

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA - PPGZOO**

**Desenvolvimento ontogenético do poraquê *Electrophorus varii***  
**(Gymnotiformes: Gymnotidae)**

**Gabriel Verçoza de Melo**

**Manaus - AM**

**2020**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA - PPGZOO**

**Desenvolvimento ontogenético do poraquê *Electrophorus varii***  
**(Gymnotiformes: Gymnotidae)**

**Discente: Gabriel Verçoza de Melo**

**Orientadora: Dra. Lúcia H. Rapp Py-Daniel**

**Coorientador: Dr. Jansen A. S. Zuanon**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

**Manaus - AM**

**2020**

### Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

<b>M528d</b>	<p><b>Melo, Gabriel Verçoza de</b> <b>Desenvolvimento ontogenético do poraquê <i>Electrophorus varii</i> (Gymnotiformes: Gymnotidae) / Gabriel Verçoza de Melo . 2020</b> <b>69 f.: il. color; 31 cm.</b></p> <p><b>Orientadora: Lúcia Helena Rapp Py-Daniel</b> <b>Coorientador: Jansen Alfredo Sampaio Zuanon</b> <b>Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.</b></p> <p><b>1. História Natural. 2. Ictiologia. 3. Ontogenia. 4. Peixes elétricos.</b> <b>I. Py-Daniel, Lúcia Helena Rapp. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título</b></p>
--------------	---

Tenho o privilégio de não saber quase tudo. E isso explica o resto.

*Manoel de Barros*

## **Agradecimentos**

Primeiramente agradeço a todos os meus ancestrais pelos sacrifícios e companhia. Segundamente agradeço à minha mãe, Maria Isabel da Costa Verçoza, por ter me criado para ser autônomo e curioso, ou seja, cientista. Agradeço também a meu pai, Gilberto Correia de Melo, que em vida me ensinou os perigos da omissão e em morte a urgência de viver. Esses dois são os responsáveis pelo início do meu processo ontogenético e, por consequência, pela existência desse documento.

Agradeço aos meus orientadores, Lúcia Rapp e Jansen Zuanon pela coragem em aceitar me orientar e pelo carinho com que o fizeram. Às vezes não temos noção do efeito que temos na vida das pessoas e esses dois, até lerem esse parágrafo, não devem saber que mudaram a minha completamente. Sou muito grato por ter tido a oportunidade de trabalhar com duas pessoas tão incríveis e competentes acadêmica e humanamente. A ciência precisa de gente como vocês.

Agradeço ao menino Douglas Aviz Bastos, o cara mais desenrolado da Amazônia, pela paciência e disposição com que me ajudou ao longo do projeto e pela amizade construída nesses dois anos de convivência. Fico feliz em ter iniciado essa dissertação com um colega de trabalho e estar finalizando com um mentor e grande amigo.

Por me ajudar a manter a saúde mental ao longo do processo, agradeço aos moradores da República Choices pelo acolhimento e auxílio na adaptação à cidade. Agradeço aos meus colegas de turma, em especial a Phamela Barbosa, Jéssica Tavares e Jéssica Nery pelo acolhimento e amizade dedicados a este olindense deslocado.

Agradeço também a todos colegas da Coleção de Peixes do INPA pelas conversas e cafés compartilhados. Como a equipe é grande fica chato para o leitor se eu citar todo mundo, mas caso algum de vocês seja o leitor agora, saiba que eu adorei dividir a rotina com vocês e considero todos minha família.

Pela eficiência e empenho com que tocam o Programa de Pós-Graduação em Zoologia, agradeço a Marcelo Menin, Fabrício Baccaro e principalmente a Gildázio Costa. O esmero e comprometimento de vocês me faz ter orgulho de ter optado por fazer o mestrado nesse programa. A todos que de algum modo ajudaram na concepção desse trabalho, gratidão.

## Resumo

Apesar de serem amplamente conhecidos por sua capacidade de gerar fortes descargas elétricas, pouco se conhece sobre a história de vida das espécies do gênero *Electrophorus*, popularmente conhecidas por “poraquê”. Dentre os aspectos da biologia de uma espécie, o desenvolvimento é um dos mais importantes para compreender os processos ecológicos e evolutivos que moldam a história dos organismos. Neste sentido, este estudo traz a descrição do desenvolvimento ontogenético de *E. varii* e uma proposta de organização de suas fases através da análise integrada de características morfológicas, anatômicas e comportamentais. O estudo foi realizado com material proveniente de dois ambientes distintos da Bacia Amazônica, onde os ninhos foram monitorados por diferentes períodos. Para a caracterização da ontogenia, foram analisadas as mudanças na morfologia externa, anatomia interna, estrutura esquelética e comportamento dos espécimes coletados. Foi observado que o desenvolvimento de *E. varii* ocorre de maneira lenta e peculiar, demorando aproximadamente um ano entre a eclosão e o desenvolvimento do aspecto juvenil, sem variação entre as populações estudadas. É registrado também o consumo de ovos providos pela mãe como único alimento consumido pela prole, processo identificado como chave para o desenvolvimento desses organismos. O estudo evidencia a oofagia obrigatória como estratégia de provisionamento altamente especializada e ressalta a importância de análises ontogenéticas aprofundadas tanto para a proposição de um estagiamento coerente quanto para a compreensão dos processos inerentes ao desenvolvimento animal.

