. 2017). São conhecidos como sarapós, tuviras ou peixes-elétricos de água
23 doce da região Neotropical. Apresentam tamanho e morfologia bem variados dentre
24 espécies e gêneros, como *Electrophorus*, o poraquê, um peixe elétrico que pode
25 ultrapassar 2 metros (de Santana et al. 2013), enquanto que *Hypopygus* (Nijssen and
26 Isbrucker 1972) medem cerca de 5 cm. Além da variação de tamanho e forma entre os
27 gêneros e espécies, encontramos muitos casos de dimorfismo sexual em Gymnotiformes,
28 como podemos ver em *Apteronotus* (de Santana 2003, de Santana and Cox Fernandes
29 2012), *Brachyhypopomus* (Hopkins et al. 1990, Giora et al. 2008), *Compsaraia* (Albert
30 and Crampton 2008), *Sternarchorhynchus* (de Santana and Vari 2010) e *Sternarchogiton*
31 (Cox Fernandes et al. 2010).

32 Das últimas oito propostas filogenéticas para Gymnotiformes (Triques 1993,
33 Gayet et al. 1994, Mago-Leccia 1994, Alves-Gomes et al. 1995, Albert and Campos-da-
34 Paz 1998, Albert 2001, Albert and Crampton 2005, Tagliacollo et al. 2015), *G. rondoni*

35 aparece como membro da família monofilética Rhamphichthyidae, tendo como grupo
36 irmão Hypopomidae. Estas duas famílias formam a superfamília Rhamphichthyoidea,
37 revisada recentemente por Carvalho (2013). Nesta proposta, *Gymnorhamphichthys*
38 aparece como grupo irmão de *Iracema* + *Rhamphichthys* e este grupo composto por
39 *Gymnorhamphichthys* + *Iracema* + *Rhamphichthys* é grupo irmão de *Steatogenys* +
40 *Hypopygus*. Esta proposta foi corroborada por Tagliacollo et al. (2015).

41 Além disso, Carvalho (2013) fez uma revisão de *Gymnorhamphichthys*, que seria
42 composto por cinco espécies (*G. bogardusi*, *G. britskii*, *G. hypostomus*, *G. rosamariae* e
43 *G. rondoni*) e sinonimiza *G. petiti* com *G. rondoni*. Além disso, o autor mostra a ampla
44 distribuição do gênero nas bacias do continente sulamericano e *G. rondoni* restrito à bacia
45 amazônica.

46 *Gymnorhamphichthys rondoni* tem o focinho alongado e o corpo translúcido. A
47 cavidade abdominal com todos os órgãos do animal está alocada no terço anterior,
48 próximo a cabeça, incluindo os orifícios anal e genital (Ramos 2010). Como todo
49 Gymnotiformes, ele possui órgãos elétricos acompanhando a nadadeira anal e
50 eletrorreceptores pelo corpo, com maior concentração na cabeça (Crampton e Albert
51 2006).

52 Temos pouca informação sobre a biologia desta espécie. No estudo de Lissmann
53 & Schwassmann (1965), que inicialmente identificaram a espécie como *G. hypostomus*,
54 os autores relatam que estes peixes ficam enterrados em substrato arenoso durante o dia
55 e emergem após o pôr-do-sol. Além disso, os autores mostraram que a frequência da
56 descarga do órgão elétrico é diferente quando ele está enterrado (em repouso) e emerso
57 (em atividade).

58 Schwassmann (1976) analisa a taxonomia de *G. hypostomus* e descreve o
59 comportamento e ecologia de espécies do gênero *Gymnorhamphichthys*. Ele descreve que
60 indivíduos de *Gymnorhamphichthys* são encontrados em riachos sombreados com fundo
61 de areia, com águas pobres em minerais, pH e condutividade baixos. Descreve como
62 indivíduos desta espécie se enterram, mas afirma que é muito difícil determinar qual a
63 profundidade exata que os peixes estão enterrados. Além disso, o autor descreve que viu
64 um agrupamento de 40 indivíduos, predominantemente jovens, e acompanhou este
65 agrupamento depois de uma chuva torrencial.

66 Zuanon et al. (2006) descreveram o comportamento de forrageamento alimentar
67 no período noturno e a dieta de *G. rondoni*, que assim como Tesk et al. (2014) e Soares

68 et al. (2017) afirmam que *G. rondoni* se alimenta predominantemente de larvas aquáticas
69 de insetos.

70 Portanto, até o início desta tese, sabíamos que *G. rondoni* é uma espécie que pode
71 ser encontrada em igarapés de fundo de areia. Sabíamos que ele fica enterrado na areia
72 durante o dia e à noite está ativa, forrageando em busca de larvas de insetos. Além disso,
73 modula a descarga do órgão elétrico quando está enterrado e emerso. Mesmo assim, eram
74 informações temporal e espacialmente restritas, sem acompanhamento de indivíduos por
75 longos períodos. Nós não sabíamos como era a reprodução desta espécie, se existem
76 diferenças morfológicas e comportamentais entre machos e fêmeas, qual o tipo de desova,
77 como os indivíduos utilizam o ambiente, a densidade populacional dessa espécie nos
78 igarapés, como são as relações entre os indivíduos. Estas informações são fundamentais
79 se pretendemos utilizar esta espécie em estudos ecológicos e comportamentais sob
80 condições naturais e em laboratório.

81 Mas por que estudar *G. rondoni*, mesmo sabendo que temos tão pouca informação
82 sobre ele?

- 83 1. A espécie ocorre em ambientes preservados e de acesso relativamente
84 fácil.
- 85 2. Estão presentes em igarapés de águas transparentes e com baixa
86 profundidade, o que permite a realização de observações diretas.
- 87 3. Aparentemente são filopátricos ou fiéis ao sítio de repouso. Existem
88 informações pontuais de inventários de ictiofauna onde esta espécie é
89 encontrada em igarapés com fundo arenoso.
- 90 4. Emitem campo elétrico e podem ser detectados por aparelhos eletrônicos,
91 o que permite registrar a sua posição e reduz a detecção imperfeita, um
92 problema em estudos de ecologia de população.
- 93 5. Podem ser marcados individualmente com uso de elastômeros e marcas
94 eletrônicas do tipo *pit tag*.

95

96 Diante da carência de informações sobre a espécie e considerando as diversas
97 características favoráveis à realização de observações em campo, a presente Tese
98 apresenta informações inéditas sobre aspectos da biologia reprodutiva, dimorfismo
99 sexual, uso de habitat e comportamento de *G. rondoni*, obtidas por meio de observações
100 comportamentais e coleta de dados no ambiente natural da espécie em uma área de
101 floresta de terra firme prístina ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil. Com essas

102 informações, pretendemos contribuir para um melhor entendimento da ecologia de peixes
 103 de riachos amazônicos e avançar no conhecimento de aspectos importantes da história de
 104 vida dos peixes elétricos Gymnotiformes na Amazônia.

105

106 **Referências**

107 Albert JA, Campos-da-Paz R (1998) Phylogenetics systematics of Gymnotiformes with
 108 diagnoses of 58 clades: a review of available data: In Malabarba LR, Reix RE, Vari
 109 RP, Lucena ZM, Lucena CA (Eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical*
 110 *Fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS 419-449.

111 Albert JA, Crampton WGR (2009) A new species of electric knifefish, genus
 112 *Compsaraia* (Gymnotiformes: Apterontidae) from the Amazon River, with extreme
 113 sexual dimorphism in snout and jaw length. *Systematics and Biodiversity*, 7: 81-92.
 114 doi:10.1017/S1477200008002934.

115 Albert JS (2001) Species Diversity and Phylogenetic Systematics of American
 116 Knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscellaneous Publications*, Museum of
 117 Zoology, University of Michigan, 190: 1-127.

118 Albert JS and Crampton WGR (2005) Diversity and phylogeny of Neotropical
 119 electricfishes (Gymnotiformes). In: Bullock TH, Hopkins CD, Popper NA, Fay RR,
 120 (eds.) *Electroreception*. New York, Springer Handbook of Auditory Research, p.
 121 360–409.

122 Alves-Gomes JA, Ortí G, Haygood M, Heiligenberg W, Meyer A (1995) Phylogenetic
 123 analysis of the South American electric fishes (order Gymnotiformes) and the
 124 evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology,
 125 electrophysiology, and mitochondrial sequence data. *Molecular Biology and*
 126 *Evolution* 12 (2): 298-318.

127 Carvalho TP (2013) Systematics and Evolution of the toothless knifefishes
 128 Rhamphichthyoidea Mago-Leccia (Actinopterygii: Gymnotiformes): Diversification
 129 in South American Freshwaters. *Dissertation*. University of Louisiana at Lafayette.

130 Cox Fernandes C, Smith GT, Podos J, Nogueira A, Inoue L, Akama A, Ho WW, Alves-
 131 Gomes J (2010) Hormonal and behavioral correlates of morphological variation in an
 132 Amazonian electric fish (*Sternarchogiton nattereri*: Apterontidae). *Hormones and*
 133 *Behavior*, 58: 660-668. doi:10.1016/j.yhbeh.2010.06.006

134 Crampton WGR, Albert JS (2006) Evolution of electric signal diversity in gymnotiform
 135 fishes. Phylogenetic systematics, ecology and biogeography. In: Ladich F, Collin SP,

- 136 Moller P, Kapoor BG (eds.). *Communication in Fishes*. Enfield, Science Publishers
137 Inc p. 647-696.
- 138 de la Torre JA, Rivero M (2019) Insights of the Movements of the Jaguar in the Tropical
139 Forests of Southern Mexico. In: Reyna-Hurtado R., Chapman C. (eds) *Movement
140 Ecology of Neotropical Forest Mammals*. Springer, Cham. pp 217-241. doi:
141 https://doi.org/10.1007/978-3-030-03463-4_13
- 142 de Santana CD (2003) *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes:
143 Apteronotidae), a sexually dimorphic black ghost knifefish from the Pantanal,
144 Western Brazil, with a note on the monophyly of the *A. albifrons* species complex.
145 *Zootaxa*, 252: 1-11.
- 146 de Santana CD, Cox Fernandes C (2012) A new species of sexually dimorphic electric
147 knifefish from the Amazon Basin, Brazil (Gymnotiformes: Apteronotidae) *Copeia*, 2:
148 283-292. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CI-11-060>
- 149 de Santana CD, Vari RP (2010) Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus*
150 (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies.
151 *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159: 223–371.
- 152 de Santana CD, Vari RP, Wosiacki WB (2013) The untold story of the caudal skeleton in
153 the electric eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: *Electrophorus*). *PlosOne* 8(7): e68719
154 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068719>
- 155 Favetti BM, Butnariu AR, Foerster LA (2015) Biology and reproductive capacity of
156 *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera, Noctuidae) in different soybean cultivars.
157 *Revista Brasileira de Entomologia* 59(2): 89-95 doi:
158 <http://dx.doi.org/10.1016/j.rbe.2015.03.002>
- 159 Ferraris CJ, de Santana CD, Vari RV (2017) Checklist of Gymnotiformes
160 (Osteichthyes: Ostariophysi) and catalogue of primary. *Neotropical Ichthyology* 15(1):
161 e160067. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160067>
- 162 Gayet M, Meunier FJ, Kirschbaum F (1994) *Ellisella kirschbaumi* Gayet & Meunier,
163 1991, Gymnotiforme fossile de bolivie et ses relations phylogénétiques au sein des
164 formes actuelles. *Cybium* 18 (3): 273-306.
- 165 Giora J, Malabarba LR, Crampton W (2008) *Brachyhypopomus draco*, a new sexually
166 dimorphic species of Neotropical electric fish from southern South America
167 (Gymnotiformes: Hypopomidae) *Neotropical Ichthyology*, 6: 159-168.

- 168 Hopkins CD, Confort NC, Bastian J, Bass AH (1990) Functional analysis of sexual
169 dimorphism in an electric fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, Order Gymnotiformes.
170 *Brain, Behavior and Evolution*, 35: 350-367.
- 171 Lissmann HW; Schwassmann HO (1965) Activity rhythm of an electric fish
172 *Gymnorhamphichthys hypostomus*, Ellis. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*
173 51: 153-171.
- 174 Mago-Leccia F (1994) Electric Fishes of the Continental Waters of America, Caracas,
175 Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.
- 176 McLester E, Sweeney K, Stewart FA, Piel AK (2019) Leopard (*Panthera pardus*) predation
177 on a red-tailed monkey (*Cercopithecus ascanius*) in the Issa Valley, western Tanzania.
178 *Primates* 60: 15-19. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0700-9>
- 179 Nijssen H, Isbrucker IJH (1972) On *Hypopygus lepturus*, a little known dwarf gymnotoid
180 fish from South America (Pisces, Cypriniformes, Gymnotoidei). *Zool Medede* 47 (13):
181 160-176.
- 182 Noakes DE, Parkinson TJ, England GCW (2018) *Veterinary Reproduction and Obstetrics*.
183 Elsevier Health Sciences 848 pp.
- 184 Piamsomboon P, Mehl N S, Sirivaidyapong S, Wongtavatchai, J (2019) Assisted
185 reproduction in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*: Milt preservation, spawning
186 induction and artificial fertilization. *Aquaculture* 507: 139-143. doi:
187 <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2019.04.019>
- 188 Ramos CS (2010) Revisão taxonômica de *Gymnorhamphichthys* (Gymnotiformes,
189 Rhamphichthyidae) com descrição de duas novas espécies. *Dissertation*. Museu
190 Paraense Emílio Goeldi / Universidade Federal do Pará.
- 191 Savit AZ, Bates JM (2015) Right around the Amazon: the origin of the circum-Amazonian
192 distribution in *Tangara cayana*. *Folia Zoologica*, 64(3):273-283. doi:
193 <https://doi.org/10.25225/fozo.v64.i3.a8.2015>
- 194 Schwassmann HO (1976) Ecology and taxonomic status of different geographic
195 populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis (Pisces, Cypriniformes,
196 Gymnotoidei). *Biotropica* 8(1): 25-40. <https://doi.org/10.2307/2387817>
- 197 Soares BS, Rosa DCO, Silva NCS, Albrecht MP, Caramaschi E (2017) Resource use by
198 two electric fishes (Gymnotiformes) of the National Forest Sracá-Taquera,
199 Oriximiná, Pará. *Neotropical Ichthyology* 15 (2): ee160144.
200 <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160144>

- 201 Tagliacollo VA, Bernt MJ, Craig JM, Oliveira C, Albert JS (2015) Model-based total
202 evidence phylogeny of Neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes).
203 *Molecular Phylogenetics and Evolution* 95: 20-33.
204 <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.007>
- 205 Tesk A, Matos LS, Pasiroto, DC, Cabeceira FG, Carvalho LN (2014) Diet of the
206 knifefish *Gymnorhamphichthys petiti* Géry & Vu-Tân-Tuê, 1964
207 (Rhamphichthyidae) in streams of Teles Pires river basin, Southern Amazon.
208 *Bioscience Journal* 30 (5): 1573-1577.
- 209 Triques ML (1993) Filogenia dos gêneros de Gymnotiformes (Actinopterygii,
210 Ostariophysi), com base em caracteres esqueléticos. *Comunicados Museu Ciências*.
211 PURCS, Série Zoologia 6: 85-130.
- 212 Zuanon JAS, Bockmann FA, Sazima I (2006) A remarkable sand-dwelling fish assemblage
213 from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South
214 American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology* 4(1):107-118.
215

216 **Objetivos**

217 **Objetivo geral**

218 Descrever a biologia e uso de habitat por *Gymnorhamphichthys rondoni*
219 (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)

220

221 **Objetivos específicos**

222 - Estudar aspectos reprodutivos de uma população de *G. rondoni* em um igarapé
223 da Amazônia Central.

224 - Avaliar a ocorrência de dimorfismo sexual em *Gymnorhamphichthys rondoni*.

225 - Avaliar como uma população de *Gymnorhamphichthys rondoni* utiliza o habitat
226 ao longo de um ciclo sazonal em um igarapé na Amazônia Central.

227

228

229 **Organização da Tese**

230 Esta tese está composta por três capítulos, referentes a cada um dos objetivos
231 específicos e formatados como artigos científicos. No Capítulo 1, descrevemos a biologia
232 reprodutiva de *Gymnorhamphichthys rondoni*, incluindo o desenvolvimento gonadal e
233 sua relação com fatores abióticos, época de recrutamento, tamanho de primeira maturação
234 gonadal, tipo da desova e fecundidade. No Capítulo 2, descrevemos um caso de
235 dimorfismo sexual em Rhamphichthyidae (*Rhamphichthys* + *Gymnorhamphichthys* +
236 *Iracema*; Rhamphichthyinae sensu Carvalho 2013). No Capítulo 3, descrevemos como
237 uma população de *G. rondoni* utiliza o habitat ao longo de um ciclo sazonal completo em
238 um trecho de igarapé na Amazônia central, utilizando dados de marcação e recaptura de
239 indivíduos. Finalizamos com uma síntese dos principais resultados e considerações gerais
240 sobre o tema da Tese.

241

Capítulo 1

Garcia EQ, Zuanon J. Biologia reprodutiva do sarapó *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) em um igarapé da Amazônia Central. Manuscrito em preparação para *Environmental Biology of Fishes*.

Título: Biologia reprodutiva de *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) em um igarapé da Amazônia Central

Elisa Q. Garcia 1*

Jansen Zuanon 2

1- Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, 69080-971, Brazil ORCID NUMBER: 0000-0003-2393-8870,

2-Coordenação de Biodiversidade – COBIO, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, 69067-375, Brazil, ORCID NUMBER: 0000-0001-8354-2750

*-elisaqga@gmail.com, +55 (34) 3823-5679, +55 (34) 99263-0098, autora para correspondência

Palavras-chaves: Migração, Peixe-elétrico, Reprodução, Semelparidade

Biologia reprodutiva do sarapó *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) em um igarapé da Amazônia Central

Resumo

O estudo da biologia reprodutiva de uma espécie ajuda no conhecimento funcional do organismo, da população e do sistema ecológico onde ela está inserida. *Gymnorhamphichthys rondoni* é uma espécie de peixe elétrico que apresenta características muito favoráveis para estudos comportamentais em campo e laboratório, entretanto, temos pouca informação sobre sua biologia básica. O objetivo deste artigo foi estudar aspectos reprodutivos de uma população de *G. rondoni* em um igarapé inserido em uma área de floresta de terra firme prístina da Amazônia Central brasileira. Entre agosto de 2016 e julho de 2017 percorremos mensalmente um trecho de aproximadamente 100 metros de extensão em busca de indivíduos de *G. rondoni*. Utilizamos um detector de peixes elétricos e redes de mão para localizar e coletar indivíduos em repouso enterrados no substrato arenoso. Variáveis ambientais também foram registradas (oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, sólidos totais em suspensão e temperatura da água) para caracterizar as condições do riacho ao longo de um ciclo sazonal completo. Entre 5 e 10 indivíduos foram coletados mensalmente, eutanasiados com solução de Eugenol e preservados em formalina para posterior análise. Em laboratório, os exemplares foram medidos, pesados e tiveram a cavidade abdominal aberta para verificação do sexo e inspeção do estado de maturação das gônadas. Foi calculado o comprimento médio de primeira maturação gonadal (L_{50}) para fêmeas e machos, fecundidade, tipo de desova e desenvolvimento gonadal. Durante as 12 expedições mensais, coletamos um total de 71 exemplares (36 fêmeas adultas, 9 machos adultos e 26 jovens). Nossos resultados mostraram que a desova ocorre na primeira metade do período chuvoso e está associada positivamente com o aumento da condutividade elétrica da água e a quantidade de sólidos em suspensão, e negativamente com o teor de oxigênio dissolvido. Os ovócitos são proporcionalmente grandes e pouco numerosos e a desova é do tipo sincrônica em dois grupos. Encontramos indivíduos jovens concentrados em áreas muito pequenas, o que pode indicar alguma forma de agregação motivada pelas características do ambiente e/ou comportamento gregário; o que coincidiu com o aparente desaparecimento dos adultos naquele trecho. Três alternativas são discutidas para explicar o aparente desaparecimento dos adultos na área de estudo: esgotamento da população local em decorrência da retirada de indivíduos, migração para outros trechos do igarapé, ou semelparidade.

1 **Introdução**

2 Entender os processos relacionados à reprodução implica investigar os fatores que
3 afetam a garantia da sobrevivência de uma espécie ao longo do tempo ecológico. Portanto,
4 o estudo da biologia reprodutiva ajuda no conhecimento funcional sobre o organismo, a
5 população a que ele pertence e ao sistema onde ele está inserido (Vazzoler 1996).

6 A reprodução em peixes é controlada não só por aspectos endógenos, mas também
7 por aspectos exógenos que incluem características ambientais que variam sazonalmente
8 e com o tipo de ambiente. Assim, as espécies de peixes precisam de condições ambientais
9 particulares durante o período reprodutivo para garantir o crescimento e sobrevivência
10 dos indivíduos de uma nova geração (Vazzoler 1996).

11 A maioria das espécies de peixes se reproduz por meio de ovócitos depositados
12 no ambiente e que são fecundados pelos machos, podendo haver corte e cuidado parental.
13 Os aspectos endógenos que influencia a reprodução são determinados pelo metabolismo
14 e os exógenos por características ambientais, que são geralmente sazonais e variam com
15 o tipo de ambiente.

16 Entre os peixes elétricos neotropicais da ordem dos Gymnotiformes, a corte é
17 realizada através de manifestações locomotoras (Hopkins 1974, Kirschbaum 1979,
18 Moller 1995) e/ou elétricas (Hopkins 1974, Kawasaki and Heiligenberg 1989, Curtis and
19 Stoddard 2003, Nogueira 2006). Os ciclos reprodutivos de espécies de Gymnotiformes
20 têm sido relacionados a aspectos ambientais envolvidos na mudança entre as estações
21 chuvosa e seca, e a reprodução ocorre quando há aumento da precipitação que determina
22 níveis de água elevados e baixa condutividade da água (Hopkins 1974, Kirschbaum and
23 Schugard 2002). Para outras espécies, o período reprodutivo está relacionado ao aumento
24 da temperatura (Quintana et al. 2004, Schaan et al. 2009), ao fotoperíodo (Giora and
25 Fialho 2009) ou a esses dois fatores simultaneamente (Silva et al. 2002, Cognato and
26 Fialho 2006). Entretanto, os hábitos noturnos e criptobióticos da maioria das espécies de
27 Gymnotiformes dificultam muito a compreensão do comportamento reprodutivo desses
28 peixes, o que pode ser também complicado pela dificuldade de acesso aos habitats desses
29 peixes.

30 *Gymnorhamphichthys rondoni* é uma espécie de Gymnotiformes de pequeno porte
31 que apresenta um elevado potencial para estudos comportamentais em campo e
32 laboratório, entretanto, temos pouca informação sobre sua biologia em condições
33 naturais. Sabemos que ocorrem em igarapés com fundo de areia, ficam enterrados no
34 substrato durante o dia e emergem à noite para forragear, interagir socialmente e se

35 reproduzir (Schwassmann 1976, Zuanon et al. 2006). O fato de habitar igarapés rasos e
36 de pequenas dimensões, bem como o hábito de repousar enterrado no substrato durante o
37 dia constituem características bastante favoráveis para a realização de estudos sob
38 condições naturais. Entre as informações disponíveis sobre a biologia da espécie, sabe-se
39 que se alimentam predominantemente de larvas de insetos aquáticos (Carvalho 2008,
40 Tesk et al. 2014, Soares et al. 2017), e que são parasitados por *Henneguya rondoni*
41 (Azevedo et al. 2008) e *Kabatana rondoni* (Casal et al. 2010). Por outro lado, temos
42 escassas informações sobre sua biologia reprodutiva, pouquíssima informação sobre os
43 fatores ambientais que interferem na sua reprodução, quais suas táticas e estratégias
44 reprodutivas. Portanto, o objetivo deste trabalho foi estudar aspectos reprodutivos de uma
45 população de *G. rondoni* em um igarapé da Amazônia Central. Neste estudo, demos
46 ênfase à proporção de fêmeas e machos na população, ao desenvolvimento gonadal e suas
47 relações com fatores abióticos, época de recrutamento, tamanho da primeira maturação,
48 tipo da desova e fecundidade.

49

50 **Material e métodos**

51

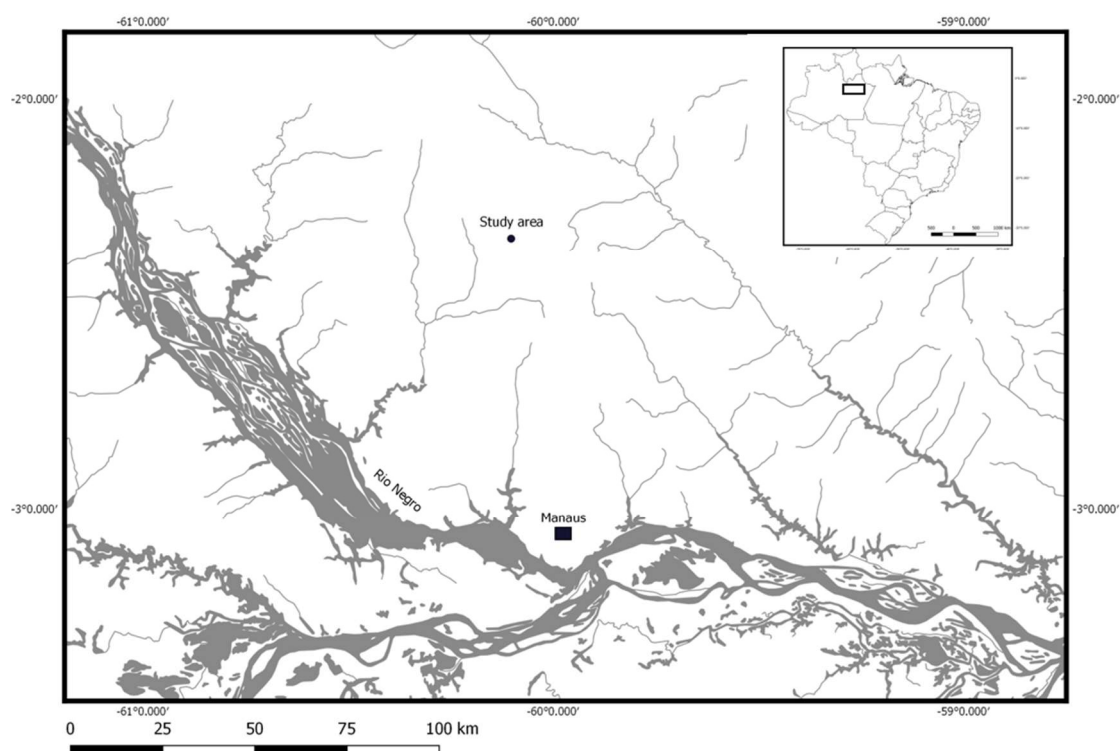
52 **Área de estudo e características ambientais do igarapé estudado**

53 O estudo sobre a biologia reprodutiva de *Gymnorhamphichthys rondoni* foi
54 realizado em um igarapé inserido em uma área de floresta de terra firme prístina contínua
55 na Fazenda Dimona, uma das Áreas de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) associadas
56 ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizada a
57 aproximadamente 80 km ao norte de Manaus. O igarapé de água clara é tributário do Rio
58 Cuieiras na drenagem do Rio Negro, Amazônia Central Brasileira. O trecho estudado
59 (2°21'1,41"S, 60°5'44,31"W) possui substrato predominantemente de areia com depósitos
60 de liteira grossa, dossel da floresta ripária cobrindo o canal do riacho quase completamente,
61 largura de 3 a 5 metros e profundidade máxima de 1,5 metro (Figura 1 e Figura 2).

62 Diferentemente dos grandes rios da Amazônia, os igarapés de terra firme não
63 apresentam pulso de inundação sazonal (Junk et al. 1989). A variação do nível do riacho é
64 controlada predominantemente por chuvas locais, que causam aumento repentino do nível,
65 vazão e entrada de elementos alóctones oriundos da floresta ripária, provocando também
66 perturbações no substrato. Entretanto, após algumas horas ou poucos dias, o nível e a vazão
67 de água retornam às condições anteriores. Essa dinâmica gera um padrão de longo prazo de
68 pulsos pequenos e frequentes no igarapé (Tomasella et al. 2008) que regulam direta e

69 indiretamente as estratégias reprodutivas das assembleias de peixes (Espírito-Santo et al.
70 2013).

71 Informações sobre a pluviosidade acumulada mensal (em milímetros) na área de
72 estudo foram obtidas a partir de dados gerados na mini-estação meteorológica da Fazenda
73 Dimona, sob a Coordenação do PDBFF. Registramos mensalmente os seguintes
74 parâmetros físicos e químicos da água do igarapé no trecho de amostragem: oxigênio
75 dissolvido ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$), potencial hidrogeniônico (pH), condutividade elétrica ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$),
76 sólidos totais em suspensão ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) e temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$) com uso de uma sonda
77 Multiparamétrica YSI 556 MPS (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**). Não
78 registramos a velocidade da correnteza porque nossos equipamentos não eram sensíveis
79 o suficiente para detectar as eventuais variações ao longo dos períodos de amostragem.
80 Contudo, para representar a variação temporal na vazão do riacho calculamos a área
81 transeccional de 41 secções ao longo de um trecho de 400 metros do riacho (divididos em
82 trechos de 10 m de comprimento) no dia imediatamente anterior a cada amostragem. Com
83 essa medida, pudemos acompanhar a variação mensal no nível de água do igarapé,
84 conforme metodologia descrita por Mendonça et al. (2005).



85

86 Figura 1 Localização da área de estudo em relação a Manaus e ao Brasil.



87

88 Figura 2 Imagem de um trecho representativo do igarapé estudado, com substrato predominantemente de
89 areia e depósitos de liteira grossa, e com o dossel da floresta ripária cobrindo o canal quase completamente.

90

91 **Métodos de amostragem**

92 Entre agosto de 2016 e julho de 2017 percorremos mensalmente um trecho de
93 aproximadamente 100 metros de extensão, entre as 8:00h e 10:00h, em busca de indivíduos
94 de *Gymnorhamphichthys rondoni* (total de 12 expedições). Utilizamos um detector de
95 peixes elétricos (e.g., Crampton et al. 2007) e redes de mão para coletar os indivíduos.
96 Como os indivíduos permanecem enterrados no substrato de areia durante o dia (Zuanon et
97 al. 2006), quase todos os indivíduos presentes no trecho podiam ser localizados e
98 capturados. Entretanto, para evitar afetar demasiadamente a população local, apenas 5 a
99 10 indivíduos foram coletados e preservados em cada visita mensal. Além disso, a área de
100 estudo faz parte de uma reserva ambiental e por isso evitamos retirar um número excessivo
101 de indivíduos da população.

102 Durante o estudo, coletamos um total de 71 exemplares de *G. rondoni*. Todos os
103 peixes foram previamente eutanasiados com solução de Eugenol, fixados em solução de
104 formalina a 10% e posteriormente mantidos em solução de etanol a 70%. Em laboratório
105 os exemplares foram medidos (comprimento do focinho até o final da nadadeira anal -

106 LEA, em mm), pesados (g) e tiveram a cavidade abdominal aberta para identificação do
107 sexo e inspeção do estado de maturação das gônadas, conforme a escala proposta por
108 Brown-Peterson et al. (2011). Todos os procedimentos deste estudo envolvendo animais
109 estavam de acordo e foram devidamente aprovados pelo Comitê de Ética em Uso Animal
110 (CEUA / INPA, protocolo nº 022/2016).

111

112 **Primeira maturação gonadal (L_{50})**

113 O comprimento médio de ocorrência da primeira maturação gonadal (L_{50})
114 corresponde àquele com o qual 50% dos indivíduos iniciam seu ciclo reprodutivo, ou seja,
115 passam da fase jovem para a fase adulta (Vazzoler 1996). Para as fêmeas, foi possível
116 calcular o L_{50} e obter as frequências de jovens e adultos por classes de comprimento
117 (LEA) para o período total de amostragem. Estabelecemos as classes de comprimento
118 usando a regra de Sturges (1926). Em função do baixo número de exemplares machos,
119 utilizamos como estimativa do tamanho de primeira maturação gonadal o comprimento
120 do menor macho adulto (com as gônadas maduras) capturado no trecho de igarapé
121 amostrado.

122

123 **Abundância e recrutamento**

124 Para caracterizar a população, plotamos a abundância absoluta de fêmeas, machos
125 e jovens encontrados na área de estudo durante as 12 expedições mensais, juntamente com
126 os dados de pluviosidade acumulada mensal. Assumimos como período de recrutamento
127 os meses nos quais encontramos jovens (i.e. indivíduos com tamanho inferior ao L_{50}). Para
128 isso, utilizamos como referência o valor de L_{50} das fêmeas, que é menor do que o dos
129 machos.

130

131 **Fecundidade e tipo de desova**

132 Em laboratório, após obter o peso dos exemplares preservados, dissecamos a
133 cavidade visceral dos peixes e pesamos separadamente o corpo eviscerado e as gônadas.
134 Caracterizamos macroscopicamente o estágio de maturação gonadal de machos e fêmeas
135 usando a escala proposta por Brown-Peterson et al. (2011): (Immature, Developing,
136 Spawning capable, Regressing, Regenerating). Gônadas femininas foram pesadas em
137 balança de precisão (0,001g) para posterior cálculo de índice gonadosomático (GSI), que
138 representa o peso proporcional da gônada em relação ao peso total do peixe. Para
139 corroborar a caracterização macroscópica de estádios de maturação gonadal, gônadas

140 masculinas e femininas representativas dos diferentes estádios de maturação foram
141 preparadas para análise histológica seguindo técnicas histológicas padrão (Oliveira and
142 Queiroz 2017). As gônadas foram desidratadas com soluções crescentes de álcool etílico
143 (70 a 100%), diafanizadas em xilol, emblocadas em parafina e posteriormente cortadas
144 com micrótomo em fatias de 5 μ m de espessura. Após isso, as lâminas foram montadas e
145 as amostras coradas com hematoxilina-eosina.

146 Para estimar a fecundidade das fêmeas, analisamos somente os exemplares com
147 ovários maduros (n=9), encontrados em fêmeas classificadas como “Spawning capable”
148 (cf. Brown-Peterson et al. 2011, **Erro! Fonte de referência não encontrada.**). As
149 gônadas foram imersas em uma solução de água sanitária (Hipoclorito de sódio 2,0-2,5%,
150 Hidróxido de sódio e água) para total dissociação dos ovócitos. Após a dissociação,
151 colocamos os ovócitos em papel toalha para extrair o excesso da solução de água sanitária
152 e os transferimos para uma solução de álcool etílico a 70% (Cardoso 2012).
153 Representamos a fecundidade pelo número total de ovócitos vitelogênicos presentes nos
154 ovários de cada fêmea.

155 Retiramos um ovário de cada uma das fêmeas classificadas como “Spawning
156 capable” (n=9) e mensuramos o maior diâmetro de cada ovócito, para determinar o tipo
157 de desova de *G. rondoni* (cf. Vazzoler 1996). Determinamos o tipo de desova através das
158 distribuições de frequência de diâmetros dos ovócitos.

159

160 **Desenvolvimento gonadal**

161 Para determinar o período em que os indivíduos estavam sexualmente ativos,
162 calculamos o índice gonadossomático (GSI) mensal das fêmeas e o comparamos usando
163 o teste estatístico não-paramétrico Kruskal Wallis, seguido pelo teste de Dunn (com
164 correção de Bonferroni). As informações sobre a variação mensal dos valores médios de
165 GSI foram complementadas pelos dados de frequência relativa mensal dos estádios de
166 maturação gonadal.

167

168 **Desenvolvimento gonadal e fatores abióticos**

169 Para avaliar se o período reprodutivo de *G. rondoni* foi determinado por fatores
170 abióticos (oxigênio dissolvido, potencial hidrogeniônico, condutividade elétrica, sólidos
171 totais em suspensão, temperatura da água e pluviosidade mensal acumulada) inicialmente
172 elaboramos um correlograma de Spearman entre as variáveis. A variação mensal nos
173 valores de GSI também foi comparada com os valores correspondentes de área

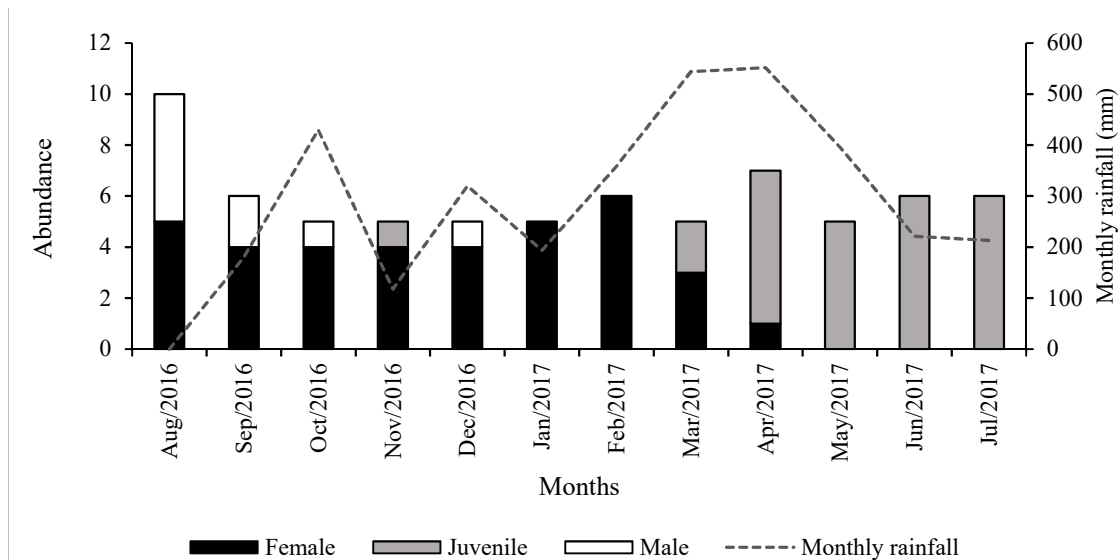
174 transeccional do igarapé, como forma de verificar o efeito da dinâmica de inundação
175 sobre o período reprodutivo de *G. rondoni*.

176

177 **Resultados**

178 **Abundância e recrutamento**

179 Durante as 12 expedições mensais, coletamos 36 fêmeas adultas, nove machos
180 adultos e 26 jovens de *G. rondoni*. Encontramos indivíduos adultos entre agosto de 2016
181 e abril de 2017. Fêmeas ocorreram em todos esses meses, enquanto que, machos somente
182 nos meses de agosto, setembro, outubro e dezembro de 2016, que correspondem ao final
183 do período de estiagem e início das chuvas na região. Em novembro de 2016 e entre
184 março a julho de 2017 (período chuvoso), encontramos indivíduos jovens (Figura 3), em
185 algumas ocasiões agrupados (um grupo de 10 indivíduos em abril de 2017 e outros dois
186 grupos de 10 e 12 indivíduos em julho de 2017). Esses agrupamentos de indivíduos jovens
187 foram encontrados em uma área muito pequena, de aproximadamente dois metros
188 quadrados. No mês de abril, registramos uma fêmea adulta e 10 jovens medindo entre 60
189 e 100 mm (LEA) nesse local, quando a fêmea e cinco destes jovens foram coletados e
190 preservados para estudo. No mês seguinte (maio) registramos nove indivíduos jovens (50
191 – 120 mm LEA) naquela área, dos quais removemos cinco. Em junho registramos sete
192 indivíduos jovens (40 - 100 mm LEA) e removemos seis. Finalmente, em julho de 2017
193 registramos seis indivíduos jovens (80 - 100 mm LEA) agrupados na mesma área, os
194 quais foram coletados. Além dessa área, encontramos mais dois outros locais (menores
195 que 1 metro quadrado) com 10 e 12 jovens agrupados (LEA<70 mm) em julho de 2017,
196 esses indivíduos não foram coletados. Não foram registrados indivíduos adultos de *G.*
197 *rondoni* no trecho de igarapé estudado após abril de 2017.



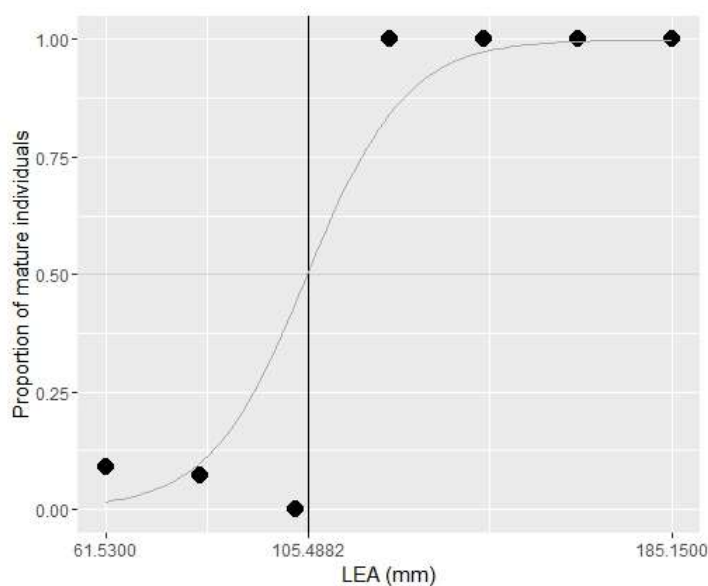
198

199 Figura 3 Número de fêmeas adultas (n=36), machos adultos (n=9) e jovens (n=26) de *Gymnorhamphichthys*
 200 *rondoni* capturados no igarapé estudado na Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de 2016 a julho
 201 de 2017.

202

203 Primeira maturação gonadal (L₅₀)

204 O comprimento médio de primeira maturação gonadal das fêmeas foi de 105,5
 205 mm (Figura 4). O menor macho maduro mediu 117,3 mm LEA, o que corresponde a um
 206 tamanho de primeira maturação aproximadamente 10% maior que o das fêmeas.



207

208 Figura 4 Tamanho de primeira maturação gonadal de fêmeas de *Gymnorhamphichthys rondoni* capturadas
 209 no igarapé estudado na Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, entre agosto de 2016 e julho de 2017.

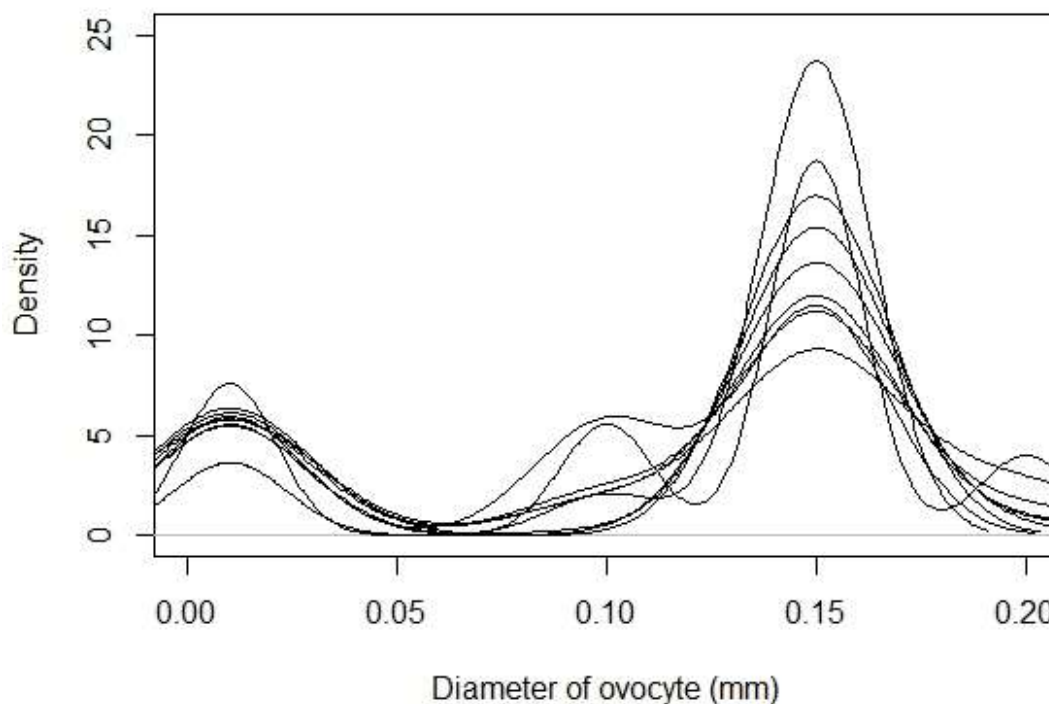
210

211

212

213 **Fecundidade e tipo de desova**

214 A fecundidade total média das fêmeas de *G. rondoni* foi estimada em 254,4
 215 ovócitos ($DP = \pm 15,3$; mín = 242; máx = 283). O diâmetro dos ovócitos variou entre 0,01
 216 a 2 mm e encontramos dois grupos modais para a distribuição de frequência dos diâmetros
 217 dos ovócitos (Figura 5).



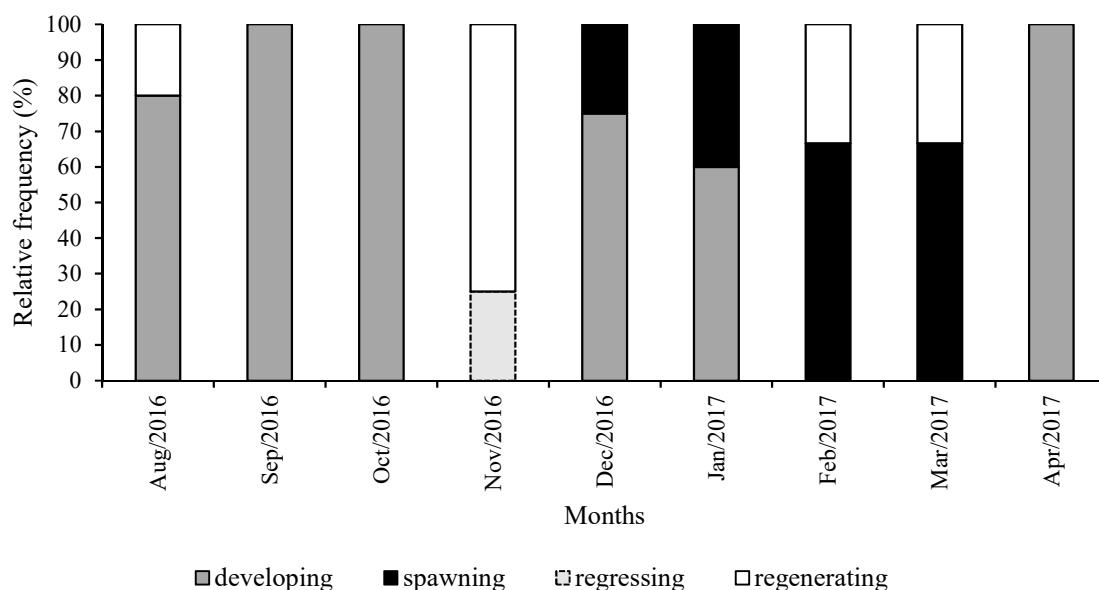
218

219 Figura 5 Curvas ajustadas da frequência relativa (Density) de ovócitos por classe de diâmetro para cada
 220 fêmea classificada na categoria “Spawning capable” de Brown-Peterson et al. (2011) (n=9). A primeira
 221 moda (0,01 mm) representa o lote de reserva e a segunda moda (0,15 mm) representa o lote desovante.

222

223 **Desenvolvimento gonadal**

224 Encontramos fêmeas nos estágios de maturação “Developing”, “Spawning
 225 capable”, “Regressing” e “Regenerating” (Figura 6). Todos os estágios de maturação
 226 foram validados através de análises histológicas. Fêmeas prontas para a desova foram
 227 observadas entre dezembro de 2016 e maio de 2017, que corresponde ao período chuvoso.

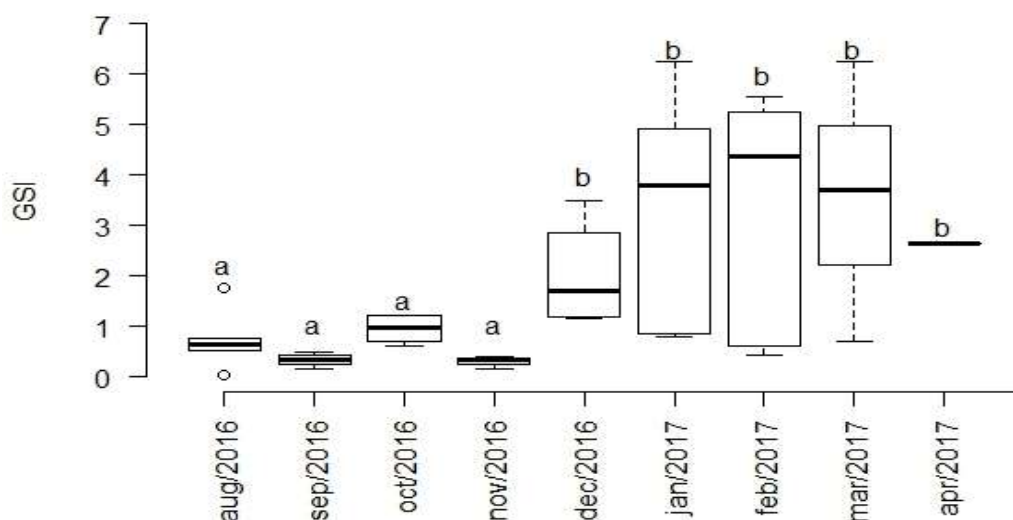


228

229 Figura 6 Frequência relativa de fêmeas de *Gymnorhamphichthys rondoni* por classe de desenvolvimento
 230 gonadal (n=36) capturadas no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de 2016 a julho de
 231 2017. Classes de maturação segundo Brown-Peterson *et al.* (2011).

232

233 O índice gonadossômico das fêmeas coletadas variou durante o ano (Kruskal-
 234 Wallis: $H = 21,382$; g.l. = 8; $P < 0,0001$). Entre os meses de dezembro de 2016 e março
 235 de 2017, que corresponde aos primeiros meses de chuva mais intensa na região, houve
 236 um incremento na variação do índice gonadossômico das fêmeas (Figura 7).



237

238 Figura 7 Variação mensal do índice gonadossômico (GSI) de fêmeas adultas (n=36) de
 239 *Gymnorhamphichthys rondoni* capturadas no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil, de agosto de
 240 2016 a julho de 2017. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e 3º quartil, a mediana é representada como a
 241 linha horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos estão plotados nas linhas horizontais fora da
 242 caixa e os outliers estão representados como círculos vazios. Caixas acompanhadas de mesma letra não
 243 diferem entre si pelo teste de Dunn.

244

245

246

Desenvolvimento gonadal e fatores abióticos

247

248

249

250

251

252

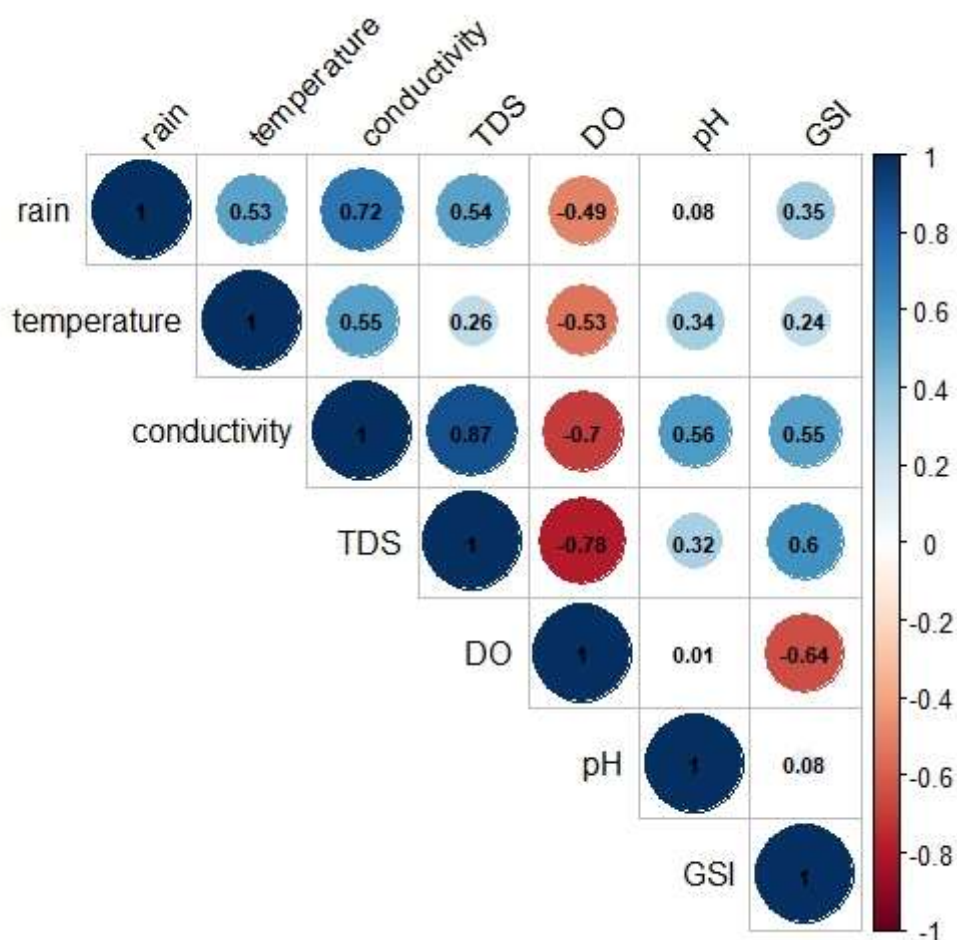
253

254

255

256

Analizamos seis fatores abióticos: oxigênio dissolvido, potencial hidrogeniônico, condutividade elétrica, sólidos totais em suspensão, precipitação acumulada mensal e temperatura da água (**Erro! Fonte de referência não encontrada.**) e os correlacionamos com os valores de índice gonadossomático (GSI) das fêmeas de *G. rondoni*. Verificamos que a maioria dos fatores abióticos estão correlacionados entre si e com os valores de GSI (Figura 8). Houve correlações positivas e fortes ($r > 0,5$) entre os valores de GSI e condutividade elétrica e sólidos totais em suspensão, e correlações positivas fracas com a temperatura da água e a precipitação acumulada mensal. Houve correlação negativa com o teor de oxigênio dissolvido, e não houve correlação significativa entre o GSI e os valores de pH da água.