Palavras-chave: História Natural, Ictiologia, Ontogenia, Peixes elétricos.

## Abstract

Despite being broadly known by its capacity of generating strong electric discharges, little is known about the life history of the species from the genus *Electrophorus*, popularly known as electric eel. Among the aspects of the species biology, the development is one of the most important for the understanding of the ecological and evolutionary processes that shape the history of the organisms. In this sense, this work brings the description of the ontogenetic development of *E. varii* and a proposal of organization of the stages of development through the integrated analysis of the organisms. The study was realized with material from two distinct environments of the Amazon basin, where the nests were monitored by different periods. For the ontogenetic characterization, changes were analysed on external morphology, internal anatomy, skeletal structure and behavior of the specimens collected on the nests. We observed that the development of *E. varii* is peculiar and happens slowly, taking almost a year between the eclosion and the development of the juvenile aspect, without variation between the studied populations. It's also recorded egg consumption provided by the mother, process identified as a key process for organisms development. The study indicates the obligatory oophagy as a highly specialized provisioning strategy and highlight the importance of the in-depth ontogenetic analysis for both the proposition of a coherent staging and the understanding of inherent processes of animal development.

Keywords: Electric Fishes, Ichthyology, Natural History, Ontogeny.

## **Sumário**

Agradecimentos.....	5
Resumo.....	6
Sumário.....	8
Índice de figuras.....	9
Índice de tabelas.....	12
Introdução.....	13
Objetivos.....	19
Objetivo geral.....	19
Objetivos específicos.....	19
Material e métodos.....	20
Áreas de estudo.....	20
Coleta de indivíduos.....	23
Resgistros etológicos.....	23
Análise de dados.....	24
Resultados.....	27
Discussão.....	52
Conclusão.....	59
Referências bibliográficas.....	61
Apêndice A.....	68
Apêndice B.....	69



## Índice de figuras

- Figura 1 . Localização das áreas de coleta na Bacia Amazônica em vermelho. Hidrografia representada pelas linhas azuis. Círculos pretos indicam a localização das capitais mais próximas.....20
- Figura 2 . Lago de Salvaterra. A: Paisagem do lago. B: Vegetação no ponto de coleta. A seta indica o ponto de acesso ao ninho..... 21
- Figura 3 . Igarapé Bolívia na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A: Leite do Igarapé próximo a ninho. B: Ponto de coleta à margem do igarapé. A seta azul indica a entrada do ninho e a amarela aponta o ponto de acesso ao ninho utilizado para amostragem..... 22
- Figura 4 . Medidas morfométricas utilizadas. Altura da Cabeça (AC), Altura Pós-Abdominal (APA), Comprimento da Cabeça (CC), Comprimento do Focinho (CF), Comprimento da Nadadeira Peitoral (CNP), Comprimento Total (CT), Distância do Ânus à nadadeira Anal (DAA), Distância do Ânus ao Focinho (DFA), Distância Interorbital (DI), Diâmetro Orbital (DO), Largura da Cabeça (LC), Largura Pós-Abdominal (LPA)..... 25
- Figura 5 . Ovos de *Electrophorus varii* coletados na Reserva Ducke em 08/08/2018. A: Ovo ativado em fase de clivagem. B: Cacho de ovos de *E. varii*. ..... 27
- Figura 6 . Exemplar de *E. varii* recém eclodido. A: Fotografia em vida de indivíduo coletado em 12/08/18 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos recém eclodidos..... 28
- Figura 7 . Exemplares de *E. varii* com três a cinco dias de vida. A: Foto em vida de indivíduo coletado em 15/08/18 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos com esta idade. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado (em azul escuro, formação da cartilagem). np= nadadeira peitoral; co= coração..... 30

Figura 8 . Exemplar de *E. varii* com uma semana de vida. A: Foto em vida tirada em 22/08/18 de indivíduo coletado na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos com esta idade. Órgão elétrico destacado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado (em azul escuro, a cartilagem). D: Representação do trato digestivo de espécimes com 1 semana de vida. an, ânus; be, bolha engolfada; co, coração; e, esôfago; es, estômago; i, intestino..... 32

Figura 9 . Exemplar de *E. varii* com 2 semanas de vida. A: Fotografia de indivíduo fixado, coletado em 19/11/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 2 semanas de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal da região cefálica de indivíduo diafanizado. (cartilagem em azul) D: Representação do trato digestivo de espécimes com 2 semanas de vida. an, ânus; e, esôfago; es, estômago; i, intestino; na, narina; pr, parapófise..... 34