257

258

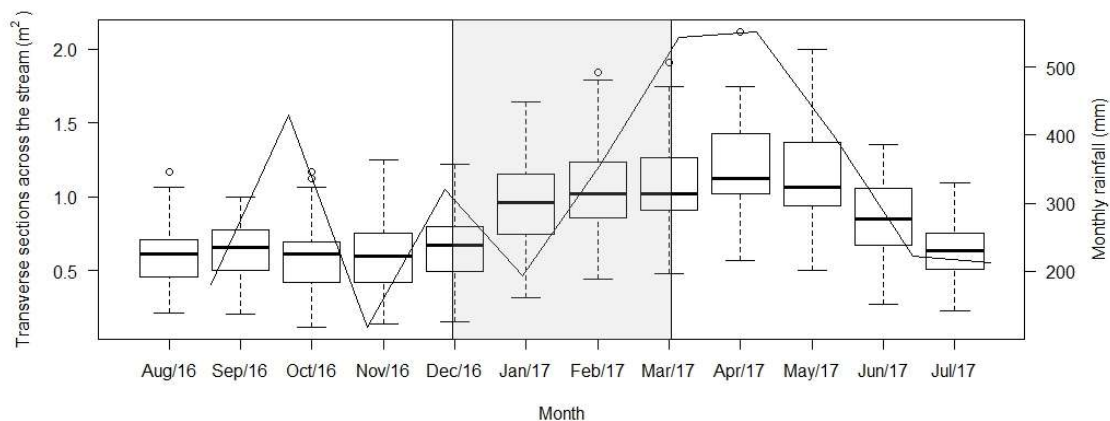
259

260

Figura 8 Correlograma dos fatores abióticos {precipitação acumulada mensal (rain), temperatura da água, condutividade elétrica, sólidos totais em suspensão (TDS), oxigênio dissolvido (DO), potencial hidrogeniônico (pH)} e do índice gonadossomático das fêmeas (GSI) de *Gymnorhamphichthys rondoni*.

261

262 O período reprodutivo de *G. rondoni* coincidiu com um incremento forte e
 263 contínuo na precipitação mensal acumulada na área de estudo e no conseqüente aumento
 264 da área transeccional média do igarapé, que correspondem à primeira metade do período
 265 chuvoso na região (Figura 9).



266

267 Figura 9 Relação entre a variação mensal na área transeccional média do igarapé (m^2) e precipitação
 268 acumulada mensal (linha) entre agosto de 2016 e julho de 2017. O período reprodutivo de
 269 *Gymnorhamphichthys rondoni* é evidenciado pelo retângulo cinza. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e
 270 3º quartil, a mediana é representada como a linha horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos
 271 estão plotados nas linhas horizontais fora da caixa e os outliers estão representados como círculos vazios.

272

273 **Discussão**

274 Nossos resultados mostraram que a população de *Gymnorhamphichthys rondoni*
 275 no igarapé estudado na Fazenda Dimona desova principalmente na primeira metade do
 276 período chuvoso e está associada positivamente com o aumento da condutividade elétrica
 277 da água e na quantidade de sólidos em suspensão e negativamente com o teor de oxigênio
 278 dissolvido. Os ovócitos são proporcionalmente grandes e pouco numerosos e a desova é
 279 do tipo sincrônica em dois grupos. Encontramos indivíduos jovens (menores que 100 mm
 280 LEA) concentrados em áreas muito pequenas ($\sim 2,0 m^2$), o que pode indicar alguma forma
 281 de agregação motivada pelas características do ambiente e/ou gregarismo; o que coincidiu
 282 com o aparente desaparecimento dos adultos naquele trecho. Este conjunto de evidências
 283 aponta para uma possível “semelparidade funcional” da espécie em igarapés, o que será
 284 discutido em mais detalhes adiante.

285 O período reprodutivo de *G. rondoni* no igarapé estudado coincide com os
 286 primeiros meses de chuvas mais intensas na região. Este padrão está de acordo com o
 287 padrão observado para peixes de igarapés na Amazônia Central brasileira (Espírito-Santo
 288 et al. 2013) e outros ambientes na Amazônia (Röpke et al. 2017) devido ao efeito
 289 generalizado das chuvas fortes e duradouras nos ambientes aquáticos. Embora o igarapé

290 não tenha um pulso de inundação como ocorre nos grandes rios amazônicos, o período de
291 forte precipitação é regular sazonalmente e, portanto, previsível. Neste sentido, é provável
292 que *G. rondoni* seja capaz de perceber sinais ambientais que indicariam uma mudança
293 constante nas características ambientais, como demonstrado para uma outra espécie de
294 peixe de igarapé na mesma região (*Pyrrhulina brevis*; Espírito-Santo et al. 2016). Na
295 Amazônia, os igarapés de terra firme têm suas características estruturais (largura,
296 profundidade, velocidade da correnteza, composição do substrato) alteradas pelas chuvas,
297 pois ocorre o incremento do nível de água com consequente aumento da vazão e
298 revolvimento do fundo do igarapé, além da entrada de itens alóctones como folhas,
299 troncos de árvores, insetos e outros organismos (Tomasella et al. 2008).

300 É conhecido que os indivíduos adultos de *G. rondoni* têm especificidade de habitat
301 (Zuanon et al. 2006), são encontrados em igarapés com fundo de areia e apresentam
302 fidelidade ao sítio (Garcia et al., em prep.; capítulo 3 desta tese). Neste estudo,
303 encontramos três agrupamentos de jovens, assim como Alves-Gomes (1997) e
304 Schwassmann (1976) registraram para igarapés em Roraima e no Pará, respectivamente.
305 Provavelmente, os adultos escondem os ovos sob a areia ou fazem desova protegida,
306 como *Eigenmannia vicentespelaea* (Bichuette and Trajano 2017). A população que
307 estudamos de *G. rondoni* não se enquadra estritamente em uma estratégia reprodutiva:
308 sazonal, oportunista ou equilíbrio (sensu Winemiller 1989). Entretanto, esse autor afirma
309 que essas três categorias fazem parte de um contínuo, e partindo deste princípio, a
310 população que estudamos teria uma estratégia com algumas características do tipo em
311 equilíbrio, por apresentar baixa fecundidade, ovócitos proporcionalmente grandes e
312 fidelidade ao sítio; contudo, não podemos afirmar que sejam territorialistas, tenham
313 cuidado parental, ou que construam ninhos, o que a aproximaria de uma estratégia do tipo
314 oportunista.

315 Na segunda metade do período chuvoso, não encontramos mais indivíduos adultos
316 de *G. rondoni*, mas somente jovens. Essa ausência sazonal de indivíduos adultos da
317 espécie é corroborada por resultados de um outro estudo sobre movimentação individual
318 de *G. rondoni* na mesma área (Garcia et al. in prep.; dados não mostrados). Essas
319 observações também coincidem com dados coletados por Espírito-Santo e colaboradores
320 na mesma área de estudo (com. pes.) e nas observações de Schwassmann (1976).
321 Indivíduos adultos dessa espécie permanecem fiéis ao sítio no período de estiagem,
322 quando peixes individualmente marcados são recuperados diversas vezes nos mesmos
323 locais, se reproduzem no início do período chuvoso e depois desaparecem das áreas de

324 estudo. Como *G. rondoni* é um peixe que emite sinais elétricos continuamente (mesmo
325 quando em repouso enterrado na areia do fundo do igarapé), o uso do detector de peixes
326 elétricos (Crampton et al. 2007) praticamente elimina a possibilidade de que a ausência
327 de peixes adultos em nossas amostragens seja devida a falhas de detecção. Além disso, a
328 chance de captura dos exemplares detectados em campo é muito alta, devido à
329 especificidade do habitat ocupado por essa espécie (bancos de areia, sem acúmulo de
330 detritos ou liteira submersa, e em locais de fácil acesso).

331 Três alternativas poderiam explicar o aparente desaparecimento dos adultos na
332 área de estudo: esgotamento da população local em decorrência da retirada de indivíduos
333 (amostragens), migração para outros trechos do igarapé, ou semelparidade. A hipótese de
334 esgotamento populacional não parece plausível, pois em nenhuma ocasião todos os
335 indivíduos adultos registrados na área de estudo foram retirados da população. Além
336 disso, a drástica redução no número de indivíduos adultos também foi detectada em
337 trechos a montante e a jusante da área de estudo, onde não havia retirada de indivíduos.
338 A hipótese de migração também parece pouco provável, pois as mudanças sazonais nas
339 características do habitat na segunda metade do período de chuvas (e, de resto, ao longo
340 de todo o ciclo sazonal) são muito sutis, e não parecem suficientes para causar uma
341 migração em massa dos indivíduos adultos. Além disso, a presença dos jovens no local
342 indica que as condições ambientais gerais para a espécie são mantidas.

343 Um fato importante é que o tamanho dos indivíduos adultos encontrados no trecho
344 estudado foi bastante homogêneo, não havendo a presença de indivíduos adultos
345 distintamente maiores/mais velhos. Neste sentido, a hipótese de semelparidade poderia
346 ser aventada, com os adultos se reproduzindo na primeira metade do período chuvoso e
347 morrendo um ou dois meses depois. Entretanto, isso não significa necessariamente que o
348 esgotamento energético decorrente da reprodução tenha causado inevitavelmente a morte
349 dos adultos, e tampouco que haveria algum tipo de relógio biológico condicionando a
350 morte dos adultos por senescência após o primeiro ano de vida (mas veja Karsten et al.
351 2008 para um exemplo notável envolvendo uma espécie de camaleão). Como os adultos
352 são distintamente maiores que os jovens, é possível que o gasto energético decorrente da
353 reprodução dificulte a permanência dos indivíduos adultos na área durante as
354 perturbações ambientais causadas por episódios de chuvas fortes, sendo arrastados rio
355 abaixo e ficando mais vulneráveis à morte por predação. Já os jovens poderiam se
356 esconder em espaços protegidos fora do canal principal do igarapé e evitar o arrastamento
357 pela correnteza. Além disso, como *G. rondoni* é um peixe elétrico e conseqüentemente se

358 orienta por campo elétrico, no período chuvoso, a entrada de itens alóctones ao igarapé
359 aumenta a condutividade elétrica da água e isso interfere negativamente na percepção do
360 animal (Bullock et al. 2005) dificultando sua orientação espacial e comunicação.

361 Em geral, não esperaríamos encontrar uma espécie de peixe semélpara em um
362 riacho tropical porque a imensa maioria das espécies de peixe neste tipo de ambiente são
363 caracterizadas como iterópara (por exemplo, *Aequidens pallidus*: Cardoso 2012,
364 *Apistogramma agassizii*: Oliveira and Queiroz 2017, *Apistogramma hippolytae*:
365 Rodrigues et al. 2012, *Bryconops inpai*: Cardoso 2012, *Bryconosps giacopinii*: Cardoso
366 2012, *Characidium cf. pteroides*: Cardoso 2012, *Copella nigrofasciata*: Cardoso 2012,
367 *Crenuchus spilurus*: Pires et al. 2016, *Heros efasciatus*: Del Favero et al. 2010,
368 *Hemigrammus cf. pretoensis*: Cardoso 2012, *Hyphessobrycon melazonatus*: Cardoso
369 2012, *Hoplias malabaricus*: Barbieri and Barbieri 1989, *Iguanodectes geisleri*: Cardoso
370 2012, *Imparfinis pristos*: Cardoso 2012, *Helogenes marmoratus*: Cardoso 2012,
371 *Mesonauta insignis*: Silva et al. 2015, *Microcharacidium eleotrioides*: Cardoso 2012,
372 *Monocirrhus polyacanthus*: Catarino and Zuanon 2010, *Nannostomus marginatus*:
373 Cardoso 2012, *Pygidianops amphioxus*: Carvalho et al. 2014, *Pyrrhulina af. brevis*:
374 Cardoso 2012, *Rivulus micropus*: Cardoso 2012, *Rivulus kirovskyi*: Cardoso 2012).
375 Entretanto, se considerarmos que a semelparidade pode apresentar vantagens em
376 ambientes instáveis (Schaffer 1974), os igarapés de terra firme da Amazônia Central
377 poderiam ser bons candidatos para abrigar mais espécies semélparas. Ao longo de um
378 ano, ocorrem chuvas com intensidades variadas e a estrutura do igarapé é alterada
379 diferentemente. Os microhabitats são alterados com o carreamento de elementos como
380 areia, folhas e troncos, além da mudança do nível e vazão da água. Portanto, estas
381 alterações frequentes podem interferir diretamente na história de vida dos organismos
382 deste ambiente, e investir em um único evento reprodutivo pode ser uma estratégia
383 evolutiva. A forte oligotrofia desses igarapés (Sioli 1984) também poderia contribuir para
384 a ocorrência de alguma forma de semelparidade, reduzindo a sobreposição de gerações e
385 facilitando o acesso a recursos para os jovens-do-ano (Begon 2005) Finalmente, mesmo
386 que o desaparecimento dos exemplares adultos após o auge do período reprodutivo não
387 seja resultado da morte imediata dos indivíduos por esgotamento fisiológico (ou alguma
388 forma de relógio biológico), o fenômeno poderia ser tratado como uma forma de
389 semelparidade funcional, já que minimizaria o tempo de sobreposição entre as gerações
390 dessa espécie de peixe elétrico típica de pequenos igarapés de terra firme da Amazônia.
391 Porém, a desova sincrônica em dois grupos observada para a espécie neste estudo não

392 seria compatível com uma semelparidade estrita, já que a presença de um lote de ovócitos
 393 de reserva aponta para a possibilidade de um segundo vento reprodutivo, mesmo que isso
 394 ocorra apenas eventualmente e numa mesma estação reprodutiva.

395

396 **Agradecimentos**

397 Agradecemos a J. Lopes, D. Bastos, E. Borghezán e C. Gualberto pela assistência
 398 no campo, M. Oliveira, curador da coleção de insetos do INPA pelo empréstimo do
 399 estereomicroscópio com foco estendido e ao Laboratório de Microscopia do INPA pelo
 400 auxílio na preparação das amostras para análises histológicas. Logística de campo e apoio
 401 financeiro foram providos pelo Programa PDBFF de Auxílio-Pesquisa Thomas Lovejoy
 402 e pela DISER-INPA. EQG recebeu bolsa de pesquisa da CAPES (2014-2018) e JZ
 403 recebeu bolsa de produtividade do CNPq (#313183/2014-7).

404

405 **Referências**

- 406 Alves-Gomes JA (1997) Informações preliminares sobre a bioecologia de peixes
 407 elétricos (Ordem Gymnotiformes) em Roraima. In: Barbosa RI, Ferreira EJC,
 408 Casteli3n EG (eds) Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima. Attema,
 409 Manaus, pp 509-555
- 410 Azevedo C, Casal G, Matos P, Matos E (2008) A new species of Myxozoa, *Henneguya*
 411 *rondoni* n. sp. (Myxozoa), from the peripheral nervous system of the amazonia fish,
 412 *Gymnorhamphichthys rondoni* (Teleostei). Journal of Eukaryotic Microbiology
 413 55(3): 229-234. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00317.x>
- 414 Barbieri G, Barbieri G (1989) Reproduction dynamics and growth of *Hoplias*
 415 *malabaricus*. Revista Brasileira de Zoologia 6 (2): 225-233.
- 416 Begon M, Townsend CR, Harper JL (2005) Ecology: from individuals to ecosystems.
 417 Wiley-Blackwell, London.
- 418 Bichuette ME, Trajano E (2017) Biology and behavior of *Eigenmannia vicentespelaea*,
 419 a troglobitic electric fish from Brazil (Teleostei: Gymnotiformes: Sternopygidae): a
 420 comparison to the epigean species, *E. trilineata*, and the consequences of cave life.
 421 Tropical Zoology 30 (2): 68-82. <http://dx.doi.org/10.1080/03946975.2017.1301141>
- 422 Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri
 423 SK (2011) A standardized terminology of describing reproductive development in
 424 fishes. Marine and Coastal Fisheries, Dynamics, Management and Ecosystem
 425 Science 3:52-70. <https://doi.org/10.1080/19425120.2011.555724>

- 426 Bullock TH, Hopkins CD, Popper AN, Fay RR (2005) Electoreception. Springer
427 Handbook of Auditory Research, New York.
- 428 Cardoso GHM (2012) Ecologia reprodutiva de peixes de riachos da Reserva Florestal
429 Adolpho Ducke, Amazônia Brasileira. Dissertation, Instituto Nacional de Pesquisas
430 da Amazônia / Universidade Federal do Amazonas.
- 431 Carvalho LN (2008) História natural de peixes de igarapés amazônicos: utilizando a
432 abordagem do Conceito do Rio Contínuo. Dissertation, Instituto Nacional de
433 Pesquisas da Amazônia / Universidade Federal do Amazonas.
- 434 Carvalho MS, Zuanon J, Ferreira EJJ (2014) Diving in the sand: the natural history of
435 *Pygidianops amphioxus* (Siluriformes: Trichomycteridae), a miniature catfish of
436 Central Amazonian streams in Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 97: 59-68.
437 <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0123-9>
- 438 Casal G, Matos E, Teles-Grilo L, Azevedo, C (2010) Ultrastructural and molecular
439 characterization of a new microsporidium parasite from the amazonian fish,
440 *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae). *Journal of Parasitology*
441 96(6):1155-1163. <http://dx.doi.org/10.1645/GE-2182.1>
- 442 Catarino MF, Zuanon J (2010) Feeding ecology of the leaf fish *Monocirrhus*
443 *polyacanthus* (Perciformes: Polycentridae) in a terra firme stream in the Brazilian
444 Amazon. *Neotropical Ichthyology* 8(1): 183-186.
- 445 Cognato DP, Fialho CB (2006) Reproductive biology of a population of *Gymnotus* aff.
446 *carapo* (Teleostei: Gymnotidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4 (3):
447 339-348.
- 448 Crampton WGR, Wells JK, Smyth C, Walz SA (2007). Design and construction of an
449 Electric Fish Finder. *Neotropical Ichthyology* 5(3):425-428.
- 450 Curtis CC, Stoddard PK (2003) Mate preference in female electric fish,
451 *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Animal Behaviour* 66: 329-336.
- 452 Del Favero FM, Dos Santos Pompeu P, Prado-Valladares A (2010) Reproductive
453 biology of *Heros efasciatus* Heckel, 1840 (Pisces, Cichlidae) in the Amana
454 Sustainable Reserve (Amazonas, Brazil), aiming at sustainable management of the
455 species. *Acta Amazonia* 40(2): 373-380.
- 456 Espírito-Santo EMV, Rodríguez MA, Zuanon J (2013) Reproductive strategies of
457 Amazonian stream fishes and their fine-scale use of habitat are ordered along a
458 hydrological gradient. *Freshwater Biology* 58: 2494-2504.
459 <https://doi.org/10.1111/fwb.12225>

- 460 Espírito-Santo HMV, Rodrigues MA, Zuanon J (2016) Strategies to avoid the trap: stream
461 fish use fine-scale hydrological cues to move between the stream channel and
462 temporary pools. *Hydrobiologia* 792: 183-194. [https://doi.org/10.1007/s10750-016-](https://doi.org/10.1007/s10750-016-3054-6)
463 3054-6
- 464 Giora J, Fialho CB (2009) Reproductive biology of weakly electric fish *Eigenmannia*
465 *trilineata* Lópes and Castello, 1966 (Teleostei, Sternopygidae). *Brazilian Archives*
466 *of Biology and Technology* 52 (3): 617-628.
- 467 Hopkings CD (1974) Electric communication: functions in the social behavior of
468 *Eigenmannia virescens*. *Behaviour* 50: 270-305.
- 469 Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain
470 systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- 471 Karsten KB, Andriamandimbarisoa LN, Fox SF, Raxworthy CJ (2008) A unique life
472 history among tetrapods: an annual chameleon living mostly as an egg. *PNAS* 105
473 (26): 8980-8984.
- 474 Kawasaki M, Heiligenberg W (1989) Distinct mechanisms of modulation in a neuronal
475 oscillator generate different social signals in the electric fish *Hypopomus*. *Journal of*
476 *Comparative Physiology A* 162: 13-21.
- 477 Kirschbaum F (1979) Reproduction of the weakly electric fish *Eigenmannia virescens*
478 (Rhamphichthyidae, Teleostei) in captivity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4:
479 331-355.
- 480 Kirschbaum F, Schugardt C (2002) Reproductive strategies and developmental aspects
481 in mormyrid and gymnotiform fishes. *Journal of Physiology* 96: 557-566.
- 482 Mendonça FP, Magnusson WE, Zuanon J (2005). Relationships between habitat
483 characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 4:
484 750-763.
- 485 Moller P (1995) *Electric Fishes: history and behavior*. Chapman & Hall, London.
- 486 Nogueira A (2006). Diversidade do repertório eletrocomunicativo de *Microsternarchus*
487 *cf. bilineatus* Fernández-Yépez, 1968 (Pisces: Gymnotiformes) durante a maturação
488 sexual em cativeiro. Dissertation. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia /
489 Universidade Federal do Amazonas.
- 490 Oliveira JC, Queiroz HL (2017) Life history traits of two dwarf cichlids species in the
491 White waters of the Amazonian floodplain. *Environmental Biology of Fishes* 100:
492 1497-1505. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0660-8>

- 493 Pires THS, Farago TB, Campos DF, Cardoso GM, Zuanon J (2016) Traits of a lineage
494 with extraordinary geographical range: ecology, behavior and life-history of the
495 sailfin tetra *Crenuchus spilurus*. *Environmental Biology of Fishes* 99: 925-937.
496 <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0534-5>
- 497 Quintana L, Silva A, Berois N, Macadar (2004) Temperature induces gonadal
498 maturation and affects electrophysiological sexual maturity indicators in
499 *Brachyhypopomus pinnicaudatus* from a temperate climate. *The Journal of*
500 *Experimental Biology* 207: 1843-1853.
- 501 Rodrigues RR, Zuanon J, Del-Claro K, Carvalho LN (2012) Reproductive behavior of
502 the amazonian dwarf cichlid *Apistogramma hippolytae* Kullander, 1982: offsetting
503 costs and benefits. *Acta Ethologica* 15: 47-53. [https://doi.org/10.1007/s10211-011-](https://doi.org/10.1007/s10211-011-0107-8)
504 [0107-8](https://doi.org/10.1007/s10211-011-0107-8)
- 505 Röpke CP, Amadio S, Zuanon J, Ferreira EJJ, Deus CP, Winemiller KO (2017).
506 Simultaneous abrupt shifts in hydrology and fish assemblage structure in a floodplain
507 lake in the central Amazon. *Scientific Reports* 7: 40170.
508 <https://doi.org/10.1038/srep40170>
- 509 Schaan A, Giora J, Fialho CB (2009) Reproductive biology of the Neotropical electric
510 fish *Brachyhypopomus draco* (Teleostei: Hypopomidae) from southern Brasil.
511 *Neotropical Ichthyology* 7(4): 737-744.
- 512 Schaffer WM (1974). Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *The*
513 *American Naturalist* 108: 783–790.
- 514 Schwassmann HO (1976) Ecology and taxonomic status of different geographic
515 populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis (Pisces, Cypriniformes,
516 Gymnotoidei). *Biotropica* 8(1): 25-40. <https://doi.org/10.2307/2387817>
- 517 Silva A, Quintana L, Ardanaz LJ, Macadar O (2002). Environmental and hormonal
518 influences upon EOD waveform in gymnotiform pulse fish. *Journal of Physiology*
519 96: 473-484.
- 520 Silva TCG, Lima D, Prado-Valladares AC, Ferreira MAP, Rocha RM, Queiroz HL
521 (2015) Reproductive aspects of the flag cichlid *Mesonauta insignis* in várzea lakes of
522 the central Brazilian Amazon. *Aquatic Biology* 24: 35–40.
523 <https://doi.org/10.3354/ab00631>
- 524 Sioli H (1984) The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the
525 river courses, and river types. In: Sioli H (ed) *The Amazon Limnology and*
526 *Landscape ecology of a mighty tropical river its basin*. Netherlands, pp 127-166

- 527 Soares BS, Rosa DCO, Silva NCS, Albrecht MP, Caramaschi E (2017) Resource use by
528 two electric fishes (Gymnotiformes) of the National Forest Sracá-Taquera,
529 Oriximiná, Pará. Neotropical Ichthyology 15 (2): ee160144.
530 <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160144>
- 531 Sturges HA (1926) The choice of a class interval. Journal of the American Statistical
532 Association 21(153): 65-66.
- 533 Tesk A, Matos LS, Pasiroto, DC, Cabeceira FG, Carvalho LN (2014) Diet of the
534 knifefish *Gymnorhamphichthys petiti* Géry & Vu-Tân-Tuê, 1964
535 (Rhamphichthyidae) in streams of Teles Pires river basin, Southern Amazon.
536 Bioscience Journal 30 (5): 1573-1577.
- 537 Tomasella J, Hodnett MG, Cuartas LA, Nobre AD, Waterloo MJ, Oliveira SM (2008)
538 The water balance of an amazonian micro-catchment: the effect interannual variability
539 of rain fall on hydrological behaviour. Hydrological Processes 22: 2133-2147
540 <https://doi.org/10.1002/hyp.6813>
- 541 Vazzoler AEAM (1996) Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática.
542 Editora da Universidade, Maringá.
- 543 Winemiller KO (1989) Patterns of variation in life history among South American
544 fishes in seasonal environments. Oecologia 81: 225-241.
- 545 Zar JH (1999) Bioestatalical analisis. Prentice-Hall, New Jersey.
- 546 Zuanon JAS, Bockmann FA, Sazima I (2006) A remarkable sand-dwelling fish assemblage
547 from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South
548 American freshwater fishes. Neotropical Ichthyology 4(1): 107-118.
549

550 **Material Suplementar**

551

552 Tabela S 1 Fatores abióticos sobre a reprodução, parâmetros físicos e químicos mensais da área de coleta:
 553 DO - oxigênio dissolvido, pH - potencial hidrogeniônico, COND - condutividade elétrica, TDS - sólidos
 554 totais em suspensão, TEMP - temperatura da água, RAIN – pluviosidade mensal acumulada

month.year	day	DO (%)	pH	COND ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	TDS ($\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	TEMP ($^{\circ}\text{C}$)	RAIN (mm/month)
aug/2016	24/08/2016	12.35	3.33	7	0.005	23.63	NA
sep/2016	21/09/2016	11.24	3.34	7	0.005	24.33	180.06
oct/2016	23/10/2016	10.53	4.3	9	0.005	25.08	429.43
nov/2016	20/11/2016	8.65	3.02	6	0.004	24.78	117.89
dec/2016	14/12/2016	4.57	4.2	9	0.006	24.96	320
jan/2017	25/01/2017	2.76	4.1	9	0.006	24.64	193.6
feb/2017	19/02/2017	0.65	3.35	9	0.006	24.75	358.18
mar/2017	29/03/2017	0.82	3.03	9	0.006	24.79	543.42
apr/2017	21/04/2017	1.03	3.04	9	0.006	25.2	551.58
may/2017	26/05/2017	1.22	2.19	7	0.005	24.68	395.6
jun/2017	18/06/2017	0.86	3.11	7	0.005	24.71	221.34
jul/2017	20/07/2017	1.05	3.09	7	0.005	25.1	213.3

555



556

557 Figura S 1 Estágio de maturação classificado como “Spawning capable” em fêmea de *Gymnorhamphichthys*
 558 *rondoni*. Terminologia segundo Brown-Peterson *et al.* (2011). Na imagem, o focinho está à direita e o
 559 pedúnculo caudal à esquerda.

560

Capítulo 2

Garcia EQ, Zuanon J. Sexual dimorphism in the electric knifefish *Gymnorhamphichthys rondoni* (Miranda Ribeiro, 1920) (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) Manuscrito aceito para publicação no periódico *Acta Amazonica*.

Sexual dimorphism in the electric knifefish *Gymnorhamphichthys rondoni* (Miranda Ribeiro, 1920) (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)

Elisa Queiroz GARCIA 1*
Jansen ZUANON 2

1-Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, 69080-971, Brazil

2-Coordenação de Biodiversidade – COBIO, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus, 69067-375, Brazil

*-elisagga@gmail.com

1 **Sexual dimorphism in the electric knifefish *Gymnorhamphichthys rondoni* (Miranda**
2 **Ribeiro, 1920) (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)**

3
4 **Abstract**

5 Sexual dimorphism refers to morphological differences between males and females of a
6 particular species. Sexual dimorphism is as a result of different selection pressures acting on
7 either or both sexes and may be present in any sexually-reproducing dioecious species,
8 including fishes. In this study we analyzed 63 females and 63 adult males of
9 *Gymnorhamphichthys rondoni* (Gymnotiformes) collected by us or deposited in museum
10 collections. The abdominal cavity of the specimens was opened to identify the sex. We
11 measured length from snout to posterior end of anal-fin, anal-fin length, distance from anus to
12 anal-fin origin, distance from genital papilla to anal-fin origin, body width at beginning of anal-
13 fin, and head length. Morphometric data submitted to a Principal Component Analysis (PCA)
14 separated males and females in two concise groups. The main variables variables affecting the
15 grouping where the head length, the distance from the urogenital papilla to the anal-fin origin
16 and the distance from the anus to the anal-fin origin. Females were larger than males, whereas
17 males had proportionally larger heads and higher bodies than females. The urogenital papilla
18 of males and females shows differences in shape, size and relative position on the body. The
19 female papilla was elongated horizontally, larger than that of males, and was located on a
20 vertical line below the eye, while the papilla of the males was vertically elongated and located
21 on a vertical line below the operculum. To our knowledge, this is the first recorded case of
22 sexual dimorphism in a species of Rhamphichthyidae, a condition that is now recorded for all
23 the currently recognized families of Gymnotiformes.

24
25 **Key-words:** electric fish, head morphology, morphological variation, sexual differences,
26 urogenital papilla.

27

28 **Dimorfismo sexual no peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* (Miranda Ribeiro,**
29 **1920) (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes)**

30

31 **Resumo**

32 Dimorfismo sexual é caracterizado por diferenças morfológicas entre machos e fêmeas de uma
33 espécie. O dimorfismo sexual pode estar presente em qualquer ser vivo dioico que se reproduza
34 sexualmente, inclusive peixes. Neste estudo, analisamos 63 fêmeas e 63 machos adultos de
35 *Gymnorhamphichthys rondoni* (Gymnotiformes) coletados por nós ou obtidos em coleções.
36 Medimos o comprimento do focinho até o final da origem da nadadeira anal, comprimento da
37 nadadeira anal, distância da papila genital até a origem da nadadeira anal, distância do ânus até
38 a origem da nadadeira anal, altura do corpo e comprimento da cabeça. Dados morfométricos
39 submetidos a uma Análise de Componentes Principais (PCA) separaram machos e fêmeas em
40 dois grupos concisos. As principais variáveis que afetaram o agrupamento foram: comprimento
41 da cabeça, distância da papila urogenital à origem da nadadeira anal e distância do ânus à origem
42 da nadadeira anal. Fêmeas são maiores que os machos, enquanto que machos têm a cabeça
43 proporcionalmente maior e o corpo mais alto do que as fêmeas. A papila urogenital de machos
44 e fêmeas apresenta diferenças no formato, tamanho e posição relativa no corpo. A papila das
45 fêmeas é alongada horizontalmente, maior que a dos machos e está localizada na linha vertical
46 abaixo do olho, enquanto que a papila dos machos é alongada verticalmente e se localiza na
47 linha vertical abaixo do opérculo. Até onde sabemos, esse é o primeiro caso registrado de
48 dimorfismo sexual em uma espécie de Rhamphichthyidae, uma condição que é agora registrada
49 para todas as famílias atualmente reconhecidas de Gymnotiformes.

50

51 **Palavras-chaves:** peixe elétrico, morfologia da cabeça, variação morfológica, diferenças
52 sexuais, papila urogenital

53

54 **Introduction**

55 Sexual dimorphism refers to differences between males and females of a species in
56 secondary sex-related features, like body size, color pattern, morphological details of specific
57 body parts, and behavior. Sexual dimorphism may be present in any sexually-reproducing
58 dioecious organism, including plants (e.g. Lloyd and Webb 1977; Barret 2002; Tsuji and
59 Fukami 2018) and animals (e.g. Garcia *et al.* 2006; Loker and Brant 2006; Ceballos *et al.* 2013).
60 Darwin (1871) described several examples of sexual dimorphism when proposing the theory of
61 sexual selection, and Andersson (1994) postulated that sexual dimorphism would result from
62 different sexual selection pressures acting on the two sexes.

63 For fish, secondary sexual dimorphism has been recorded in body size (e.g. Parker 1992;
64 Erlandsson and Ribbink 1997; Neat *et al.* 1998; McMillan 1999; Morbey 2018), fin size and
65 shape (e.g. Skjæraasen *et al.* 2006; Pires *et al.* 2016), color pattern (e.g. Robertson and Warner
66 1978; Karino and Someya 2007), and head morphology (e.g. Hastings 1991; Gramitto and Coen
67 1997; Cox Fernandes 1998; Cox Fernandes *et al.* 2002, 2009; de Santana and Vari 2010). In
68 some species, jaws, mouth and snout are larger in males than in females (Goto 1984; Crabtree
69 1985). Dentition may also be sexually dimorphic, with differences between males and females
70 in number, shape and arrangement of teeth (Gomes and Tomas 1991; Kajiura and Tricas 1996;
71 Böhlke 1997; Rapp Py-Daniel and Cox Fernandes 2005; de Santana and Vari 2010). The shape
72 of the urogenital papilla may also differ between males and females (Esmaili *et al.* 2017).

73 Secondary sexual dimorphism may also be expressed in communication systems, such
74 as in sound-producing mechanisms (Ali *et al.* 2016; Parmentier *et al.* 2018) or as differences in
75 the electrical signal repertoires of male and female electric fishes (Fugere and Krake 2009; Ho
76 *et al.* 2010, 2013). Among Neotropical electric fishes of the order Gymnotiformes, the most
77 common forms of sexual dimorphism occur in body size (Hilton and Cox Fernandes 2006; de
78 Santana and Cox Fernandes 2012), snout shape (de Santana 2003; Albert and Crampton 2009;
79 Evans *et al.* 2018), and caudal filament size and shape (Hopkins *et al.* 1990; Giora *et al.* 2008).
80 Differences in mouth shape, position and shape of teeth (de Santana and Vari 2010; Cox
81 Fernandes *et al.* 2010), and electric organ discharge (Nogueira 2006; de Santana and Crampton
82 2007; Smith and Combs 2008; Fugere and Krake 2009; Ho *et al.* 2010, 2013) have also been
83 reported.

84 Rapp Py-Daniel and Cox Fernandes (2005) discuss the evolution of sexual dimorphism
85 in Gymnotiformes by mapping sex-related features on phylogenetic hypotheses and presenting
86 evidences that secondary sexual differences arose independently both among the gymnotiform
87 families and inside Apterontidae, where most cases of sexual dimorphism in electric

88 knifefishes were reported (de Santana 2003; Hilton and Cox Fernandes 2006; Albert and
89 Crampton 2009; Cox Fernandes *et al.* 2010; de Santana and Vari 2010; Ho *et al.* 2013). Sexual
90 dimorphism in Hypopomidae (Hopkins *et al.* 1990; Hopkins 1999; Giora *et al.* 2008; Gavassa
91 *et al.* 2013), Gymnotidae (Mendes-Júnior 2015) and in Sternopygidae (Zakon *et al.* 1991; Giora
92 and Fialho 2009; Vari *et al.* 2012) has also been reported. However, for Rhamphichthyidae
93 (*Ramphichthys* + *Gymnorhamphichthys* + *Iracema* + *Hypopygus* + *Steatogenys*; Carvalho 2013;
94 Tagliacollo *et al.* 2015) we have found no recorded instances of sexual dimorphism in the
95 literature.

96 Recently, we had the opportunity to study the reproductive biology and spatial
97 distribution of individuals of *Gymnorhamphichthys rondoni*, a strictly psammophilous electric
98 knifefish widely distributed in the Amazon Basin and a common inhabitant of upland forest
99 streams of the Brazilian Amazon (Zuanon *et al.* 2006; Carvalho 2013). During that study we
100 noted differences in the proportional size of the head as well as on the conspicuouness of the
101 urogenital papilla between male and female specimens, which suggested a possible case of
102 sexual dimorphism. Therefore, our objective was to evaluate the occurrence of secondary sexual
103 dimorphism in a population of *G. rondoni* in a Central Amazon forest stream by analyzing
104 external morphometric parameters.

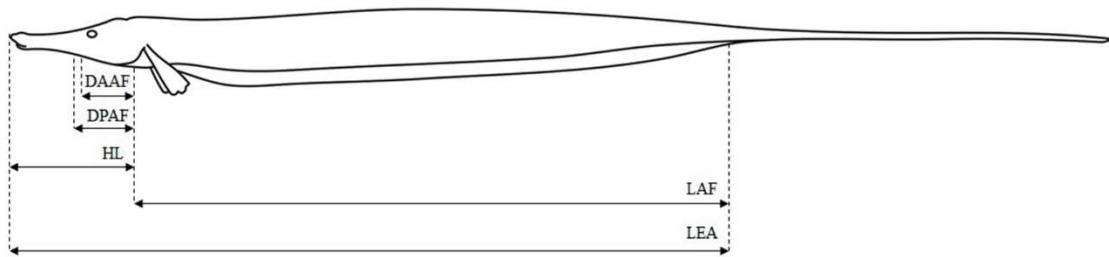
105

106 **Materials and methods**

107 We collected 45 adult individuals (36 females and nine males) of *Gymnorhamphichthys*
108 *rondoni* using an electric fish detector (Crampton *et al.* 2007) and hand nets in a terra firme
109 forest stream at Fazenda Dimona of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project
110 (BDFFP - <http://pdbff.inpa.gov.br/>), located some 80 km north of Manaus, Amazonas state,
111 Brazil. The studied forest stream is a tributary of the Cuieiras River in the Negro River basin,
112 Brazilian Amazon. The studied stream section (2° 21'1.41 "S, 60°5'44.31" W) has a width of
113 3.0 – 5.0 m, maximum depth of 1.5 m, a predominantly sand substrate with coarse litter
114 deposits, and the channel almost completely shaded by the riparian forest canopy. The water
115 was clear, acidic (pH ~5.0), with low electric conductivity (~10 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), and the temperature
116 was 23-24 °C. In addition to the collected fish, we also used preserved specimens from the Fish
117 Collection of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA-ICT). All specimens had
118 the abdominal cavity opened for identification of sex via gonadal examination; we retained for
119 subsequent analyzes only the adult specimens (i.e. those with gonads classified as in late
120 maturation, spawning or regenerating, according to definitions of Brown-Peterson *et al.* 2011).

121 Combining the 45 specimens collected by us with 81 adult specimens from the INPA's Fish
 122 Collection we had a final sample of 63 females and 63 males (Tab. S1).

123 To quantify morphological characteristics, we used digital calipers and measured (in
 124 mm) the length of snout to anal-fin, anal-fin length, distance from anus to anal-fin origin,
 125 distance from genital papilla to anal-fin origin, body width at anteriormost portion of anal-fin,
 126 and head length (Fig. 1).



127

128 Figure 1 Schematic drawing of *Gymnorhamphichthys rondoni* in lateral view showing the morphological
 129 measurements used in this study: DAAF – distance from anus to anal-fin origin, DPAF – distance from urogenital
 130 papilla to anal-fin origin, HL – head length, LAF – length of anal-fin, LEA – length from snout to posterior end of
 131 anal-fin

132 Morphometric differences between males and females was tested with a Kruskal-Wallis
 133 test, in function of the lack of normality of the data. The morphometric variables were also
 134 analyzed using Principal Component Analysis (PCA) via R statistical software (R Core Team
 135 2016). Since the first component usually is strongly influenced by the size of the specimens,
 136 we plotted the data considering the first principal component (PC1 x PC2) and the next two
 137 components (PC2 x PC3) to depict the ordination without the effect of body size.

138 To check for occurrence of sexual dimorphism in the urogenital papilla, we used an
 139 extended focus stereomicroscope to produce lateral and ventral images of the papillae of adult
 140 male and female *G. rondoni*. All the procedures in this study involving animals were in
 141 accordance with and duly approved by the Ethics Committee on Animal Use (CEUA/INPA,
 142 protocol #022/2016).

143

144 **Results**

145 The morphometric analysis showed that female *Gymnorhamphichthys rondoni* had a
 146 longer anal-fin (LAF), a larger distance between the urogenital papilla and the anal-fin origin
 147 (DPAF) and a larger distance from the anus to the anal-fin origin (DAAF), whereas males
 148 presented a longer head (HL) (Fig.2, Tab. 1).

149 The first three morphometric-based PCA components explained 64.5%, 21% and 8.4%
 150 of observed variance, respectively (Fig. 3). The first principal component (PC1) was strongly

151 influenced by negative values of variables related to the size of specimens, such as length from
152 snout to posterior end of anal-fin (LEA) and anal-fin length (LAF). The second component
153 (PC2) was positively influenced by head length (HL) and negatively by the distance from
154 urogenital papilla to anal-fin origin (DPAF) and distance from anus to anal-fin origin (DAAF).
155 The third component was negatively influenced by HL and positively by LAF (Tab. 2). PCA
156 ordination separated males and females of *G. rondoni* mainly along the second principal
157 component (Fig. 3a and 3b). Females were larger than males, had a shorter head and body
158 height, and a wider distance between the urogenital papilla and the anal fin origin, whereas
159 males were smaller, had a longer head and a higher body height, and a smaller space between
160 the urogenital papilla and the anal fin origin.

161 We found differences in the urogenital papillae shape and position of males and females
162 (Fig. 4). Female papilla is horizontally elongated and approximately 10 times larger than those
163 of males, and is located on a vertical line below the eye, while male papilla is located in a
164 vertical line below the operculum. In females, papilla may expand remarkably during oocyte
165 passage (Fig. 4g and 4h).

166

167



168

169 Figure 2. Photographs of a female and male of *Gymnorhamphichthys rondoni* collected in a forest stream, tributary of the Cuieiras River in the Negro River basin, Brazilian
 170 Amazon. LEA female = 123.74 mm; LEA male = 117.3 mm. Scale bars = 10 mm

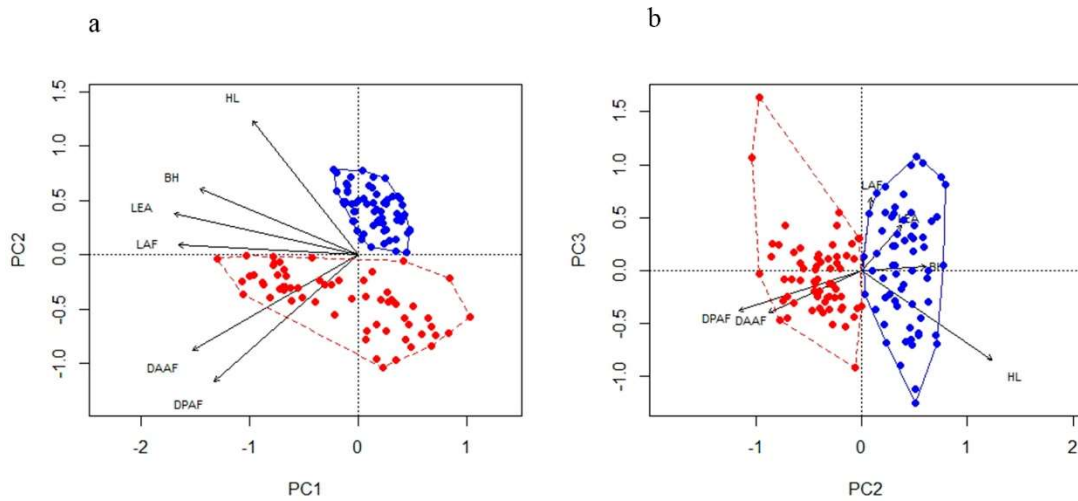
171

172 Table 1 Summary of morphometric measurements (median (minimum – maximum)) in mm, and statistics of the Kruskal-Wallis rank sum test for females (n=63) and males
 173 (n=63) *Gymnorhamphichthys rondoni*. For all tests, df=1. Values followed by * indicate significantly differences between genders.

Measurements	Females	Males	H	p-value
Length from snout to posterior end of anal-fin (LEA)	129.99 (77.19 - 185.15)	126.3 (102.1 - 153.3)	0.9006	0.3426
Length of anal-fin (LAF)	103.54 (60.32 - 143.50)	94.56 (65.38 - 120.87)	54.736	0.01931*
Distance from the urogenital papilla to the anal-fin origin (DPAF)	13.65 (2.24 - 22.14)	4.32 (2.42 - 5.88)	82.678	2.20E-16*
Distance from the anus to the anal-fin origin (DAAF)	11.070 (0.94 - 19.310)	4.82 (2.67 - 6.64)	67.635	2.20E-16*
Body height (BH)	4.05 (2.05 - 6.65)	4.03 (3.07 - 5.09)	0.45012	0.5023
Head length (HL)	28.18 (12.13 - 40.53)	32.01 (26.17 - 38.79)	14.042	0.0001788*

174

175



176

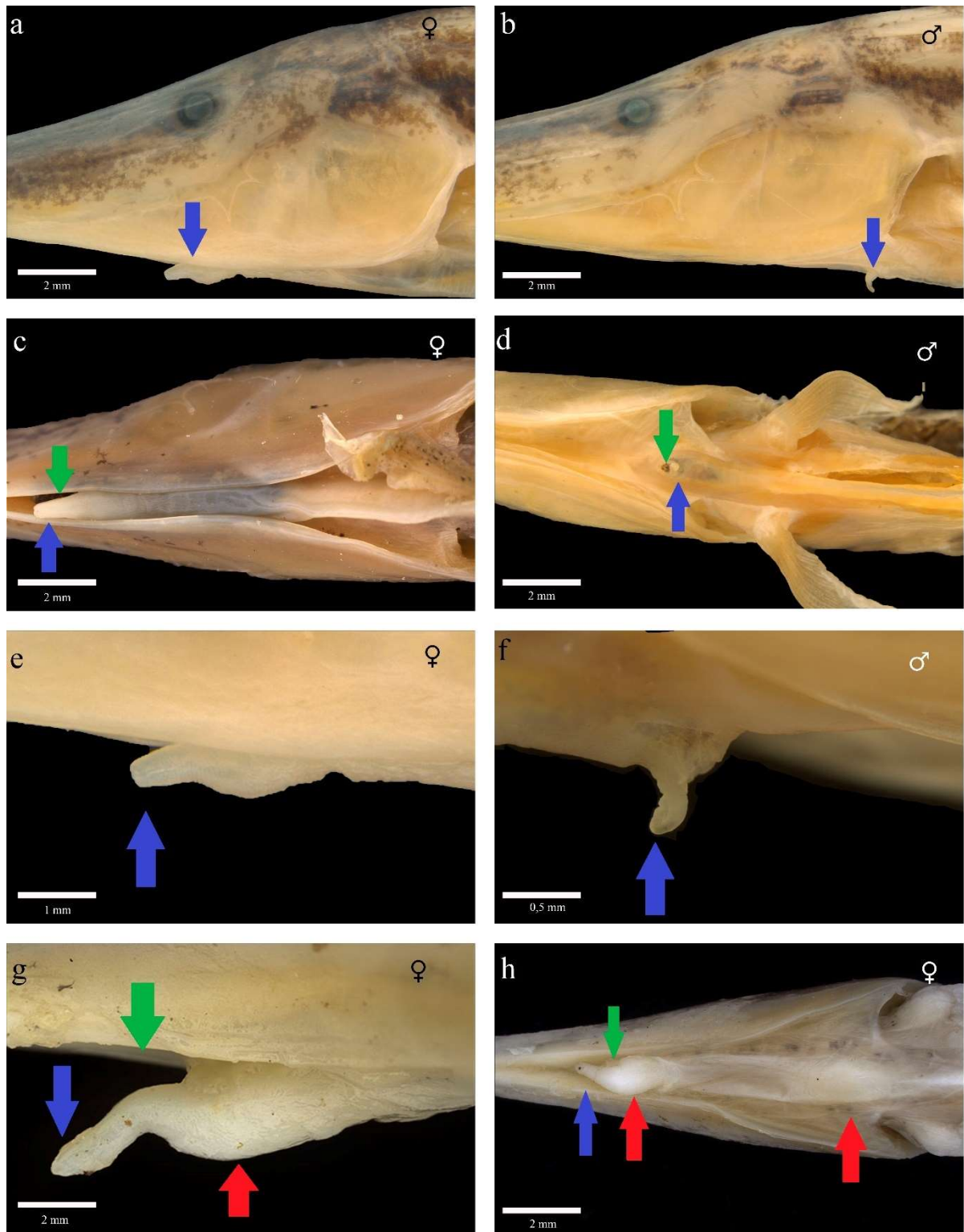
177 Figure 3 Principal Component Analysis of morphometric data of male and female specimens of
 178 *Gymnorhamphichthys rondoni* showing (a) the first and second components (PC1 x PC2) and (b) the second and
 179 third components (PC2 x PC3). Blue dots = males, red dots = females. HL – head length BH – body height, LEA
 180 – length from snout to posterior end of anal-fin, LAF – length of anal-fin, DAAF – distance from anus to anal-fin
 181 origin, DPAF – distance from urogenital papilla to anal-fin origin

182

183 Table 2 Variable loadings on the first two principal components (PCs) for *Gymnorhamphichthys rondoni* (n=
 184 126)

Measurements	PC1	PC2	PC3
Length from snout to posterior end of anal-fin (LEA)	-1.995	0.4436	0.5030
Length of anal-fin (LAF)	-1.944	0.1023	0.8152
Distance from the urogenital papilla to the anal-fin origin (DPAF)	-1.559	-1.3665	-0.4481
Distance from the anus to the anal-fin origin (DAAF)	-1.790	-1.0331	-0.4671
Body height (BH)	-1.718	0.7164	0.0462
Head length (HL)	-1.147	1.4522	-0.9878
Explained variance	64.5	21.0	8.4
Cumulative variance (%)	64.5	85.5	93.9

185



186

187 Figure 4 Urogenital papilla of females and males *Gymnorhamphichthys rondoni*. In all images, the anterior
 188 portion of the body is towards the left. a) Side view of head of a female showing urogenital papilla (blue arrow).
 189 b) Side view of head of a male showing urogenital papilla (blue arrow). c) Ventral view of head of a female
 190 showing urogenital papilla (blue arrow) and anus (green arrow). d) Ventral view of head of a male showing
 191 urogenital papilla (blue arrow) and anus (green arrow). e) Side view of female urogenital papilla. f) Side view of
 192 male urogenital papilla. g) Side view of urogenital papilla of a female with an oocyte (red arrow) inside. h)
 193 Ventral view of head of a female with oocyte at the end of urogenital papilla. Blue arrow = urogenital papilla,
 194 green arrow = anus, red arrow = oocyte position. LEA female = 145.83 mm; LEA male = 144.83 mm

195

196

Discussion

197

198

199

200

201

202

203

204

205

The observed sexual dimorphism in *G. rondoni* is related to body size, anal fin length, head length and to urogenital papilla shape and relative position on the body. Males have a proportionally larger head than females, whereas females have a longer anal fin, a larger distance between the urogenital papilla and the anal-fin origin, and a larger distance from the anus to the anal-fin origin. In females the papilla is elongated horizontally, longer than that of males and is located in the vertical line below the eye. In males the papilla is vertically elongated, smaller than that of females and is situated in the vertical line below the opercular opening. As far as we could check in the scientific literature, this is the first recorded case of sexual dimorphism in a species of Rhamphichthyidae.

206

207

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

In Gymnotiformes, it is relatively common to find sexual dimorphism in head shape and snout size (de Santana 2003; Albert and Crampton 2009). Tooth shape, size and position also differ between genders of several species of the apteronotid genus *Sternarchorhynchus* (de Santana and Vari 2010), and in "super-males" of *Sternarchogiton nattereri* (Cox Fernandes *et al.* 2010), in which males have hypertrophied and partially exteriorized teeth that seems to be related to male-male conflicts, or to their use when courting females (Cox Fernandes *et al.* 2010). However, the ecological or behavioral meaning of the larger head in male *G. rondoni* is not clear. Contrary to the obvious potential use of a hypertrophied mouth and teeth during aggressive encounters or agonistic displays by male apteronotid knifefishes, the small mouth and delicate tubular snout of male *G. rondoni* seems of little value during a male-male conflict. A possible alternative explanation for such sexually dimorphic characteristic may be related to differences in foraging tactic or microhabitat use between genders, which remains to be verified.

219

220

221

222

223

224

225

226

Sexual dimorphism of the Gymnotiform urogenital papilla was only recently reported by de Santana and Vari (2010) in their review of *Sternarchorhynchus*, where males and females of 15 species were found to show differences in urogenital papilla position. However, unlike *G. rondoni*, in *Sternarchorhynchus* species the urogenital papilla of males is located in a more anterior position on the body compared to females, (de Santana and Vari 2010). In addition to this form of dimorphism, Cox Fernandes *et al.* (2014) also found a difference in the size of the urogenital papillae in *Procerusternarchus pixuna* (Hypopomidae), where male papilla is smaller than that of female, as recorded here for *G. rondoni*.

227

228

When describing *Gymnorhamphichthys rosamariae*, Schwassmann (1989) reported mature males and females with elongated urogenital papillae and located at the vertical line

229 passing through the eye, and stated that papillae growth and position are related to gonad
230 development; so that, papillae larger and closer to the eye line would indicate reproductively
231 mature individuals, regardless of sex. There are records in Gymnotiformes species of the anus
232 and urogenital papilla changing position on the body during ontogeny, moving gradually from
233 the posterior region of the abdominal cavity to the cephalic region (e.g. *Apteronotus*
234 *caudimaculosus*: de Santana 2003; *Archolaemus blax*: Vari *et al.* 2012; *Distocyclus conirostris*:
235 Dutra *et al.* 2014; *Eigenmannia besouro*: Peixoto and Wosiacki 2016; *E. meeki*: Dutra *et al.*
236 2017; and *E. sayona*: Peixoto and Waltz 2017). However, this change in the relative position
237 of the anus and urogenital papilla was not detected in other examined apteronotids (*Apteronotus*
238 *eschmeyeri*: de Santana *et al.* 2004; *Sternarchogiton labiatus*: de Santana and Crampton 2007;
239 *S. nattereri*: de Santana and Crampton 2007, and Crampton 2007; *Apteronotus anu*: de Santana
240 and Vari 2013; *A. baniwa*: de Santana and Vari 2013). In the present study we did not have
241 direct evidences of an ontogenetic change in the position of the urogenital papilla of *G. rondoni*;
242 however, our study was limited to the analysis of adult specimens, which possibly prevented
243 the detection of such morphological variation.

244 The presence of larger urogenital papillae in females than in males may be related to the
245 size of the gametes to be released, so that this characteristic should be more apparent in those
246 species where oocytes are proportionately large, such as *G. rondoni* (Garcia and Zuanon, in
247 prep.). On the other hand, the elongated urogenital papilla of Gymnotiform females may be
248 related to some tactic of oocyte deposition. *Gymnorhamphichthys rondoni* lives only in places
249 where the substrate is composed largely of sand, in which individuals remain buried during the
250 day, emerging only at night to forage and perform reproductive activities (Zuanon *et al.* 2006).
251 It is possible, therefore, that the horizontally elongated papilla aid in selection of oviposition
252 sites, which remains to be studied. At the moment, we lack a functional explanation for the
253 difference in the position of the urogenital papilla and anus observed in male and female *G.*
254 *rondoni*. An anatomical study, involving a complete ontogenetic series from the larval phase to
255 sexually mature adults, would likely help to better understand the process and the biological
256 significance of the differences reported here.

257 In a review of the Rhamphichthyoidea, Carvalho (2013) did not mention the occurrence
258 of sexual dimorphism in species of *Rhamphichthys*, *Gymnorhamphichthys* or in *Iracema caiana*
259 (*Rhamphichthyinae sensu* Carvalho 2013). However, our study found sexual dimorphism in
260 relation to head length and the shape, size and position of urogenital papilla for *G. rondoni*.
261 Accordingly, it is possible that this species might also show sexual dimorphism in other

262 characteristics, such as electric organ discharge patterns or in behavioral aspects, which deserve
263 to be investigated.

264 The description and quantification of secondary sexual differences in a rhamphichthyid
265 species may help providing important new information for the understanding of the evolution
266 of sexual dimorphism among Gymnotiformes. Moreover, the known occurrence of external
267 morphological differences could allow sex identification of living individuals in ecological or
268 behavioral studies, avoiding the unnecessary sacrifice of fish and reducing impacts in natural
269 populations, which may be especially important in protected areas.

270

271 **Acknowledgments**

272 We thank L. Rapp Py-Daniel for the access to the INPA's Ichthyological collection and
273 M. Oliveira from the INPA's Invertebrate Collection for the loan of the extended focus
274 stereomicroscope. We also thank J. Lopes, D. Bastos, E. Borghezán and C. Gualberto for
275 assistance in the field and R. Reis for the drawing of *G. rondoni*. Supplementary logistics and
276 financial support were provided by BDFFP Thomas Lovejoy Research Fellowship Program,
277 and by CNPq (process #477251/2012-9). EQG received a research grant from CAPES and JZ
278 received a productivity grant from CNPq (#313183/2014-7). Adrian Barnett kindly provided
279 the English language revision of the manuscript. This is contribution #59 of the Igarapés Project
280 Technical Series and #757 of the BDFFP Technical Series.

281

282 **References**

- 283 Albert, J.A.; Crampton, W.G.R. 2009. A new species of electric knifefish, genus *Compsaraia*
284 (Gymnotiformes: Apternotidae) from the Amazon River, with extreme sexual dimorphism in
285 snout and jaw length. *Systematics and Biodiversity*, 7: 81-92.
286 doi:10.1017/S1477200008002934.
- 287 Ali, H.A.; Mok, H.K.; Fine, M.L. 2016. Development and sexual dimorphism of the sonic
288 system in deep sea neobythitine fishes: The upper continental slope. *Deep-Sea Research I*,
289 115: 293–308 <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2016.07.010>
- 290 Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton. 599p.
- 291 Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual divert. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284.
292 doi: 10.1038/nrg776
- 293 Böhlke, E.E. 1997. *Gymnothorax robinsi* (Anguilliformes, Muraenidae), a new dwarf moray
294 with sexually dimorphic dentition from the Indo-Pacific. *Bulletion of Marine Science*, 60:
295 648-655.

- 296 Brown-Peterson, N.J.; Wyanski, D.M.; Saborido-Rey, F.; Macewicz, B.J.; Lowerre-Barbieri,
 297 S.K. 2011 A standardized terminology of describing reproductive development in fishes.
 298 *Marine and Coastal Fisheries, Dynamics, Management and Ecosystem Science*, 3: 52-70. doi:
 299 10.1080/19425120.2011.555724.
- 300 Carvalho, T.P. 2013. *Systematics and Evolution of the toothless knifefishes Rhamphichthyoidea*
 301 *Mago-Leccia (Actinopterygii: Gymnotiformes): Diversification in South American*
 302 *Freshwaters*. Dissertation. University of Louisiana at Lafayette. 487 p.
- 303 Ceballos, C.P.; Adams, D.C.; Iverson, J.B.; Valenzuela N. 2013. Phylogenetic Patterns of Sexual
 304 Size Dimorphism in Turtles and Their Implications for Rensch's Rule. *Evolutionary Biology*
 305 40: 194-208. doi:10.1007/s11692-012-9199-y
- 306 Cox Fernandes, C. 1998. Sex-related morphological variation in two species of Apterodontid
 307 fishes (Gymnotiformes) from the Amazon River Basin. *American Society of Ichthyologists*
 308 *and Herpetologists*, 3: 730-735.
- 309 Cox Fernandes, C.; Lundberg, J.G.; Riginos, C. 2002. Largest of all electric-fish snouts:
 310 hypermorphic facial growth in male *Apterodontus hasemani* and the identity of *Apterodontus*
 311 *anas* (Gymnotiformes: Apterodontidae). *Copeia*, 1: 52-61.
- 312 Cox Fernandes, C.; Lundberg, J.G.; Sullivan, J.P. 2009. *Oedemognathus exodon* and
 313 *Sternarchogiton nattereri* (Apterodontidae, Gymnotiformes): the case for sexual dimorphism
 314 and conspecificity. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 158:
 315 193-207. <http://dx.doi.org/10.1635/053.158.0110>
- 316 Cox Fernandes, C.; Smith, G.T.; Podos, J.; Nogueira, A.; Inoue, L.; Akama, A.; Ho, W.W.;
 317 Alves-Gomes, J. 2010. Hormonal and behavioral correlates of morphological variation in an
 318 Amazonian electric fish (*Sternarchogiton nattereri*: Apterodontidae). *Hormones and Behavior*,
 319 58: 660-668. doi:10.1016/j.yhbeh.2010.06.006
- 320 Cox Fernandes, C.; Nogueira, A.; Alves-Gomes, J.A. 2014. *Procerusternarchus pixuna*, a new
 321 genus and species of electric knifefish (Gymnotiformes: Hypopomidae, Microsternarchini)
 322 from the Negro River, South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of*
 323 *Philadelphia*, 163: 95-118.
- 324 Crabtree, C.B. 1985. Sexual dimorphism of the upper jaw in *Gillichthys mirabilis*. *Bulletin*
 325 *Southern California Academy Science*, 84: 96-103.
- 326 Crampton, W.G.R.; Wells, J.K.; Smyth, C.; Walz, S.A. 2007. Design and construction of an
 327 Electric Fish Finder. *Neotropical Ichthyology*, 5: 425-428.
- 328 Crampton, W.G.R.; de Santana, C.D.; Waddell, J.C.; Lovejoy, N.R. 2016. A taxonomic revision
 329 of the Neotropical electric fish genus *Brachyhypopomus* (Ostariophysi: Gymnotiformes:

- 330 Hypopomidae), with descriptions of 15 new species. *Neotropical Ichthyology*, 14: e150146.
 331 <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20150146>
- 332 Darwin, C.R. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
 333 864 p.
- 334 de Santana, C.D. 2003 *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes: Apterontidae), a
 335 sexually dimorphic black ghost knifefish from the Pantanal, Western Brazil, with a note on
 336 the monophyly of the *A. albifrons* species complex. *Zootaxa*, 252: 1-11.
- 337 de Santana C.D.; Cox Fernandes, C. 2012. A new species of sexually dimorphic electric
 338 knifefish from the Amazon Basin, Brazil (Gymnotiformes: Apterontidae) *Copeia*, 2: 283-
 339 292. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CI-11-060>
- 340 de Santana, C.D.; Crampton, W.G.R. 2007. Revision of the deep-channel electric fish genus
 341 *Sternarchogiton* (Gymnotiformes: Apterontidae). *Copeia*, 2: 387-402.
- 342 de Santana, C.D.; Maldonado-Ocampo, J.A. Severi, W.; Mendes, G.N. 2004. *Apteronotus*
 343 *eschmeyeri*, a new species of ghost knifefish from the Magdalena Basin, Colombia
 344 (Gymnotiformes: Apterontidae) *Zootaxa*, 410: 1-11.
- 345 de Santana C.D.; Vari, R.P. 2010. Electric fishes of the genus *Sternarchorhynchus* (Teleostei,
 346 Ostariophysi, Gymnotiformes); phylogenetic and revisionary studies. *Zoological Journal of*
 347 *the Linnean Society*, 159: 223–371.
- 348 de Santana, C.D.; Vari R.P. 2013. Brown ghost electric fishes of the *Apteronotus leptorhynchus*
 349 species-group (Ostariophysi, Gymnotiformes); monophyly, major clades, and revision.
 350 *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 564–596. doi: 10.1111/zoj.12022
- 351 Dutra, G.M.; de Santana, C.D.; Vari, R.P.; Wosiacki, W.B. 2014. The south american electric
 352 glass knifefish genus *Distocyclus* (Gymnotiformes: Sternopygidae): Redefinition and
 353 revision. *Copeia*, 2: 345-354. doi: <http://dx.doi.org/10.1643/CI-13-066>
- 354 Dutra, G.M.; de Santana, C.D.; Vari, R.P.; Wosiacki, W.B. 2017. A new species of the glass
 355 electric knifefish genus *Eigenmannia* Jordan and Evermann (Teleostei: Gymnotiformes:
 356 Sternopygidae) from Río Tuíra Basin, Panama. *Copeia*, 105: 85-91. doi:
 357 <http://dx.doi.org/10.1643/CI-16-439>
- 358 Erlandsson, A.; Ribbink, A.J. 1997. Patterns of sexual size dimorphism in african cichlid fishes.
 359 *South African Journal of Science*, 93: 498-508.
- 360 Esmaceli, H.R.; Sayyadzadeh, G.; Amini Chermahini, M. 2017. Sexual dimorphism in two
 361 catfish species, *Mystus pelusius* (Solander, 1794) and *Glyptothorax silviae* Coad, 1981
 362 (Teleostei: Siluriformes). *Turkish Journal of Zoology*, 41: 144-149. doi:10.3906/zoo-1509-22.

- 363 Evans, K.M.; Bernt, M.J.; Kolmann, M.A.; Ford, K.L.; Albert, J.S. 2018. Why the long face?
 364 Static allometry in the sexually dimorphic phenotypes of Neotropical electric fishes.
 365 *Zoological Journal of the Linnean Society*, XX: 1-17. doi:10.1093/zoolinnean/zly076
- 366 Fugere, V.; Krake, R. 2009. Electric signals and species recognition in the wave-type
 367 gymnotiform fish *Apteronotus leptorhynchus*. *The Journal of Experimental Biology*, 213:
 368 225-236. doi:10.1242/jeb.034751
- 369 Garcia, E.Q.; Cambra, R.; Melo, G.A.R. 2006. Sexual associations for two species of mutillid
 370 wasps (Hymenoptera, Mutillidae), with the description of a new species of Anomophotopsis.
 371 *Revista Brasileira de Entomologia* 50: 379-384. [http://dx.doi.org/10.1590/S0085-](http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262006000300007)
 372 [56262006000300007](http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262006000300007)
- 373 Gavassa, S.; Roach, J.P.; Stoddard, P.K. 2013. Social regulation of electric signal plasticity in
 374 male *Brachyhypopomus gauderio*. *Journal of Comparative Physiology A*, 199: 375-384.
 375 doi10.1007/s00359-013-0801-2
- 376 Giora, J.; Fialho, C.B. 2009. Reproductive biology of weakly electric fish *Eigenmannia*
 377 *trilineata* López and Castello, 1966 (Teleostei, Sternopygidae). *Brazilian Archives of Biology*
 378 *and Technology*, 52: 617-628.
- 379 Giora J.; Malabarba, L.R.; Crampton, W. 2008. *Brachyhypopomus draco*, a new sexually
 380 dimorphic species of Neotropical electric fish from southern South America (Gymnotiformes:
 381 Hypopomidae) *Neotropical Ichthyology*, 6: 159-168.
- 382 Gomes U.L.; Tomas, A.R.G. 1991. Secondary sexual dimorphism in the shark *Scyliorhinus*
 383 *haeckelli* Ribeiro, 1907 (Elasmobranchii, Scyliorhinidae). *Anais da Academia Brasileira de*
 384 *Ciências*, 63: 192-200.
- 385 Goto, A. 1984. Sexual dimorphism in a river sculpin *Cottus hangiongensis*. *Japanese Journal of*
 386 *Ichthyology*, 31: 161-166.
- 387 Gramitto, M.E.; Coen, B. 1997. New records of *Bellottia apoda* (Bythitidae) in the Adriatic Sea
 388 with notes on morphology and biology. *Cybium*, 21: 163-172.
- 389 Hagedorn M.; Carr, C. 1985. Single electrocytes produce a sexually dimorphic signal in South
 390 America electric fish, *Hypopomus occidentalis* (Gymnotiformes, Hypopomidae). *Journal of*
 391 *Comparative Physiology*, 156: 511-523.
- 392 Hastings P.A. 1991. Ontogeny of sexual dimorphism in the angel blenny, *Coralliozetus angelica*
 393 (Blennioidei: Chaenopsidae). *Copeia*, 4: 969-978.
- 394 Hilton E.; Cox Fernandes, C. 2006. Sexual dimorphism in *Apteronotus bonapartii*
 395 (Gymnotiformes: Apteronotidae). *Copeia*, 4: 826-833.

- 396 Ho, W.W.; Cox Fernandes, C.; Alves-Gomes, J.A.; Smith, G.T. 2010. Sex differences in the
397 electrocommunication signals of the electric fish *Apteronotus bonapartii*. *Ethology*, 116:
398 1050-1064. doi: 10.1111/j.1439-0310.2010.01823.x
- 399 Ho, W.W., Rack, J.M.; Smith, G.T. 2013. Divergence in androgen sensitivity contributes to
400 population differences in sexual dimorphism of electrocommunication behavior. *Hormones*
401 *and Behavior*, 63: 49-53. <http://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.11.002>
- 402 Hopkins, C.D. 1999. Design features for electric communication. *The Journal of Experimental*
403 *Biology*, 202: 1217-1228.
- 404 Hopkins, C.D.; Confort, N.C.; Bastian, J.; Bass, A.H. 1990. Functional analysis of sexual
405 dimorphism in an electric fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, Order Gymnotiformes. *Brain*,
406 *Behavior and Evolution*, 35: 350-367.
- 407 Kajiura, S.M.; Tricas, T.C. 1996. Seasonal dynamics of dental sexual dimorphism in the Atlantic
408 stingray *Dasyatis sabina*. *Journal of Experimental Biology*, 10: 2297-2306.
- 409 Karino, K.; Someya, C. 2007. The influence of sex, line, and fight experience on aggressiveness
410 of the Siamese fighting fish in intrasexual competition. *Behavioural Processes*, 75: 283-289.
- 411 Lloyd, D.G.; Webb, C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 43:
412 177-216.
- 413 Loker, E.S.; Brant, S. 2006. Diversification, dioecy and dimorphism in schistosomes. *Trends in*
414 *Parasitology* 22: 521-528. doi:10.1016/j.pt.2006.09.001
- 415 McMillan, P.J. 1999. New grenadier fishes of the genus *Coryphaenoides* (Pisces; Macrouridae),
416 one from of New Zealand and one widespread in the southern Indo West pacific and Atlantic
417 Oceans. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33: 481-489.
- 418 Mendes-Júnior, R.N.G.; Sá-Oliveira, J.C.; Ferrari, S.F. 2015. Biology of the electric eel,
419 *Electrophorus electricus*, Linnaeus, 1766 (Gymnotiformes: Gymnotidae) on the floodplain of
420 the Curiaú River, eastern Amazonia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 26: 83-91. doi
421 10.1007/s11160-015-9407-9
- 422 Morbey, Y.E. 2018. Female-biased dimorphism in size and age at maturity is reduced at higher
423 latitudes in lake whitefish *Coregonus clupeaformis*. *Journal of Fish Biology* 93: 40-46.
424 doi:10.1111/jfb.13675
- 425 Neat, F.C.; Huntingford, F.A.; Beveridge, M.M. 1998. Fighting and assessment in male cichlid
426 fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, 55: 883-
427 891.
- 428 Nogueira, A.P.R. 2006. *Diversidade do repertório eletrocomunicativo de *Microsternachus cf.**
429 *bilineatus* Fernández-Yépez, 1968 (Pisces: Gymnotiformes) durante a maturação sexual em

- 430 *cativeiro*. Marter's dissertation. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Universidade
431 Federal do Amazonas. 82 p.
432 [https://bdtd.inpa.gov.br/bitstream/tede/2285/5/Dissertac%CC%A7a%CC%83o%20-](https://bdtd.inpa.gov.br/bitstream/tede/2285/5/Dissertac%CC%A7a%CC%83o%20-%20Dalton%20Nunes%20versa%CC%83o%20final.pdf)
433 [%20Dalton%20Nunes%20versa%CC%83o%20final.pdf](https://bdtd.inpa.gov.br/bitstream/tede/2285/5/Dissertac%CC%A7a%CC%83o%20-%20Dalton%20Nunes%20versa%CC%83o%20final.pdf)
- 434 Parker, G.A. 1992. The evolution of sexual size dimorphism in fish. *Journal of Fish Biology*, 41:
435 1–20. doi:10.1111/j.1095-8649.1992.tb03864.x
- 436 Parmentier, E.; Boistel, R.; Bahri, M.A.; Plenevaux, A.; Schwarzahans, A. 2018. Sexual
437 dimorphism in the sonic system and otolith morphology of *Neobythites gilli* (Ophidiiformes).
438 *Journal of Zoology*, 305: 274–280. doi:10.1111/jzo.12561
- 439 Peixoto, L.A.W.; Waltz, B.T. 2017. A new species of the *Eigenmannia trilineata*
440 (Gymnotiformes: Sternopygidae) species group from the río Orinoco basin, Venezuela.
441 *Neotropical Ichthyology*, 15: e150199. doi: 10.1590/1982-0224-20150199
- 442 Peixoto, L.A.W.; Wosiacki, W.B. 2016. *Eigenmannia besouro*, a new species of the
443 *Eigenmannia trilineata* species-group (Gymnotiformes: Sternopygidae) from the rio São
444 Francisco basin, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4126: 262–270. doi:
445 <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4126.2.6>
- 446 Pires, T.H.S.; Farago, T.B.; Campos, D.F.; Cardoso, G.M.; Zuanon, J. 2016. Traits of a lineage
447 with extraordinary geographical range: ecology, behavior and life-history of the sailfin tetra
448 *Crenuchus spilurus*. *Environmental Biology of Fishes*, 99: 925-937. doi: 10.1007/s10641-016-
449 0534-5
- 450 Rapp Py-Daniel, L.; Cox Fernandes, C. 2005. Dimorfismo sexual em Siluriformes e
451 Gymnotiformes. *Acta Amazonica*, 35: 97-110.
- 452 Robertson, D.R.; Warner, R.R. 1978. *Sexual patterns in the labroid fishes of the western*
453 *Caribbean*, II: The Parrotfishes (Scaridae). Smithsonian Contributions to Zoology Number
454 255. 36p.
- 455 RStudio Team. 2016. *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston, MA URL
456 <http://www.rstudio.com/>.
- 457 Schwassmann, H.O. 1989. *Gymnorhamphichthys rosamariae*, a new species of knifefish
458 (Ramphichthyidae, Gymnotiformes) from the upper Rio Negro, Brazil. *Studies on*
459 *Neotropical Fauna and Environment*, 24: 157-167.
- 460 Skjæraasen, J.E.; Rowe, S.; Hutchings, J.A. 2006. Sexual dimorphism in pelvic fin length of
461 Atlantic cod. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 865-870. doi:10.1139/Z06-078

- 462 Smith, G.T.; Combs, N. 2008. Serotonergic activation of 5HT1A and 5HT2 receptors modulates
463 sexually dimorphic communication signals in the weakly electric fish *Apteronotus*
464 *leptorhynchus*. *Hormones and Behavior*, 54: 69-82. doi:10.1016/j.yhbeh.2008.01.009
- 465 Stoddard, P. 1999. Predation enhances complexity in the evolution of electric fish signals.
466 *Nature*, 400: 254-256.
- 467 Tagliacollo, V.A.; Bernt, M.J.; Craig, J.M.; Oliveira, C.; Albert, J.S. 2015. Model-based total
468 evidence phylogeny of Neotropical electric knifefishes (Teleostei, Gymnotiformes). *Molecular*
469 *Phylogenetics and Evolution*, 95: 20-33. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.007>
- 470 Tsuji, K.; Fukami, T. 2018. Community-wide consequences of sexual dimorphism: néctar
471 microbes in dioecious plants. *Ecology* 99: 2476-2484. <https://doi.org/10.5061/dryad.53vt348>.
- 472 Vari, R.P.; de Santana, C.D.; Wosiacki, W.B. 2012. South American electric knifefishes of the
473 genus *Archolaemus* (Ostariophysi, Gymnotiformes): undetected diversity in a clade of
474 rheophiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 670–699. doi: 10.1111/j.1096-
475 3642.2012.00827.x
- 476 Zakon, H.H.; Thomas, P.; Yan, H.Y. 1991. Electric organ discharge frequency and plasma sex
477 steroid levels during gonadal recrudescence in a natural populaion of the weakly electric fish
478 *Sternopygus macrurus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 169: 493-499.
- 479 Zuanon, J.A.S.; Bockmann, F.A.; Sazima, I. 2006. A remarkable sand-dwelling fish assemblage
480 from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American
481 freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology*, 4: 107-118.
- 482
- 483

484

Supplementary material

485 Table S 1 Measurements (mm) used in the study of sexual dimorphism of females (F) and males (M) *Gymnorhamphichthys rondoni*. LEA – length from snout to posterior end
 486 of anal-fin, LAF – length of anal-fin, DPAF – distance from urogenital papilla to anal-fin, DAAF – distance from anus to anal-fin, BH – body height, HL – length of head.
 487 DIMONA= study area at the BDFP Project; INPA-ICT= specimens from INPA's Ichthyological Collection. * = Uncatalogued specimen.

Code	LEA	LAF	DPAF	DAAF	BH	HL	Sex	Source	Catalog Number	Drainage
F1	149.94	115.8	17.67	15.61	5.8	33.37	Female	DIMONA	*	Negro
F2	155.06	124.27	15.52	14.92	4.92	32.44	Female	DIMONA	*	Negro
F3	152.18	118.87	17.39	15.52	4.32	34.48	Female	DIMONA	*	Negro
F4	140.84	112.48	13.61	9.92	4.05	28.61	Female	DIMONA	*	Negro
F5	128.77	102.64	13.04	9.26	3.86	26.53	Female	DIMONA	*	Negro
F6	117.98	94.4	11.11	9.79	3.94	12.26	Female	DIMONA	*	Negro
F7	159.11	124.93	19.65	17.72	4.95	36.5	Female	DIMONA	*	Negro
F8	151.48	121.22	17.65	14.92	5.05	32.19	Female	DIMONA	*	Negro
F9	148.26	116.12	16.38	14.73	4.47	32.76	Female	DIMONA	*	Negro
F10	145.52	118.54	12.8	11.07	4.48	28.06	Female	DIMONA	*	Negro
F11	167.47	131.73	20.68	18.08	6.06	34.53	Female	DIMONA	*	Negro
F12	171.96	134.28	21.61	19.31	4.85	37.02	Female	DIMONA	*	Negro
F13	171.88	135.5	20.13	17.22	4.91	37.2	Female	DIMONA	*	Negro
F14	159.1	124.65	19.26	16.69	5.56	34.05	Female	DIMONA	*	Negro
F15	161.94	125.71	19.62	17.37	5.73	35.59	Female	DIMONA	*	Negro
F16	157.52	125.81	17.78	14.81	5.12	31.13	Female	DIMONA	*	Negro
F17	160.86	125.74	19.4	16.43	6.65	35.96	Female	DIMONA	*	Negro
F18	159.12	127.17	19.33	17.05	4.84	33.47	Female	DIMONA	*	Negro
F19	131.72	103.54	14.9	12.43	4.29	26.19	Female	DIMONA	*	Negro
F20	119.28	93.47	10.33	9.78	4.12	25.07	Female	DIMONA	*	Negro
F21	77.19	60.32	3.29	2.55	2.44	17.11	Female	DIMONA	*	Negro
F22	185.15	143.5	22.14	18.9	5.63	40.53	Female	DIMONA	*	Negro

F23	158.9	121.08	17.68	15.23	5.01	36.89	Female	DIMONA	*	Negro
F24	154.37	123.02	17.18	14.95	5.14	31.42	Female	DIMONA	*	Negro
F25	162.68	128.36	16.06	13.62	4.62	33.33	Female	DIMONA	*	Negro
F26	164.05	132.24	16.24	13.84	5.18	32.86	Female	DIMONA	*	Negro
F27	164.85	130.47	16.01	13.51	4.61	34.5	Female	DIMONA	*	Negro
F28	167.98	134.25	16.3	12.73	5	33.73	Female	DIMONA	*	Negro
F29	140.56	112.06	14.98	13.82	4.45	28.69	Female	DIMONA	*	Negro
F30	137.41	107.57	13.88	12.24	4.32	30.41	Female	DIMONA	*	Negro
F31	152.8	119.8	17.8	15.89	4.84	33.1	Female	DIMONA	*	Negro
F32	95.14	75.54	2.24	0.94	2.67	20.11	Female	DIMONA	*	Negro
F33	152.23	123.83	16.8	16.01	4.25	32.01	Female	DIMONA	*	Negro
F34	151.27	120.43	11.79	11.33	4.53	31.09	Female	DIMONA	*	Negro
F35	133.93	107.32	11.69	10.82	4.09	29.07	Female	DIMONA	*	Negro
F36	141.96	111.79	16.52	15.5	4.6	31.86	Female	DIMONA	*	Negro
F37	123.74	111.61	9.42	6.16	2.68	12.13	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 014995	Negro
F38	126.35	92.65	13.54	6.15	2.59	33.7	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 015876	Negro
F39	104.07	77.29	9.89	6.28	2.24	26.78	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 020101	Negro
F40	108.33	74.29	9.91	5.4	2.41	34.04	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 020101	Negro
F41	114.19	87.54	10.81	6.79	2.65	26.65	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 022461	Negro
F42	120.52	94.68	11.74	6.65	3.08	25.84	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 023164	Negro
F43	111.52	84.55	11.37	6.92	2.99	26.97	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 023223	Negro
F44	111.03	84.61	11.1	6.72	2.78	26.42	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
F45	121.85	97.41	14.64	6.99	2.88	24.44	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
F46	115.9	90.41	10.25	7.41	3	25.49	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
F47	95.03	76.86	8.65	6.34	2.3	18.17	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
F48	107.67	81.15	10.93	7.39	3.74	26.52	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
F49	107.24	86.56	11.9	6.47	2.58	20.68	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029952	Negro

F50	113.27	87	11.52	6.1	2.73	26.27	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029952	Negro
F51	88.12	66.64	9.22	6.19	2.33	21.48	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
F52	104.86	82.52	9.28	7.44	3.05	22.34	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
F53	97.65	74.7	8.3	5.52	2.19	22.95	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
F54	101.08	81.35	10.79	7.93	2.67	19.73	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
F55	129.29	101.21	10.25	8.33	3.41	28.08	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030026	Rio Preto da Eva
F56	99.58	75.77	10	8.48	2.8	23.81	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030026	Rio Preto da Eva
F57	114.63	88.32	14.54	12.87	3.18	26.31	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030026	Rio Preto da Eva
F58	101.95	77.68	12.87	10.33	3.6	24.27	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030026	Rio Preto da Eva
F59	118.64	92.57	13.33	11.93	3.05	26.07	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
F60	111.34	89.81	14.73	11.37	3.15	21.53	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
F61	96.39	74.21	8.08	6.15	2.05	22.18	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
F62	96.79	75.4	8.82	7.68	2.42	21.39	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
F63	89.36	72.6	5.79	4.07	2.33	16.76	Female	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M1	145.15	110.6	3.15	3.98	4.57	33.47	Male	DIMONA	*	Negro
M2	127.48	98.95	3.59	3.83	3.85	28.24	Male	DIMONA	*	Negro
M3	145.14	116	2.42	2.67	4.17	28.42	Male	DIMONA	*	Negro
M4	135.59	106.2	3.66	3.84	4.14	30.48	Male	DIMONA	*	Negro
M5	145.49	114.85	3.67	4.02	4.76	28.08	Male	DIMONA	*	Negro
M6	117.3	84.03	3.4	3.78	3.49	32.07	Male	DIMONA	*	Negro
M7	142.09	114.25	5.23	5.6	3.9	28.32	Male	DIMONA	*	Negro
M8	152.86	120.14	3.05	4.11	5.08	32.01	Male	DIMONA	*	Negro
M9	153.28	120.87	3.52	3.93	5.09	32.99	Male	DIMONA	*	Negro

M10	109.9	78.24	3.38	4.24	3.72	31.66	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 014209	Negro
M11	126.21	90.52	4.29	4.7	4.42	35.69	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 014209	Negro
M12	117.9	89.44	4.01	4.64	3.4	28.46	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 014209	Negro
M13	108.09	72.05	4.28	5.19	3.07	36.04	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 015881	Negro
M14	116.25	80.23	3.7	4.2	3.58	36.02	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 015881	Negro
M15	125.52	94.28	4.54	5.48	3.76	31.24	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 015904	Negro
M16	133.18	101.23	4.32	4.65	3.13	31.95	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 015985	Negro
M17	130.09	100.67	3.58	3.81	4.19	29.42	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 015763	Negro
M18	147.24	115.82	4.92	6.16	3.43	31.42	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 020101	Negro
M19	142.94	106.32	4.7	6.19	4.11	36.62	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 023223	Negro
M20	109	82.83	4.23	4.52	3.58	26.17	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 023223	Negro
M21	146	107.5	3.24	3.55	3.2	38.5	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
M22	133.58	97.75	3.5	4.21	3.61	35.83	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 024657	Negro
M23	144.83	111.45	4.06	4.57	4.63	33.38	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029847	Negro
M24	126.27	98.7	5.8	6.3	4.8	27.57	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029847	Negro
M25	142.55	108.1	4.93	5.63	4.42	34.45	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029952	Negro
M26	133.54	105.66	5.5	6.17	3.47	27.88	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029952	Negro
M27	119.46	84.41	4.34	4.96	4.4	35.05	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
M28	102.28	65.38	4.47	4.95	4.03	36.9	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
M29	106.81	78.74	3.23	3.92	4.75	28.07	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029963	Negro
M30	116.46	79.72	3.24	3.84	4.3	36.74	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029997	Rio Preto da Eva
M31	146.56	117.55	3.25	3.68	4.94	29.01	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029997	Rio Preto da Eva
M32	131.6	100.7	3.62	4.13	3.28	30.9	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 029997	Rio Preto da Eva
M33	141.38	108.83	4.22	4.82	3.95	32.55	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M34	121.3	84.13	4.75	5.18	3.15	37.17	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M35	123.54	84.75	4.49	4.77	4.12	38.79	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M36	102.06	70.13	3.28	3.72	4.56	31.93	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro

M37	102.2	71.47	3.92	4.77	3.72	30.73	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M38	102.98	65.54	5.6	6.52	4.59	37.44	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030360	Negro
M39	102.49	75.29	3.18	3.95	4.32	27.2	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030531	Negro
M40	108.91	74.33	3.33	3.72	4.07	34.58	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030531	Negro
M41	119.18	89.47	4.57	5.33	4.56	29.71	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027841	Negro
M42	127.88	94.14	5.88	6.49	3.34	33.74	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027841	Negro
M43	123.9	97.03	3.24	4.14	3.98	26.87	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030383	Negro
M44	136.98	109.86	5.33	6.05	4.04	27.12	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 030562	Negro
M45	122.14	87.53	3.84	4.81	3.63	34.61	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027923	Amazonas
M46	109.23	78.32	3.81	4.12	3.89	30.91	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027235	Solimões
M47	142.91	112.17	5.54	6.12	3.95	30.74	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027235	Solimões
M48	136.27	101.79	5.61	5.87	4.1	34.48	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027279	Solimões
M49	146.79	112.86	5.71	6.35	4.04	33.93	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027279	Solimões
M50	123.96	90.93	4.19	5.01	3.73	33.03	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027279	Solimões
M51	144.99	114.67	4.49	4.98	4	30.32	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027302	Solimões
M52	143.31	109.09	5.81	6.64	4.31	34.22	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 027302	Solimões
M53	140.61	107.97	5.45	6.17	4.7	32.64	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M54	112.21	82.81	5.61	6.23	3.4	29.4	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M55	112.69	81.78	5.72	6.52	3.77	30.91	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M56	103.75	71.08	4.49	4.82	3.33	32.67	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M57	127.22	88.71	5.81	6.4	3.24	38.51	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M58	119.18	87.21	5.45	6.06	3.62	31.97	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M59	108.91	82.28	5.61	6.06	4.95	26.63	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M60	148.02	113.4	5.71	6.04	4.51	34.62	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M61	123.91	94.56	4.49	4.81	4.25	29.35	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M62	114.06	79.41	5.81	6.33	4.5	34.65	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós
M63	143.55	110	5.2	6.06	3.55	33.55	Male	INPA-ICT	INPA-ICT 034182	Tapajós

Capítulo 3

Garcia EQ, Espírito-Santo HMV, Zuanon J. Dinâmica de uso do espaço pelo peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes em um igarapé da Amazônia Central. Manuscrito em preparação para *Neotropical Ichthyology*.

Título: Dinâmica de uso do espaço pelo peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes) em um igarapé da Amazônia Central

Elisa Q. Garcia 1,2

Helder Mateus Viana Espírito-Santo 3

Jansen Zuanon 4

1-Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 69067-375, Brazil

2-elisagg@yahoo.com.br, ORCID NUMBER: 0000-0003-2393-8870, autora para correspondência

3- Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, Universidade Federal do Pará, Belém, Pará, Brazil. espiritosantohm@gmail.com ORCID NUMBER: 0000-0001-7256-1868

4-Coordenação de Biodiversidade, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 69067-375, Brazil. jzuanon3@gmail.com, ORCID NUMBER: 0000-0001-8354-2750

Palavras-chaves: Deslocamento, Distribuição espacial, Marcação-recaptura, Reprodução

Dinâmica de uso do espaço pelo peixe elétrico *Gymnorhamphichthys rondoni* (Rhamphichthyidae: Gymnotiformes em um igarapé da Amazônia Central

Resumo

O sarapó *Gymnorhamphichthys rondoni* é um peixe elétrico neotropical encontrado exclusivamente em igarapés com fundo de areia. Indivíduos desta espécie permanecem estacionários e enterrados no substrato durante o dia. Esta característica de se manter imóvel durante um longo período, somada à emissão de campo elétrico, permite que esses peixes sejam localizados facilmente com detectores eletrônicos, facilitando estudos de distribuição espacial dos indivíduos em ambiente natural. Neste estudo analisamos como uma população de *G. rondoni* utiliza o habitat em um trecho de igarapé em uma área de floresta primária na Amazônia Central brasileira. Para isso, percorremos mensalmente entre julho de 2016 e junho de 2017 um trecho de 400 metros do igarapé em busca de indivíduos desta espécie. Utilizamos um detector de peixes elétricos e redes de mão para localizar e coletar indivíduos no período diurno. Para cada indivíduo capturado, registramos o comprimento total (TL) e comprimento até o final da nadadeira anal (LEA), sexo, sua localização no trecho de igarapé, profundidade e substrato do local de repouso diurno. Cada indivíduo foi marcado com elastômero (para peixes com comprimento total $TL < 20$ cm) ou com marca eletrônica do tipo PIT tag ($TL \geq 20$ cm). Os padrões de uso do habitat foram avaliados para três períodos, com base no ciclo reprodutivo da espécie: antes da reprodução (*Pre* - Julho a Novembro de 2016), durante a reprodução (*During* - Dezembro de 2016 a Março de 2017) e após a reprodução (*Post* - Abril a Junho de 2017). Durante o período total de amostragens (12 meses e 48 eventos de amostragem) capturamos e marcamos 49 indivíduos de *G. rondoni*, sendo 13 fêmeas, 13 machos e 23 jovens. Os indivíduos são fiéis ao sítio de descanso, com média de 59,8% de recapturas durante o período de 12 meses do estudo. O local de repouso diurno dos indivíduos não pôde ser explicado pela profundidade do local e nem pela porcentagem do leito coberta por areia. Verificamos também que as fêmeas se deslocam menos que os machos e que os jovens, o que sugere que os machos de *G. rondoni* provavelmente são responsáveis pela busca ativa por parceiras sexuais e as fêmeas pela seleção sexual.

1 **Introdução**

2 A seleção de habitat é resultado de um processo pelo qual cada animal percebe os
3 distintos componentes, condições e recursos disponíveis no ambiente e os utiliza de
4 maneira adequada às suas necessidades ecológicas, como o forrageio, repouso, sítios para
5 reprodução, entre outros. O uso do espaço por animais é modulado tanto por fatores
6 intrínsecos quanto extrínsecos (MacArthur 1966). Os fatores intrínsecos que modulam o
7 uso do espaço por peixes incluem a idade (Kimirei et al. 2011), sexo (Markert and
8 Arnegard 2007) e estágio de maturação (Pickard et al. 2016). Já os fatores extrínsecos
9 geralmente estão relacionados a características do corpo hídrico, como profundidade ou
10 vazão (Gorman and Karr 1978), gradiente hidrológico (Espírito-Santo 2013), tipo e
11 disponibilidade de substrato (Barriga et al. 2013), disponibilidade de abrigo (Larranaga
12 et al. 2015), pressão de predação (Lucas and Bubb 2014, Catano et al. 2017, Davis et al.
13 2017) e competição (Munday 2001).

14 Machos e fêmeas podem utilizar o habitat de formas diferentes, principalmente
15 quando consideramos sistemas de acasalamento. Miranda et al. (2008) prevê uso de
16 habitat e padrão de movimentação para diferentes sistemas de acasalamento. Portanto,
17 dependendo do sistema de acasalamento da espécie, os machos e fêmeas poderiam se
18 movimentar e utilizar o habitat de formas diferentes.

19 Para entender o uso de espaço, é importante identificar os indivíduos da
20 população, o que pode ser realizado por meio da marcação e recaptura dos animais.
21 Entretanto, esta técnica é dependente de recaptura dos indivíduos marcados e na maioria
22 dos estudos, a taxa de recaptura é muito baixa e não atinge 15% (Cowen and Schwarz
23 2005, Naslund et al. 2018), o que torna necessário marcar uma grande quantidade de
24 indivíduos para se obter resultados satisfatórios.

25 O reconhecimento individual de animais pode revelar padrões de preferências de
26 habitat pelos indivíduos, de populações e da espécie. Estudos ecológicos com marcação
27 e recaptura também são utilizados para monitoramento populacional (Bonner and
28 Schwarz 2011), monitoramento de crescimento (Laslett et al. 2004), padrões de
29 movimentação (Cordeiro et al. 2018) e preferência de habitat (Cossette and Rodriguez
30 2004).

31 Entretanto, o uso do habitat pode variar ao longo do ciclo sazonal e diversos
32 estudos têm demonstrado que variações temporais e sazonais interferem na distribuição
33 de peixes (Borgo et al. 2015, Yard et al. 2016, Röpke et al. 2017). Além disso, a
34 reprodução modula o uso do espaço, interferindo no comportamento dos indivíduos,

35 como por exemplo na migração (Barthem et al. 2017) ou no sistema de acasalamento
36 (Miranda et al. 2008)

37 Neste estudo, utilizamos o sarapó *Gymnorhamphichthys rondoni*, um peixe
38 elétrico encontrado em igarapés com fundo de areia em áreas de floresta da Amazônia
39 como modelo de estudo. Indivíduos desta espécie permanecem estacionários e enterrados
40 na areia do fundo de igarapés durante o período diurno, e se movimentam no período
41 noturno. Esta característica de se manter imóvel durante um grande período do dia,
42 somada à emissão de um campo elétrico que possibilita sua localização com uso de
43 detectores eletrônicos, fazem com que seja uma espécie adequada para se estudar o uso
44 do espaço de uma população. Neste sentido, o presente estudo tem como objetivo avaliar
45 como os indivíduos de uma população de *G. rondoni* utilizam o habitat durante um ciclo
46 sazonal completo, quais fatores poderiam explicar os padrões de distribuição dos
47 indivíduos em campo, e se esses padrões diferem entre machos e fêmeas, e entre adultos
48 e jovens. Também buscamos verificar se há diferença nas taxas de movimentação de
49 machos e fêmeas, o que poderia revelar pistas sobre formas distintas de uso do habitat
50 entre os sexos e suas possíveis relações com o sistema sexual da espécie.

51

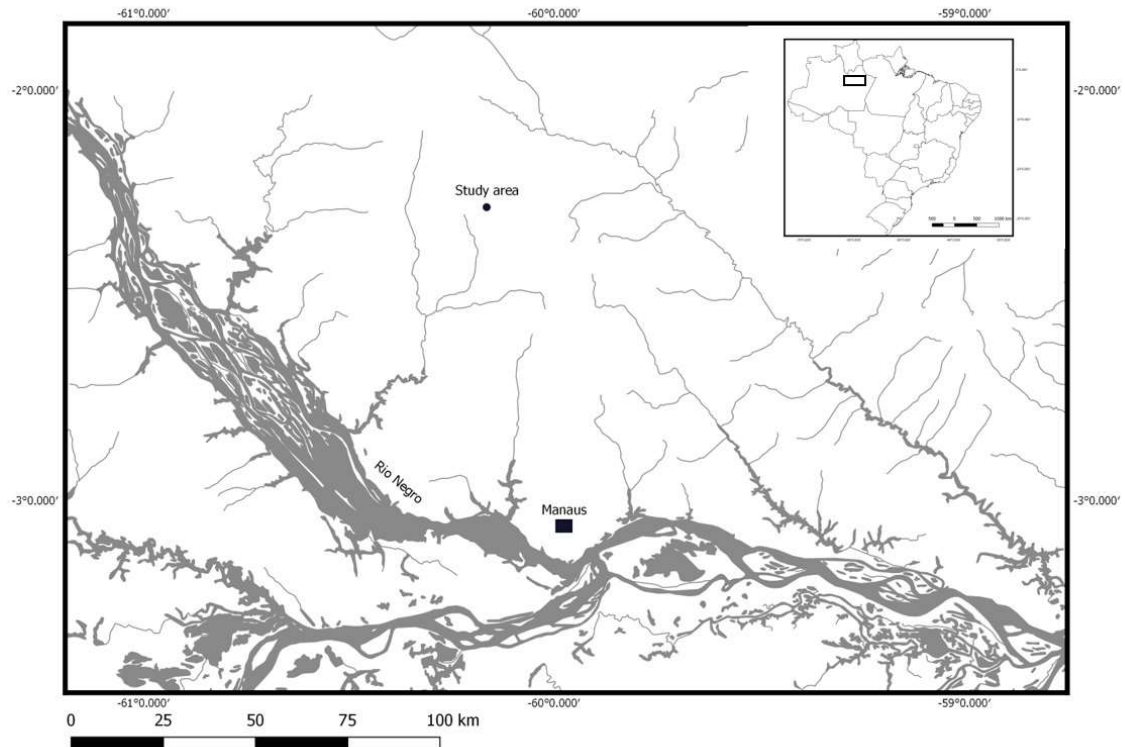
52 **Material e métodos**

53 **Área de estudo**

54 O estudo sobre a dinâmica do uso de habitat de *Gymnorhamphichthys rondoni* foi
55 realizado em um igarapé inserido em uma área de floresta de terra firme prístina contínua
56 na Fazenda Dimona, uma das Áreas de Relevante Interesse Ecológico (ARIE) associadas
57 ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), localizada a
58 aproximadamente 80 km ao norte de Manaus. O igarapé de água clara é tributário do Rio
59 Cuieiras, afluente da margem esquerda do Rio Negro, Amazônia Central Brasileira. O
60 trecho estudado (2°20'19,75"S; 60°6'9,89"W – Figura 10) possui substrato
61 predominantemente de areia com depósitos de liteira grossa, dossel da floresta ripária
62 cobrindo o canal do riacho quase completamente, largura de 1 a 4 metros e profundidade
63 máxima de um metro (Figura 11).

64 Segundo Fisch et al. (1998), a mudança sazonal na região é modulada pela variação
65 na chuva, alternando períodos chuvosos (novembro a março) e secos (maio a setembro).
66 Segundo esses autores, os meses de abril e outubro são meses de transição entre os dois
67 períodos. Entretanto, diferentemente dos grandes rios da Amazônia, os igarapés de terra
68 firme não apresentam pulso de inundação sazonal (Junk et al. 1989). A variação do nível

69 do riacho é controlada predominantemente por chuvas locais, que causam aumento
70 repentino do nível e vazão da água e entrada de elementos alóctones oriundos da floresta
71 ripária, provocando perturbações no substrato. Contudo, após algumas horas ou poucos
72 dias, o nível e a vazão de água retornam às condições anteriores. Essa dinâmica gera um
73 padrão de longo prazo de pulsos pequenos e frequentes no igarapé (Tomasella et al. 2008)
74 que regulam direta e indiretamente as estratégias reprodutivas da assembleia de peixes (e.
75 g. Espírito-Santo et al. 2013).



76

77 Figura 10 Localização da área de estudo em relação a Manaus e ao Brasil.



78

79 Figura 11 Imagem de um trecho do igarapé utilizado para amostragem, com substrato predominantemente
 80 de areia com depósitos de liteira grossa, dossel da floresta ripária cobrindo o canal do riacho quase
 81 completamente, largura de 1 a 4 metros e profundidade máxima de um metro.

82

83

84 **Coleta de dados e sessão de marcação**

85 Percorremos mensalmente entre julho de 2016 e junho de 2017 um trecho de 400
 86 metros do igarapé em busca de indivíduos de *Gymnorhamphichthys rondoni*. Localizamos
 87 os indivíduos com um detector de peixes elétricos (e.g. Crampton et al. 2007) e usamos
 88 redes de mão para coletar os peixes no período diurno, quando os indivíduos permanecem
 89 estacionários, repousando, enterrados na areia (Zuanon et al. 2006).

90 Ao longo dos 400 metros do igarapé, seguindo a direção foz-cabeceira (contra a
 91 correnteza), marcamos o transecto com bandeiras em intervalos de 10 metros para servirem
 92 como orientação espacial ao processo de localização dos indivíduos de *G. rondoni*. Para
 93 cada indivíduo capturado, registramos a sua localização no trecho de igarapé e dados sobre
 94 a profundidade e substrato (areia, seixo, liteira grossa, liteira fina, raiz e tronco) do local de
 95 repouso.

96 Após a captura, os peixes foram mantidos vivos em sacos plásticos
 97 individualizados contendo água do igarapé, por no máximo quatro horas até o
 98 procedimento de marcação. Durante o procedimento de marcação, cada peixe foi
 99 transferido para uma caixa plástica com uma solução contendo água de igarapé

100 (aproximadamente 1 L) e uma gota de Eugenol® para anestesia. Todos os indivíduos
101 capturados foram identificados quanto ao sexo, medidos com paquímetro digital
102 (comprimento total, TL, em centímetros) e comprimento do corpo até o final da nadadeira
103 anal (LEA, em cm). O sexo foi determinado por inspeção visual, utilizando características
104 sexualmente dimórficas descritas por Garcia e Zuanon (em prep. segundo capítulo desta
105 tese). A papila genital das fêmeas é alongada horizontalmente, maior que a dos machos e
106 está localizada na linha vertical abaixo do olho, enquanto que a papila dos machos é
107 alongada verticalmente, menor que a das fêmeas e localizada na linha vertical abaixo da
108 abertura opercular. Além destas características, fêmeas maduras geralmente apresentam
109 ovócitos visíveis por transparência na cavidade abdominal. Os jovens foram considerados
110 indivíduos com LEA menor que 10,5 cm, com base em estudo de Garcia e Zuanon (em
111 prep., primeiro capítulo desta tese), e que não apresentam papila urogenital conspícua.

112 Indivíduos com comprimento total de até 20 cm receberam uma marcação
113 individual utilizando um elastômero fluorescente de aplicação subcutânea (*Visible*
114 *Implant Elastomer* – VIE®, Northwest Marine Technology, USA). Cada indivíduo foi
115 marcado em até três posições em áreas do corpo previamente estabelecidas. A
116 combinação de posições no corpo e de cores de pigmentos formou um código individual
117 dos peixes, como já realizado em outros estudos com peixes de igarapés (e.g. Espírito-
118 Santo et al. 2016). Após a marcação, os peixes foram mantidos vivos em um aquário de
119 aproximadamente 10 litros com água do igarapé, substrato de areia e com aeradores até o
120 dia seguinte para acompanhamento da recuperação dos animais. No dia seguinte, no
121 período da manhã, os peixes foram mantidos em um pequeno cercado de tela de malha
122 fina no leito do igarapé com água corrente por cerca de dez minutos e então devolvidos
123 ao seu local original de captura. Estudos anteriores mostraram que a marcação com o VIE
124 não afeta a taxa de crescimento ou sobrevivência de peixes de riachos, mesmo em
125 indivíduos de pequeno tamanho corporal (e.g., Olsen and Vøllestad 2001; Bushon et al.
126 2007). Indivíduos maiores que 20 cm receberam uma marcação individual com um
127 Passive Integrated Transponder (PIT tag) subcutâneo (1 cm de comprimento) com o
128 auxílio de uma seringa aplicadora. Quando energizado pela aproximação de uma antena
129 eletrificada (Lolygo Systems, AEA080 external stick antena) o PIT tag transmite um
130 código individual que é lido por um dispositivo portátil (Lolygo Systems, Agrident
131 Portable Reader APR350/380) conectado à antena. Nenhum peixe morreu durante o
132 processo de anestesia, marcação e devolução ao ambiente natural.

133 Após a captura inicial (denominada *Resting 1*, dia 0) e o processo de marcação
134 individual, as buscas para recaptura dos peixes marcados ocorreram nos dois dias
135 subsequentes ao registro da posição *Resting 1*. No dia seguinte à captura (08:00 às 9:00
136 h), os peixes foram devolvidos ao ambiente no local exato da captura; no segundo dia,
137 foram feitas buscas nos períodos diurno (8:00 às 12:00 h; quando localizados, a posição
138 dos indivíduos foi codificada como *Resting 2*) e noturno (20:00 às 23:59 h – codificada
139 como *Activity*); no terceiro dia, foi realizada uma nova busca no período diurno (8:00 às
140 12:00 h – codificada como *Resting 3* (no caso de sucesso de localização e identificação
141 dos indivíduos). Nas sessões de recaptura, o peixe era localizado com uso do detector de
142 peixes elétricos; quando um peixe era detectado, nenhuma manipulação era feita para
143 evitar a fuga do indivíduo. O primeiro procedimento foi verificar com o leitor de PIT tags
144 junto à superfície da areia se o peixe havia recebido a etiqueta eletrônica. Caso positivo,
145 eram registrados o código do peixe, a sua localização no igarapé, a profundidade do local
146 e o tipo de substrato. Caso o leitor de PIT tags não indicasse uma leitura positiva, o
147 indivíduo era capturado com redes de mão, coletando uma porção do substrato onde o
148 peixe estava enterrado. Se o peixe tivesse marcas de elastômeros, eram anotadas a sua
149 identidade, posição no igarapé e as variáveis de habitat e o peixe era devolvido
150 imediatamente ao local original de captura. A soltura do indivíduo era feita
151 cuidadosamente, de forma a minimizar o estresse decorrente da captura e diminuir a
152 possibilidade de que o indivíduo se deslocasse imediatamente para outro local e fosse
153 detectado novamente naquela mesma sessão de buscas. Caso o peixe coletado ainda não
154 tivesse sido marcado, ele era registrado como um peixe novo no sistema, mas não era
155 submetido ao processo de marcação individual, ou seja, não era incluído no estudo de uso
156 individual do espaço. As sessões de busca, marcação e recaptura foram repetidas
157 mensalmente no trecho de igarapé estudado durante 12 meses, abrangendo um ciclo sazonal
158 completo. Todos os procedimentos deste estudo envolvendo animais estavam de acordo e
159 foram devidamente aprovados pelo Comitê de Ética em Uso Animal (CEUA / INPA,
160 protocolo nº 022/2016).

161

162 **Análise de dados**

163 Para testar se o tamanho do corpo variava com o período reprodutivo, foram
164 utilizados os períodos estabelecidos no estudo de Garcia e Zuanon (em prep., primeiro
165 capítulo desta Tese). Nesse estudo baseado na análise de estádios de maturação gonadal,
166 mostramos que o período reprodutivo da espécie se concentrou nos meses de dezembro a

167 março, e foi codificado aqui como durante a reprodução (*During*); os meses anteriores
168 (julho a novembro de 2016) foram considerados como preparatórios para a reprodução
169 (codificados aqui como *Pre*) e meses após o período reprodutivo (abril a junho de 2017)
170 foram considerados como o período de recuperação e/ou repouso após a reprodução
171 (codificados aqui como *Post*). Cabe salientar que o estudo de reprodução mencionado
172 acima foi realizado concomitantemente com o presente estudo, em um trecho do mesmo
173 igarapé a uma distância de aproximadamente 2 quilômetros a montante.

174 Inicialmente foi utilizada uma ANOVA de uma via para verificar se o tamanho
175 dos indivíduos (LEA) diferia entre os períodos *Pre*, *During* e *Post*. Em caso de diferença
176 significativa, para verificar quais períodos reprodutivos diferiam entre si, foi utilizado o
177 teste de Tukey *a posteriori*.

178 Para testar se o deslocamento de indivíduos jovens, machos e fêmeas adultos
179 variava entre os eventos de coleta, primeiramente foram selecionados os indivíduos que
180 foram recapturados e calculado o deslocamento individual entre eventos subsequentes.
181 Posteriormente, foi plotada os valores dos deslocamentos das fêmeas, machos e jovens
182 separadamente e realizada uma Análise de Variância.

183 Posteriormente, foram testados qual(is) fator(es) teria(m) influência sobre a
184 distribuição espacial dos indivíduos na população: (1) período reprodutivo e/ou (2)
185 características do micro-habitat dos locais de repouso diurno. Para avaliar o efeito do
186 período reprodutivo, foi plotada a frequência de capturas dos indivíduos para cada período
187 e analisadas visualmente as eventuais alterações.

188 Para demonstrar como os indivíduos de *G. rondoni* se distribuíram espacialmente
189 ao longo dos períodos do ciclo reprodutivo, foi elaborado um “mapa de calor” (função
190 `plot_ly` do pacote `plotly`, `type=heatmap`, no ambiente de programação RStudio) com a
191 frequência de registros de indivíduos por local, separadamente para os três períodos do
192 ciclo reprodutivo (*Pre*, *During* e *Post*). Através de inspeção visual, foi verificado quantos
193 locais tinham maior frequência de registros de ocorrência de indivíduos de *G. rondoni*.

194 Para verificar se os indivíduos selecionavam o local de repouso em função das
195 características físicas do microhabitat, foram considerados dois parâmetros: (1)
196 profundidade média e (2) porcentagem média de areia na seção do igarapé onde o peixe
197 havia sido registrado. Estes parâmetros foram mensurados em seções transversais do
198 canal do igarapé, utilizando a metodologia descrita em Mendonça et al. (2005) para
199 profundidade do canal e composição do substrato. Essas variáveis foram mensuradas
200 mensalmente em 41 pontos fixos e equidistantes (10 metros um do outro) ao longo do

201 trecho de 400 metros no igarapé. A profundidade média na secção transversal do igarapé
 202 em cada ponto foi utilizada para representar a variação mensal nesse parâmetro.
 203 Posteriormente, esses valores de profundidade média mensal foram utilizados para
 204 calcular a profundidade média para cada período (*Pre; During; Post*). Portanto, no final,
 205 foram gerados 41 valores de profundidade média, (um para cada ponto amostral, a cada
 206 10 metros) para cada período. Já a porcentagem de areia foi calculada quando avaliamos
 207 a composição do substrato em cada secção. O procedimento para calcular os valores de
 208 cobertura de areia no substrato foi o mesmo utilizado no cálculo da profundidade média.
 209 Assim, para cada trecho de 10 metros foram obtidos valores médios de profundidade e de
 210 porcentagem de areia como variáveis explicativas e a abundância de *G. rondoni* como
 211 variável resposta, e com isso realizamos uma Análise de Regressão Linear Múltipla ($\alpha=$
 212 0,05).

213

214 **Resultados**

215 Durante o período total de amostragens (12 meses e 48 eventos de amostragem)
 216 foram capturados e marcados 49 indivíduos de *G. rondoni*, sendo 13 fêmeas adultas, 13
 217 machos adultos e 23 jovens cujo sexo não foi identificado (Tabela 1). Todos os indivíduos
 218 foram inicialmente encontrados em repouso enterrados no substrato arenoso durante o
 219 dia. Durante a coleta noturna (*Activity*), foram encontrados alguns indivíduos forrageando
 220 e se alimentando próximos às respectivas áreas de repouso (dados não apresentados).

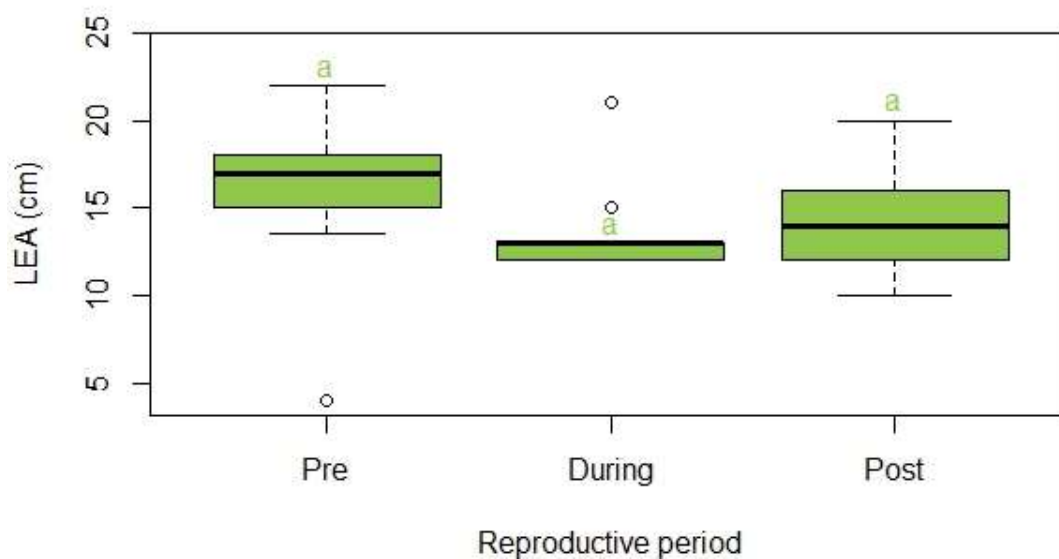
221

222 Tabela 1 Abundância de fêmeas, machos e jovens de *Gymnorhamphichthys rondoni*, no período antes da
 223 reprodução (pre - julho a novembro de 2016), durante a reprodução (during - dezembro de 2016 a março
 224 de 2017) e após o período de reprodução (post - abril a junho de 2017) no igarapé da Fazenda Dimona,
 225 Amazonas, Brasil, num total de 48 eventos de coleta.

	Pre	During	Post	Total
Female	9	0	4	13
Male	7	3	3	13
Juvenile	1	18	4	23
Total	17	21	11	49

226

227 Não houve diferença no tamanho dos indivíduos (LEA) por período do ciclo
 228 reprodutivo (ANOVA, $F = 2,996$, g. l. = 46,2, $P = 0,0598$, Figura 12).



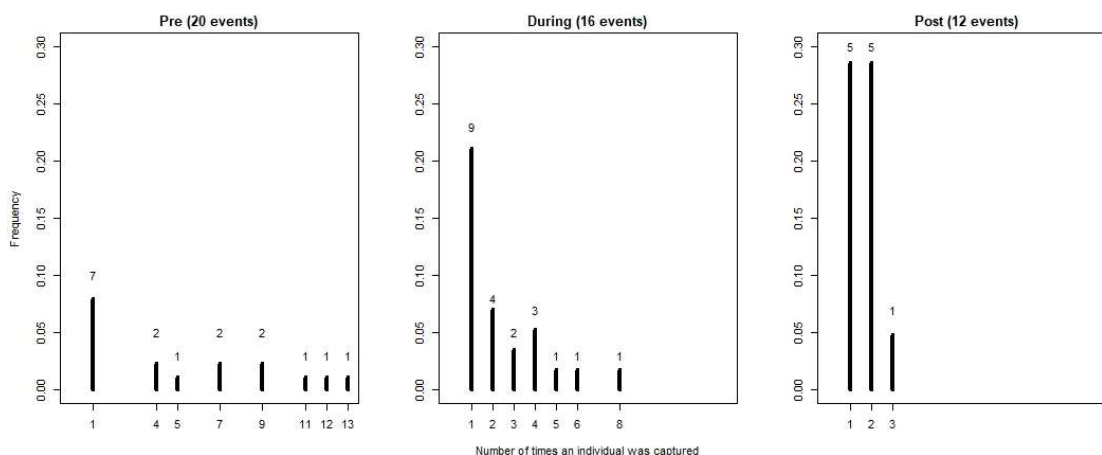
229

230 Figura 12 Variação do tamanho do corpo (LEA, em cm) de indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni*
 231 capturados antes (Pre - Julho a Novembro de 2016, n=17), durante (During - Dezembro de 2016 a Março
 232 de 2017, n=23) e após a reprodução (Post - Abril a Junho de 2017, n=9) no igarapé da Fazenda Dimona,
 233 Amazonas, Brasil. Cada caixa inclui os dados entre o 1º e 3º quartil, a mediana é representada pela linha
 234 horizontal dentro da caixa. Valores máximos e mínimos estão marcados pelas linhas horizontais fora da
 235 caixa e os *outliers* estão representando como círculos vazios. Letras idênticas indicam ausência de
 236 diferença significativa ($p > 0,05$) pelo teste de Tukey.

237

238 Na Figura 13, é apresentada a distribuição das frequências das (re)capturas dos
 239 indivíduos de *G. rondoni*, onde pode ser notado que quase metade dos indivíduos foi
 240 capturada somente uma vez ($Pre = 41,2\%$, $During = 50\%$, $Post = 46,1\%$). Também fica
 241 evidente a diminuição no número máximo de vezes que os indivíduos foram recapturados
 242 ao longo do estudo (38,5% do período pré-reprodutivo para o período reprodutivo, e
 243 62,5% entre o período reprodutivo e o pós-reprodutivo).

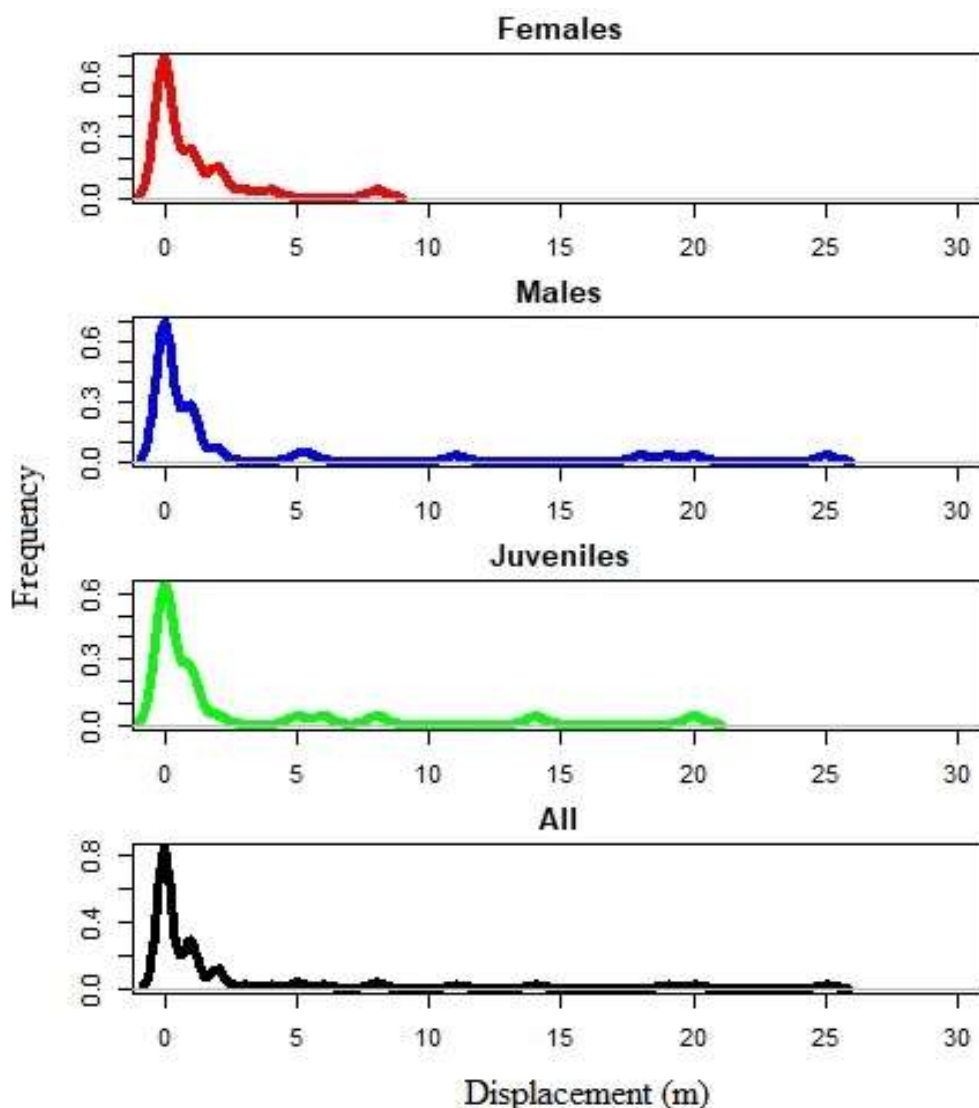
244



245

246 Figura 13 Distribuição das frequências de (re)capturas por período reprodutivo. O número acima de cada
 247 barra representa o número absoluto de indivíduos com aquela frequência de (re)captura. A frequência "1"
 248 representa os indivíduos que foram capturados pela primeira vez e não foram mais recapturados

249 Quando considerados os deslocamento entre os eventos de coleta (ou seja, as
250 distâncias entre os locais de recaptura de um mesmo indivíduo em eventos subsequentes),
251 as fêmeas se deslocaram no máximo nove metros entre dois eventos subsequentes, sendo
252 que 77,8% se deslocaram menos de dois metros (Figura 14). Os machos se deslocaram
253 até 27 metros entre eventos subsequentes, mas 76,5% deles se deslocaram menos de dois
254 metros (o que equivale a cerca de 10 tamanhos corporais de indivíduos adultos). Os jovens
255 se deslocaram até 21 metros, mas a maioria desses indivíduos (80%) também se deslocou
256 menos de dois metros. Para a população como um todo, 78% dos indivíduos se
257 deslocaram menos de dois metros entre eventos de coleta. As distâncias entre locais de
258 recaptura de fêmeas em amostragens subsequentes foram menores que as dos machos (F
259 $= 0,0727$, g.l. = 30, $P < 0,001$), e do que as dos jovens ($F = 0,1266$, g.l. = 30, $P < 0,001$).
260 Entretanto, os deslocamentos de machos e jovens não foram diferentes entre si ($F =$
261 $0,5739$, g.l. = 30, $P = 0,1309$).

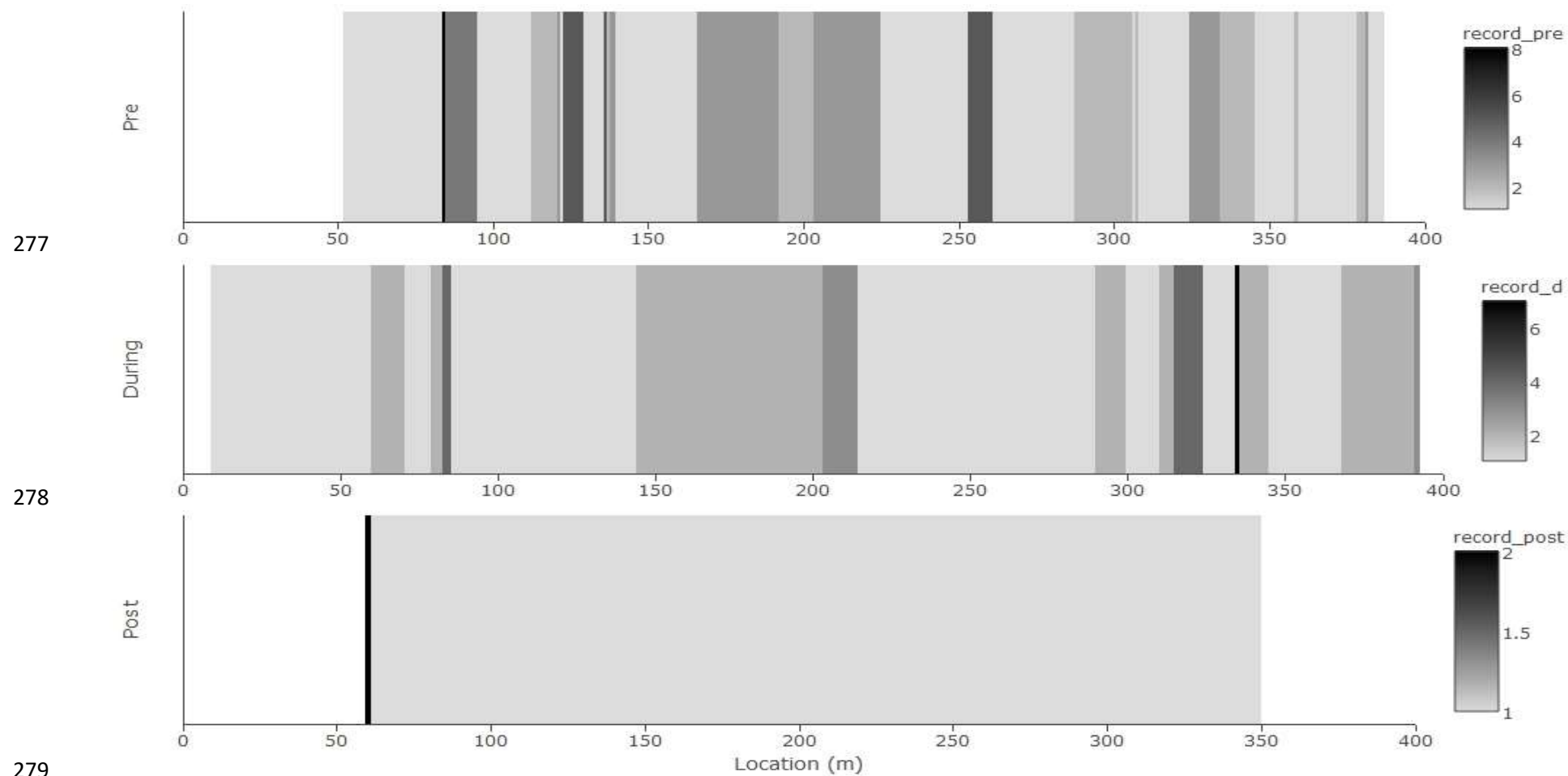


262

263 Figura 14 Deslocamento de fêmeas (linha vermelha), machos (linha azul), jovens (linha verde) e todos os
 264 indivíduos (linha preta) de *Gymnorhamphichthys rondoni* no igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas,
 265 Brasil entre julho de 2016 a junho de 2017

266

A Figura 6 mostra a frequência de registros de ocorrência dos indivíduos de *G. rondoni*
 267 ao longo do trecho de 400 m do igarapé. Considerando o período total de estudo (12 meses e 48
 268 eventos de amostragem), em 49,3% dos locais registramos indivíduos somente uma vez; poucos
 269 locais (9%) acumularam mais de cinco registros. Quando consideramos a frequência de
 270 ocorrência de registros dos indivíduos de *G. rondoni* ao longo do trecho de igarapé em cada
 271 período do ciclo reprodutivo, no período pré-reprodutivo (Figura 15a), em 48,8% dos locais
 272 registramos indivíduos somente uma vez. Somente em 9% dos locais, encontramos mais de cinco
 273 registros. No período reprodutivo (Figura 15b), em 51,6% dos locais obtivemos apenas um
 274 registro de ocorrência e em somente um local havia mais de cinco registros. No período após a
 275 reprodução (Figura 15c), em apenas 5% dos locais obtivemos mais de dois registros de
 276 indivíduos.

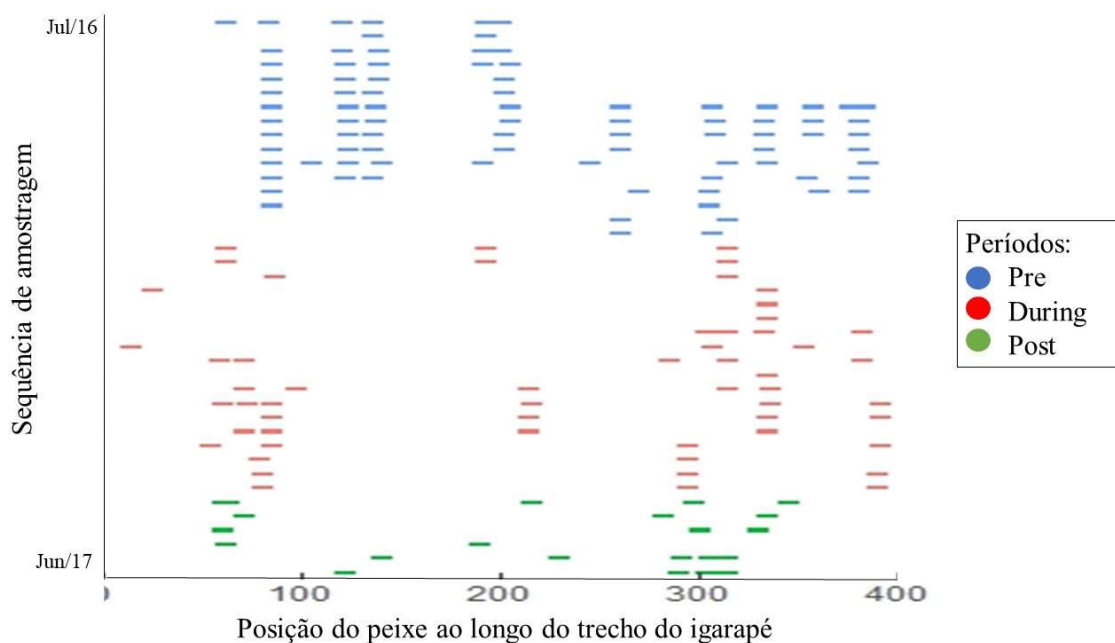


280 Figura 15. Mapa de calor ilustrando a frequência de registros de indivíduos de *Gymnorhamphychthys rondoni* por local ao longo do trecho de amostragem (400 metros) no
 281 igarapé da Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. a) antes do período reprodutivo (Pre - Julho a Novembro de 2016), b) durante o período reprodutivo (During - Dezembro de
 282 2016 a Março de 2017) e c) após a reprodução (Post - Abril a Junho de 2017). Tons mais escuros indicam maiores frequências de ocorrência de indivíduos.

283

284 Indivíduos de *G. rondoni* foram observados enterrados no substrato durante o dia
 285 em locais com profundidades variando desde 10 cm até 1 metro (Média = 40,0 cm, DP =
 286 16,83). A porcentagem de cobertura de areia no substrato variou entre 88,8 a 42,4% nas
 287 seções de 10 m de comprimento ao longo do trecho de 400 m do igarapé (Média = 61,4
 288 %, DP = 9,3 %). A profundidade média e a porcentagem média de areia nos trechos de
 289 coleta não explicaram a abundância dos indivíduos de *G. rondoni* quando consideramos
 290 o período de amostragem completo ($F = 0,6886$, g.l. = 38, $P = 0,50$), ou os períodos
 291 reprodutivos separados (Pre $F = 0,0915$, g.l. = 38, $P = 0,91$; During $F = 0,8177$, g.l. = 38,
 292 $P = 0,45$; Post $F = 2,341$, g.l. = 37, $P = 0,11$).

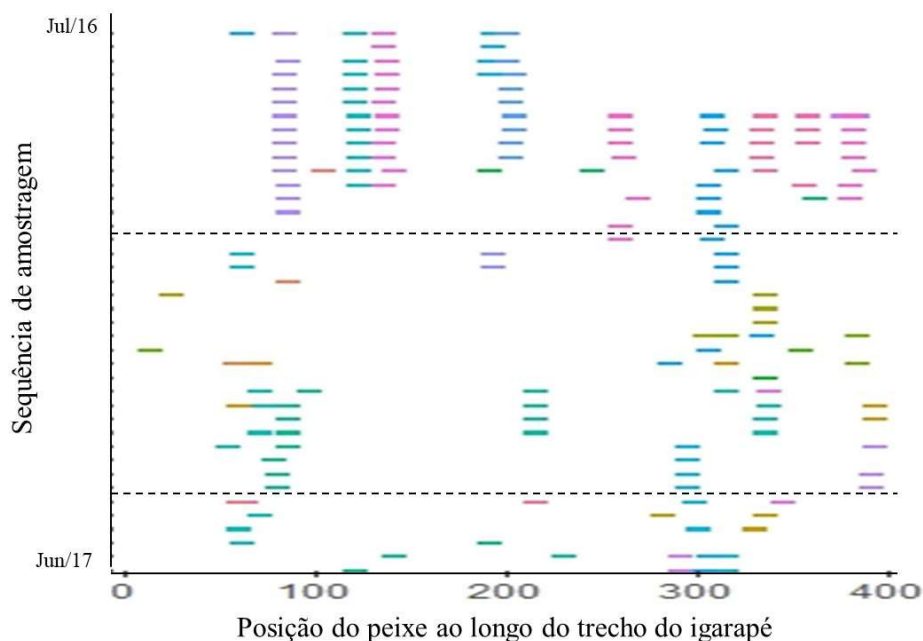
293 Na Figura 16 e Figura 17 vemos a posição dos indivíduos no trecho do igarapé ao
 294 longo do tempo. Na Figura 16, onde as posições estão diferenciadas pelos períodos (pre,
 295 during e post, podemos perceber que no período pré reprodutivo, os indivíduos estavam
 296 regularmente espaçados e com o passar do tempo, durante o período reprodutivo e após
 297 o período reprodutivo, o padrão fica mais fraco. Já na Figura 17, as posições estão
 298 diferenciadas por indivíduos, cada cor representa um indivíduo. Podemos perceber nesta
 299 figura que diversos indivíduos foram recapturados exatamente nos mesmos locais por até
 300 13 eventos seguidos (mais de 3 meses).



301

302 Figura 16. Posição dos indivíduos de *Gymnorhamphichthys rondoni* (n= 49) ao longo do igarapé da
 303 Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. No eixo x, está representada a extensão de 400 metros do igarapé e
 304 no eixo y, representamos os eventos de captura no tempo (julho de 2016 a junho de 2017). As cores
 305 representam os períodos reprodutivos (Pre - julho a novembro de 2016, During - dezembro de 2016 a
 306 março de 2017, Post - abril a junho de 2017).

307



308

309 Figura 17. Posição dos indivíduos de *Gymnorhamphichthys rondoni* (n= 49) ao longo do igarapé da
 310 Fazenda Dimona, Amazonas, Brasil. No eixo x, está representada a extensão de 400 metros do igarapé e
 311 no eixo y, representamos os eventos de captura no tempo (julho de 2016 a junho de 2017). As cores
 312 representam cada indivíduo coletado e marcado

313

314

Discussão

315

316

317

318

319

320

321

322

323

324

325

Durante os estudos realizados em um igarapé de terra firme da Amazônia central, não houve diferença significativa no tamanho médio dos indivíduos de *Gymnorhamphichthys rondoni* ao longo do ciclo reprodutivo. Entretanto, 78% dos indivíduos recapturados em eventos subsequentes haviam se deslocado no máximo até 2 metros, e o deslocamento máximo registrado foi de 27 metros. Além disso, as fêmeas se deslocaram menos que os machos e estes se deslocam tanto quanto indivíduos jovens. Foi observado também que os indivíduos são fiéis ao sítio de descanso, com média de 59,8% de recapturas no mesmo trecho de igarapé durante o período de 12 meses do estudo. Por fim, a localização dos indivíduos de *G. rondoni* em repouso durante o dia variou ao longo do período de estudo, mas não pode ser explicada pela profundidade do local e nem pela porcentagem do leito coberta por areia.

326

327

328

329

330

A baixa taxa de deslocamento dos indivíduos de *G. rondoni* está de acordo com o “Paradigma do Movimento Restrito” proposto por Gerking (1959) para peixes de riachos. Segundo esse autor, a maioria dos adultos de espécies de peixes de riachos são sedentários e passam a vida em trechos restritos (20 – 50 m). Além disso, foi observado que machos se deslocam tanto quanto jovens e mais do que fêmeas, o que pode estar relacionado à

331 exploração do ambiente e busca por alimento e por locais adequados para repouso sob a
332 areia (adultos e jovens) ou à busca ativa por uma parceira sexual pelos machos adultos
333 (Andersson 1994). O menor deslocamento de fêmeas adultas pode estar relacionado ao
334 seu papel predominante na seleção sexual (Siroet 2001, Andersson and Simmons 2006).
335 Ademais, seria esperado que, no período reprodutivo, os machos se deslocassem mais que
336 no período pre-reprodutivo, mas o baixo número amostral impediu análises neste sentido.

337 O padrão de deslocamento diferenciado entre machos e fêmeas de *G. rondoni* foi
338 diferente do encontrado para outra espécie de peixe elétrico, *Brachyhypopomus*
339 *pinnicaudatus*, onde as fêmeas se deslocaram duas vezes mais que os machos (Miranda
340 et al. 2008). Esses autores hipotetizaram que os machos dessa espécie têm pequenas áreas
341 de vida e/ou defenderiam territórios, e as fêmeas têm áreas de vida maiores e poderiam
342 ter maior probabilidade de interações com múltiplos parceiros reprodutivos potenciais.
343 Os autores postulam que *B. pinnicaudatus* possui sistema de acasalamento poligínico ou
344 poliginândrico, talvez assemelhando-se ao “exploded lek” ou ninho iteróparo
345 poliginândrico. Entretanto, diferentemente de *G. rondoni*, os indivíduos de *B.*
346 *pinnicaudatus* apresentam algum tipo de agregação social, tanto no período de descanso
347 quanto no período ativo e ficam associados a plantas aquáticas (Miranda et al. 2008), e
348 talvez os fatores motivadores sejam diferentes nas duas espécies fazendo com que tenham
349 sistemas de acasalamento diferentes. Em *G. rondoni* os machos procurariam as fêmeas e,
350 caso aceitas, acompanhariam-nas até os locais de desova, enquanto que em *B.*
351 *pinnicaudatus* as fêmeas visitariam os territórios de machos, inspecionando-os e
352 decidindo se desovariam com eles ou não. Portanto, enquanto que em *B. pinnicaudatus*,
353 o sistema de acasalamento poderia envolver poliginia ou poliginandria, como proposto
354 por Miranda et al. (2008);, em *G. rondoni* o sistema poderia envolver monogamia,
355 poliandria ou poliginandria (Alcock 2005). Entretanto, mais estudos precisam ser feitos
356 para testar essas hipóteses.

357 Aparentemente *G. rondoni* é fiel ao sítio de descanso e área de forrageamento,
358 pois os mesmos indivíduos foram encontrados repetidamente nos mesmos locais ou em
359 locais muito próximos em eventos de coleta subsequentes. Entretanto, não há evidências
360 de que esta fidelidade esteja ligada às características abióticas mensuradas no presente
361 estudo (proporção de areia cobrindo o substrato ou a profundidade do local no igarapé).
362 Três alternativas poderiam explicar a aparente fidelidade ao sítio de descanso e área de
363 forrageamento: (1) características de granulometria e de compactação da areia, (2)

364 disponibilidade de alimento e (3) baixa densidade de indivíduos no trecho de estudo,
365 associada a uma estratégia de forrageamento ótimo.

366 Sabe-se que *G. rondoni* repousa enterrado no substrato durante o dia (Zuanon et
367 al. 2006). Para isso, ele precisa que a areia não seja muito compactada para que ele
368 consiga penetrar e para que haja fluxo de água e oxigênio entre as partículas durante o
369 período de repouso. Além de *G. rondoni*, outras quatro espécies de peixes psamófilos se
370 enterram na areia no mesmo tipo de igarapé: *Stauroglanis gouldingi*, *Pygidianops*
371 *amphioxus* (Trichomycteridae), "*Imparfinis*" *pristos* e *Mastiglanis asopos*
372 (Heptapteridae) (Zuanon et al. 2006, Carvalho et al. 2013). A psamofilia, que é a
373 capacidade de habitar áreas arenosas, está presente em outros grupos de animais (aranhas:
374 Henschel 1997, collembolas: Thibaud and Christian 1997, formigas-leão: Fertin and
375 Casas 2006, serpentes: Kiefer 2008, lagartos: Lamb and Bauer 2015, moscas: Roháček
376 2015) e os organismos psamófilos requerem um conjunto de características ecológicas
377 altamente especializadas. Em um estudo com formigas-leão (Devetak et al. 2012), os
378 autores registraram que os indivíduos selecionam os habitats pela compactação da areia.
379 Entretanto, até onde sabemos, a maioria dos equipamentos que medem a compactação de
380 areia ou solo, calculam-na indiretamente pela penetração de água, ou seja, quanto maior
381 a penetração da água, menor a compactação da areia ou solo (Vieira et al. 2004, Gotze et
382 al. 2016, Singh et al. 2017, Bogunovic et al. 2018). Estas metodologias impossibilitam
383 estudos em ambientes aquáticos, portanto, para avaliar se *G. rondoni* e outras espécies
384 aquáticas psamófilas escolhem e permanecem em sítios devido a compactação da areia
385 será necessário desenvolver uma metodologia que calcule diretamente ou indiretamente
386 a compactação da areia em ambientes aquáticos.

387 Outra alternativa que poderia explicar a aparente fidelidade ao sítio de descanso e
388 área de forrageamento seria a disponibilidade de alimento. *Gymnorhamphichthys rondoni*
389 se alimenta predominantemente de pequenas larvas de insetos e de microcrustáceos
390 (Zuanon et al. 2006, Carvalho 2008, Tesk et al. 2014, Soares et al. 2017) que vivem
391 enterrados na areia ou entre radículas de plantas neste tipo de igarapé (Fidelis et al. 2008).
392 É possível que os locais que os indivíduos utilizam para repouso e forrageio tenham uma
393 disponibilidade maior de alimento que justifique a fidelidade ao sítio, o que necessita ser
394 adequadamente testado. Além disso, é possível que a baixa densidade de *G. rondoni* no
395 local de estudo possibilite ao indivíduo escolher um sítio de repouso e forrageamento.
396 Segundo Davies et al. (2012), na ausência de competidores, os primeiros indivíduos
397 simplesmente ocupariam os melhores habitats em termos de disponibilidade de recursos,

398 e a permanência (manifestada como fidelidade ao sítio) poderia ser explicada pela teoria
399 do forrageamento ótimo (McArthur and Pianka 1966), onde o indivíduo ocuparia os
400 mesmos locais no trecho de igarapé até que os recursos alimentares ficassem escassos.

401 Além da fidelidade do sítio, no presente estudo foi observado que indivíduos
402 adultos foram encontrados sozinhos, enquanto que jovens formaram agregações em
403 algumas ocasiões. Como *G. rondoni* é um peixe-elétrico e se orienta por campos elétricos
404 (Moller 1995, Bullock et al. 2005), o espaçamento entre os indivíduos possivelmente é
405 regulado pela percepção das descargas do órgão elétrico (DOEs) de indivíduos vizinhos.
406 Também é possível que haja uma distância mínima na qual o campo elétrico de um
407 indivíduo não interfira no campo elétrico de outro. Quando ocorre essa interferência, os
408 indivíduos precisam se adaptar ao sinal interferente, modificando sua DOE em um
409 comportamento conhecido como *Jamming Avoidance Response* - JAR (Bullock et al.
410 1972, Bates et al. 2008). Diversos autores como Heiligenberg (1986), Metzner (1999), e
411 Zupanc e Bullock (2005) discutem os mecanismos neurofisiológicos do JAR e
412 argumentam que modular a própria DOE sempre que encontrar um outro indivíduo
413 poderia ser caro metabolicamente. É possível que esse elevado custo metabólico explique
414 por que entre mais de 240 espécies de Gymnotiformes (Ferraris et al. 2017), muito poucas
415 apresentam hábitos sociais ou gregários (*Eigenmannia*: Kramer and Oto 1988,
416 *Brachyhypopomus pinnicaudatus*: Franchina et al. 2001, *Gymnotus carapo*, *G.*
417 *mamiraua*: Crampton and Hopkins 2005). Entretanto, parece que o custo da modulação
418 da DOE para os jovens não é tão prejudicial, pois agregações de jovens de *G. rondoni*
419 foram anteriormente registradas por Schwassmann (1976), Alves-Gomes (1997) e por
420 Garcia e Zuanon (em prep., primeiro capítulo desta tese). Assim, é provável que a
421 interação entre indivíduos de uma população funcione como uma propriedade emergente
422 da comunidade, modulando o uso do espaço pelos indivíduos, o que Cordeiro e
423 colaboradores (2018) chamam de “paisagem social”. Por exemplo, a posição de um
424 indivíduo jovem pode interferir na posição de outro ao sinalizar que aquele local seja de
425 boa qualidade. Esse comportamento seria modificado na fase adulta, quando a
426 distribuição dos indivíduos seria regulada por interações competitivas. Entretanto, não
427 houve registros de confrontos entre adultos durante a fase de atividade noturna
428 (observações diretas, dados não apresentados), talvez porque a densidade populacional
429 do local de estudo seja baixa. Se esta hipótese estiver correta, seria possível testá-la
430 aumentando experimentalmente a densidade populacional de grupos de adultos e jovens,

431 com a expectativa de que ocorressem confrontos entre os primeiros e tolerância entre os
432 últimos.

433

434 **Agradecimentos**

435 Agradecemos a J.Lopes, D. Bastos, E. Borghezán e C. Gualberto pela assistência
436 no campo. Logística de campo e apoio financeiro foram providos pelo Programa PDBFF
437 de Auxílio-Pesquisa Thomas Lovejoy e pela DISER-INPA. EQG recebeu bolsa de
438 pesquisa da CAPES (2014-2018) e JZ recebeu bolsa de produtividade do CNPq
439 (#313183/2014-7).

440

441 **Referências**

442 Alcock J (2005) *Animal Behavior: an evolutionary approach*. 8th edition. Sinauer.

443 640pp.

444 Alves-Gomes JA (1997) Informações preliminares sobre a bioecologia de peixes
445 elétricos (Ordem Gymnotiformes) em Roraima. In: Barbosa RI, Ferreira EJC,
446 Casteli3n EG (eds). *Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima*. Manaus:
447 Attema. p.509-555.

448 Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton. 599p.

449 Andersson M, Simmons LW (2006) Sexual selection and mate choice. *Trends in*
450 *Ecology & Evolution* 21 (6): 296-302. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.015>

451 Barriga JP, Espin3s NA, Chiarello-Sosa, Battini MA (2013) The importance of
452 substrate size and interstitial space in the microhabitat selection by the stream-
453 dwelling catfish *Hatcheria macraei* (Actinopterygii, Trichomycteridae).

454 *Hydrobiologia* 705: 191-206. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1398-0>

455 Barthem RB, Goulding M, Leite RG, Cañas C, Forsberg B, Venticinque E, Petry P,
456 Ribeiro MLB, Chuctaya J, Mercado A (2017) Goliath catfish spawning in the far
457 western Amazon confirmed by the distribution of mature adults, drifting larvae and
458 migrating juveniles. *Scientific Reports* 7 (1): 41784

459 <http://dx.doi.org/10.1038/srep41784>.

460 Bates ME, Stamper AS, Simmons JA (2008) Jamming avoidance response of big brown
461 bats in target detection. *The Journal of Experimental Biology* 211, 106-113.

- 462 Bogunovic I, Pereira P, Kistic I, Sajko K, Sraka M (2018) Tillage management impacts
463 on soils compaction, erosion and crop yield in Stagnosols (Croatia). *Catena* 160:
464 376-384. <http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2017.10.009>
- 465 Bonner SJ, Schwarz CJ (2011) Smoothing population size estimates for time-stratified
466 mark–recapture experiments using Bayesian p-splines. *Biometrics* 67: 1498-1507.
467 <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2011.01599.x>
- 468 Borgo D, Catani AP, Ribeiro GC, Pichler HA, Hostim-Silva M, Clezar L, Santos LO,
469 Spach HL (2015) Are the fish distribution patterns in an open coastal lagoon in the
470 subtropical west Atlantic influenced by spatial and seasonal variations? *Biotemas* 28
471 (3): 93-105.
- 472 Bullock TH, Hamstra RH, Scheich H (1972) The Jamming Avoidance Response of high
473 frequency electric fish. *Journal of Comparative Physiology* 77:1-48
- 474 Bullock TH, Hopkins CD, Popper AN, Fay RR (2005) *Electroreception*. New York,
475 Springer Handbook of Auditory Research.
- 476 Bushon AM, Stunz GW, Reese MM (2007) Evaluation of visible implant elastomer for
477 marking juvenile red drum. *North American Journal of Fisheries Management* 27:
478 460-464. <https://doi.org/10.1577/M06-157.1>
- 479 Carvalho LN (2008) História natural de peixes de igarapés amazônicos: utilizando a
480 abordagem do Conceito do Rio Contínuo. Dissertation, Instituto Nacional de
481 Pesquisas da Amazônia / Universidade Federal do Amazonas.
- 482 Carvalho TP (2013) Systematics and Evolution of the toothless knifefishes
483 Rhamphichthyoidea Mago-Leccia (Actinopterygii: Gymnotiformes): Diversification
484 in South American Freshwaters. Dissertation. University of Louisiana at Lafayette.
- 485 Catano LB, Barton MB, Boswell KM, Burkelile DE (2017) Predator identity and time
486 of day interact to shape the risk–reward trade-off for herbivorous coral reef fishes.
487 *Oecologia* 183: 763-773. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3794-z>
- 488 Cordeiro EMG, Campbell JF, Phillips TW, With KA (2018) Behavioral and social
489 mechanisms behind pattern formation: an experimental study of animal movement.
490 *Landscape Ecology* 33: 1881-1894. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0713-1>
- 491 Cossete C, Rodriguez MA (2004) Summer use of a small stream by fish and crayfish
492 and exchanges with adjacent lentic macrohabitats. *Freshwater Biology* 49: 931-944.
- 493 Cowen L, Schwarz CJ (2005) Capture-recapture studies using radio telemetry with
494 premature radio-tag failure. *Biometrics* 61: 657-664. [https://doi.org/10.1111/j.1541-](https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00348.x)
495 [0420.2005.00348.x](https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00348.x)

- 496 Crampton WGR, Hopkins CD (2005) Nesting and paternal care in the weakly electric
497 fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult
498 electric organ discharges of two species. *Copeia* 1: 48-60.
- 499 Crampton WGR, Wells JK, Smyth C, Walz SA (2007). Design and construction of an
500 Electric Fish Finder. *Neotropical Ichthyology* 5(3):425-428.
- 501 Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) *An Introduction to behavioural ecology*. Oxford,
502 Wiley Blackwell.
- 503 Davis K, Carlson PM, Bradley D, Warner RR, Caselle JE (2017) Predation risk
504 influences feeding rates but competition structures space use for a common Pacific
505 parrotfish. *Oecologia* 184: 139-149. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3857-9>
- 506 Devetak D, Novak T, Janzekovic F (2012) Effect of substrate density on behaviour of
507 antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Oecologica* 43: 1-7.
- 508 Espírito-Santo EMV, Rodríguez MA, Zuanon J (2013) Reproductive strategies of
509 Amazonian stream fishes and their fine-scale use of habitat are ordered along a
510 hydrological gradient. *Freshwater Biology* 58: 2494-2504.
511 <https://doi.org/10.1111/fwb.12225>
- 512 Espírito-Santo HMV, Rodrigues MA, Zuanon J (2016) Strategies to avoid the trap:
513 stream fish use fine-scale hydrological cues to move between the stream channel and
514 temporary pools. *Hydrobiologia* 792: 183-194. [https://doi.org/10.1007/s10750-016-](https://doi.org/10.1007/s10750-016-3054-6)
515 [3054-6](https://doi.org/10.1007/s10750-016-3054-6)
- 516 Ferraris CJ, de Santana CD, Vari RV (2017) Checklist of Gymnotiformes
517 (Osteichthyes: Ostariophysi) and catalogue of primary. *Neotropical Ichthyology*
518 15(1): e160067. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160067>
- 519 Fertin A, Casas J (2006) Efficiency of antlion trap construction. *The Journal of*
520 *Experimental Biology* 209: 3510-3515. <https://doi.org/10.1242/jeb.02401>
- 521 Fidelis L, Nessimian JL, Hamada N (2008) Distribuição especial de insetos aquáticos
522 em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. *Acta Amazônica* 38 (1): 127-
523 134.
- 524 Fisch G, Marengo JA, Nobre AC (1998) Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia.
525 *Acta Amazônica*, 2(28): 101-126.
- 526 Franchina CR, Salazar VL, Volmar CH, Stoddard PK (2001) Plasticity of the electric
527 organ discharge waveform of male *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. II. Social
528 effects. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 45-52.

- 529 Gerking SD (1959) The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews of*
530 *the Cambridge Philosophical Society* 34(2):221-42.
- 531 Gorman OT, Karr JR (1978) Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59
532 (3): 507-515. <https://doi.org/10.2307/1936581>
- 533 Gotze P, Rücknagel J, Jacobs A, Märländer B, Koch HJ, Christen O (2016)
534 Environmental impacts of different crop rotations in terms of soil compaction.
535 *Journal of Environmental Management* 181: 54-63.
536 <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.05.048>
- 537 Heiligenberg W (1986) Jamming avoidance responses: Model systems for
538 neuroethology. In: Bullock TH, Heiligenberg W (eds) *Electroreception*. New York:
539 John Wiley & Sons. p.613-650.
- 540 Henschel JR (1997) Psammophily in namib desert spiders. *Journal of Arid*
541 *Environments* 37: 695-707.
- 542 Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain
543 systems. *Canadian Journal of Fishers and Aquatic*, 106: 110-127.
- 544 Kiefer MC, Sluys MV, Rocha CFD (2008) Clutch and egg size of the tropical lizard
545 *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along its geographic range in coastal eastern
546 Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1376-1388. <https://doi.org/10.1139/Z08-106>
- 547 Kimirei IA, Nagelkerken I, Griffioen B, Wagner C, Mgya YD (2011) Ontogenetic
548 habitat use by mangrove/seagrass-associated coral reef fishes shows flexibility in time
549 and space. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92: 47-58.
550 <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.016>
- 551 Kramer B, Otto B (1988) Female discharges are more electrifying: spontaneous
552 preference in the electric fish, *Eigenmannia* (Gymnotiformes, Teleostei). *Behavioral*
553 *Ecology and Sociobiology* 23:55-60.
- 554 Lamb T, Bauer AM (2015) To be or not to be *Angolosaurus*: a multilocus perspective on
555 the phylogenetic position of Africa's desert plated lizard (Gerrhosauridae). *Zoologica*
556 *Scripta* 42: 381-388. <https://doi.org/10.1111/zsc.12016>
- 557 Larranaga N, Steingrímsson SÓ (2015) Shelter availability alters diel activity and space
558 use in a stream fish. *Behavioral Ecology* 26(2): 578-586.
559 <https://doi.org/10.1093/beheco/aru234>
- 560 Laslett GM, Eveson JP, Polacheck T (2004) Estimating the age at capture in capture-
561 recapture studies of fish growth. *Australian & New Zealand Journal of Statistics* 46
562 (1): 59-66

- 563 Lucas MC, Bubb DH (2014) Fish in space: local variations of home range and habitat use
564 of a stream-dwelling fish in relation to predator density. *Journal of Zoology* 293: 126-
565 133. <https://doi.org/10.1111/jzo.12129>
- 566 MacArthur RH, Pianka ER (1966) On the optimal use of a patchy environment.
567 *American Naturalist* 100 (916): 603-609
- 568 Markert JA, Arnegard MA (2007) Size-dependent use of territorial space by a rock-
569 dwelling cichlid fish. *Oecologia* 154: 611-621. [https://doi.org/10.1007/s00442-007-](https://doi.org/10.1007/s00442-007-0853-5)
570 0853-5
- 571 Mendonça FP, Magnusson WE, Zuanon J (2005). Relationships between habitat
572 characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia* 4:
573 750-763.
- 574 Metzner W (1999) Neural circuitry for communication and jamming avoidance in
575 gymnotiform fish. *The Journal of Experimental Biology*. 202:1365–1375.
- 576 Miranda M, Silva AC, Stoddard PK (2008) Use of space as an indicator of social
577 behavior and breeding systems in the gymnotiform electric fish *Brachyhypopomus*
578 *pinnicaudatus*. *Environmental Biology of Fishes* 83 (4): 379-389.
579 <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9358-2>
- 580 Moller P (1995) Electric Fishes: history and behavior. Chapman & Hall. London.
- 581 Munday PL (2001) Fitness consequences of habitat use and competition among coral-
582 dwelling fishes. *Oecologia* 128: 585-593. <https://doi.org/10.1007/s004420100690>
- 583 Naslund J, Wengström N, Wahlqvist F, Aldvén D, Závorka L. Höjesjö (2018)
584 Behavioral type, in interaction with body size, affects the recapture rate of brown
585 trout *Salmo trutta* juveniles in their nursery stream. *Integrative Zoology* 13: 604-611.
586 <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12323>
- 587 Olsen EM, Vøllestad LA (2001) An evaluation of visible implant elastomer for marking
588 age-0 brown trout. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 967-970.
- 589 Pickard AE, Vaudo JJ, Wetherbee BM, Nemeth RS, Blondeau JB, Kadison EA, Shivji
590 MS (2016) Comparative Use of a caribbean mesophotic coral ecosystem and
591 association with fish spawning aggregations by three species of shark. *PLoS ONE*
592 11(5): e0151221. doi:10.1371/journal.pone.0151221
- 593 Roháček J (2015) *Tetanops myopina* Fallén, 1820, a psammophilous species of Otitinae
594 (Diptera: Ulidiidae) found in a sandpit in the northeastern part of the Czech
595 Republic. *Acta Musei Silesiae, Scientiae Naturales* 64: 1-10.
596 <https://doi.org/10.1515/czma-2015-0001>

- 597 Röpke CP, Amadio S, Zuanon J, Ferreira EJJ, Deus CP, Winemiller KO (2017).
598 Simultaneous abrupt shifts in hydrology and fish assemblage structure in a floodplain
599 lake in the central Amazon. *Scientific Reports* 7: 40170.
600 <https://doi.org/10.1038/srep40170>
- 601 RStudio Team (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston,
602 MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- 603 Schwassmann HO (1976) Ecology and taxonomic status of different geographic
604 populations of *Gymnorhamphichthys hypostomus* Ellis (Pisces, Cypriniformes,
605 Gymnoidei). *Biotropica* 8(1): 25-40. <https://doi.org/10.2307/2387817>
- 606 Singh SP, Jain A, Anantha MS, Sharma S, Kumar S, Prasad A, Karmarkar B, Bhattarai
607 R, Prasad Das S, Singh SK, Shenoy V, Babu RV, Robin S, Swain P, Dwivedi JL,
608 Yadav RB, Mandal NP, Ram T, Mishra KK, Verulkar SB, Aditya T, Prasad K,
609 Perraju P, Mahato RK, Sharma S, Raman KA, Kumar A, Henry A (2017) Depth of
610 soil compaction predominantly affects rice yield reduction by reproductive-stage
611 drought at varietal screening sites in Bangladesh, India, and Nepal. *Plant Soil* 417:
612 377-392. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3265-2>
- 613 Sirot E (2001) Mate-choice copying by females: the advantages of a prudent strategy.
614 *Journal of Evolutionary Biology* 14: 418-423.
- 615 Soares BS, Rosa DCO, Silva NCS, Albrecht MP, Caramaschi E (2017) Resource use by
616 two electric fishes (Gymnotiformes) of the National Forest Sracá-Taquera,
617 Oriximiná, Pará. *Neotropical Ichthyology* 15 (2): ee160144.
618 <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160144>
- 619 Tesk A, Matos LS, Pasiroto, DC, Cabeceira FG, Carvalho LN (2014) Diet of the
620 knifefish *Gymnorhamphichthys petiti* Géry & Vu-Tân-Tuê, 1964
621 (Rhamphichthyidae) in streams of Teles Pires river basin, Southern Amazon.
622 *Bioscience Journal* 30 (5): 1573-1577.
- 623 Thibaud JM, Christian E (1997) Biodiversity of interstitial Collembola (Insecta) in sand
624 sediments. *European Journal of Soil Biology* 33:123–127
- 625 Tomasella J, Hodnett MG, Cuartas LA, Nobre AD, Waterloo MJ, Oliveira SM (2008)
626 The water balance of an amazonian micro-catchment: the effect interannual variability
627 of rain fall on hydrological behaviour. *Hydrological Processes* 22: 2133-2147.
628 <https://doi.org/10.1002/hyp.6813>

- 629 Vieira H, Calliari LJ, Oliveira GP (2004) O estudo do impacto da circulação de veículos
630 em praias arenosas através de parâmetros físicos: um estudo de caso. *Engevista* 6 (3):
631 54-63.
- 632 Yard MD, Korman J, Walters CJ, Kennedy TA, Tierney K (2016) Seasonal and spatial
633 patterns of growth of rainbow trout in the Colorado River in Grand Canyon, Arizona.
634 *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 73: 125-140.
- 635 Zuanon JAS, Bockmann FA, Sazima I (2006) A remarkable sand-dwelling fish assemblage
636 from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South
637 American freshwater fishes. *Neotropical Ichthyology* 4(1):107-118.
- 638 Zupanc GKH, Maler L (1993) Evoked chirping in the weakly electric fish (*Apteronotus*
639 *leptorhynchus*): a quantitative biophysical analysis. *Canadian Journal of Zoology* 71:
640 2301–2310.
- 641

Considerações finais

Até antes desta tese, sabíamos que *Gymnorhamphichthys rondoni* é uma espécie de Gymnotiformes que habita igarapés com fundo de areia, ficam enterrados no substrato durante o dia e emergem à noite para forragear, interagir socialmente e se reproduzir (Schwassmann 1976, Zuanon et al. 2006). Além disso, sabíamos que se alimentam predominantemente de larvas de insetos aquáticos (Tesk et al. 2014, Soares et al. 2017), e que são parasitados por *Henneguya rondoni* (Azevedo et al. 2008) e *Kabatana rondoni* (Casal et al. 2010).

Os resultados obtidos nesta tese, mostraram que a desova de *G. rondoni* ocorre principalmente na primeira metade do período chuvoso e está associada positivamente com o aumento da condutividade elétrica da água e na quantidade de sólidos em suspensão e negativamente com o teor de oxigênio dissolvido. Os ovócitos são proporcionalmente grandes e pouco numerosos e a desova é predominantemente do tipo sincrônica em dois grupos. Encontramos indivíduos jovens concentrados em áreas muito pequenas, o que pode indicar alguma forma de agregação motivada pelas características do ambiente e/ou gregarismo; o que coincidiu com o aparente desaparecimento dos adultos naquele trecho. A partir dos registros de ocorrência de indivíduos adultos ao longo do período de amostragem, aventamos a hipótese de que *G. rondoni* apresentaria uma “semelparidade funcional”. Entretanto, a desova sincrônica em dois grupos observada para a espécie indica que não seria uma semelparidade estrita, já que a presença de um lote de ovócitos de reserva aponta para a possibilidade de um segundo evento reprodutivo, mesmo que isso ocorresse apenas eventualmente e numa mesma estação reprodutiva.

Além disso, vimos que esta espécie tem dimorfismo sexual relacionado ao comprimento relativo da cabeça e à posição da papila urogenital. Machos têm a cabeça proporcionalmente maior que a das fêmeas, e a papila urogenital de machos e fêmeas apresenta diferenças no formato, no tamanho e na posição relativa no corpo. A papila das fêmeas é alongada horizontalmente, maior que a dos machos e está localizada na linha vertical abaixo do olho, enquanto que a papila dos machos é alongada verticalmente, menor que a das fêmeas e localizada na linha vertical abaixo da abertura opercular. Até onde sabemos, esse é o primeiro caso registrado de dimorfismo sexual em uma espécie de Rhamphichthyidae (*Rhamphichthys* + *Gymnorhamphichthys* + *Iracema*; Rhamphichthyinae sensu Carvalho 2013).

Sobre o uso de habitat, os indivíduos são fiéis ao sítio de descanso, embora, a localização dos indivíduos em repouso durante o dia, apesar de variar pouco no espaço, não possa ser explicada pela profundidade do local e nem pela porcentagem do leito coberta por areia. Além disso, verificamos que as fêmeas se deslocam menos que os machos e estes se deslocam tanto

quanto indivíduos jovens. Este padrão indica que os machos desta espécie provavelmente são responsáveis pela busca ativa por uma parceira sexual, e a fêmea pela seleção sexual.

Entretanto, mesmo que tenhamos avançado no conhecimento desta espécie, ainda temos diversas questões abertas para continuar nossos estudos:

1. Os indivíduos jovens encontrados agregados no período chuvoso apresentam alguma relação estreita de parentesco? Para avaliar esta hipótese em um futuro estudo, coletamos amostras de tecido para estudo genético.
2. Quais fatores poderiam ser responsáveis pelos agrupamentos de indivíduos jovens de *G. rondoni*? Seriam fatores bióticos, abióticos ou uma combinação dos dois? Quanto tempo ou até que tamanho dos indivíduos essas agregações persistem?
3. Existe dimorfismo sexual na Descarga do Órgão Elétrico (DOE) de *Gymnorhamphichthys rondoni*? Através de etogramas, elaboramos a partir de estudos desenvolvidos paralelamente a esta tese, observamos que a frequência das DOE de fêmeas são diferentes durante eventos comportamentais específicos como deslocamento, alimentação e repouso. Entretanto, ainda resta investigar se este padrão se repete para machos e se difere das fêmeas.
4. Qual a explicação funcional para a diferença de posição do ânus e papila urogenital observada em machos e fêmeas de *G. rondoni*? Um estudo anatômico envolvendo uma série ontogenética completa, desde a fase larval até a maturação sexual dos adultos, poderá ajudar a entender melhor o processo e o significado biológico dessa diferença.
5. O que tem naqueles locais onde eu sempre encontrava indivíduos de *G. rondoni*? Vi que não era profundidade nem porcentagem de areia. Será que era a granulometria da areia? Será que era a compactação da areia? Será que era a quantidade ou qualidade de alimento?

Sinceramente, caro(a) leitor(a), como considerações finais, tenho a te informar que finalizo com muito mais perguntas do que quando comecei. E quantas outras ainda terei? Aprendi, durante o meu período de doutoramento na Amazônia, que as perguntas nunca terão fim, e principalmente, não importa quem as responderão. Não importa se serei eu, meus colaboradores, ou quem quer que seja. As perguntas precisam ser feitas e lançadas ao universo, quem pegar e se interessar, fique à vontade para responder. Porque, como eu aprendi com Piaget, o conhecimento é uma construção contínua e o pesquisador é um mero pedreiro colocando tijolo por tijolo. Nesta tese, eu só coloquei mais um nesta imensa construção do conhecimento e pretendo continuar colocando um por vez.