Figura 10 . Exemplares de *E. varii* com 1 mês de vida. A: Fotografias de indivíduos coletados em 23/11/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 1 mês de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. (D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 1 mês de vida. an, ânus; e, esôfago; es, estômago; fr, frontal; g, gônadas (em cinza); i, intestino; pr, parietal; wb, aparelho de Weber.....36

Figura 11 . Exemplar de *E. varii* com 1 mês e 2 semanas de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 09/12/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 1 mês e 2 semanas de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 1 mês e meio de vida. an, ânus; bc, região basicranial; e, esôfago; es, estômago; fr, frontal; g, gônadas (em cinza); i, intestino.....39

Figura 12 . Exemplar de *E. varii* a partir dos 2 meses de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 21/12/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos a partir dos 2 meses de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D:

Representação do trato digestivo de indivíduos com 2 meses de vida. an, ânus; e, esôfago; es, estômago; en, entopiterigoide; fe, fenestra frontal; g, gônadas (em cinza); i, intestino.....	41
Figura 13 . Exemplar de <i>E. varii</i> aos 4 meses de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 02/12/17 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos a partir com 4 meses de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 4 meses de vida. an, ânus; ca, cartilagem maxilar; e, esôfago; es, estômago; g, gônadas (em cinza); i, intestino.....	43
Figura 14 . Exemplar de <i>E. varii</i> com um ano de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 12/08/18 na Reserva Florestal Adolpho Ducke. B: Representação da morfologia de indivíduos com um ano vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduo com 1 ano de vida. an, ânus; e, esôfago; es, estômago; fe, fenestra frontal; g, gônadas (em cinza); i, intestino; sll, segmentos da linha lateral.....	45
Figura 15 . Espécimes albinos de <i>E. varii</i> . CT = 73 mm.....	47
Figura 16 . Indivíduo de <i>E. varii</i> com remanescente de membrana embrionária na região dorsal do corpo. A: Foto do indivíduo anômalo em vida. B: Radiografia do indivíduo. C: Detalhe evidenciando a "falsa dorsal". As setas indicam a posição da "nadadeira" no corpo. CT= 76 mm.....	47
Figura 17 . Exemplar amputado de <i>E. varii</i> . A: Fotografia do indivíduo em vida. B: Radiografia do indivíduo amputado. C: Destaque para a porção regenerada da cauda.....	48
Figura 18 . Mudanças na altura (A), largura (B) e comprimento (C) relativos da cabeça e do comprimento relativo do focinho (D) ao longo do desenvolvimento de <i>Electrophorus varii</i> . Indivíduos da Ducke representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.....	49

Figura 19 . Mudanças no diâmetro do olho (A), distância interorbital (B), comprimento da nadadeira anal (C) e comprimento da nadadeira peitoral (D) relativos ao comprimento do corpo ao longo do desenvolvimento de <i>Electrophorus varii</i> . Indivíduos da Ducke representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.....	50
Figura 20 . Mudanças na distância relativa do focinho ao ânus (A) e do ânus à anal (B), largura (C) e altura (D) pós-abdominais relativas ao longo do desenvolvimento de <i>Electrophorus varii</i> . Indivíduos da Ducke representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.....	51
Figura 21 . Diagrama ilustrando os intervalos entre as fases no desenvolvimento de <i>E. varii</i> . As linhas pontilhadas representam eventos da história de vida utilizados para delimitação de estágios. Vermelho= Quebra de tendência nos dados morfométricos; Azul= Eventos de desova para alimentação; Rosa= Início do consumo de invertebrados; Verde= Saída do ninho e fim do cuidado parental.....	59

## Índice de tabelas

Tabela 1 . Classificação dos períodos, fases e estágios do desenvolvimento de <i>E. varii</i> com base em caracteres morfológicos e comportamentais. Por não termos acompanhado as fases de clivagem e embrião, foi assumida a caracterização utilizada por Peñáz (2001) para definir esses estágios.....	58
---	----

## Introdução

Todo organismo vivo passa por uma série de mudanças ao longo de sua vida, e é a esse processo de mudanças do indivíduo da ativação do ovo à morte que se refere o termo ontogenia (CRAWFORD; BALON, 1996). Até 1840 os termos “evolução” e “desenvolvimento” eram tidos como sinônimos, visto que o conceito de natureza linear da *scala naturae* foi o paradigma evolutivo durante grande parte do séc. XIX. Isso fica evidente nas leis de Meckel-Serres, que postulavam que “formas superiores” repetem em sua ontogenia a organização anatômica dos organismos adultos das “formas inferiores” na escala da vida. Apesar das críticas sofridas, essa perspectiva apenas viria a ser revista após a publicação da Origem das Espécies (DARWIN, 1999), que apontou as variações ontogenéticas como formas variantes oferecidas para seleção. Desse modo, a ontogenia começou a ser reconhecida como aspecto importante do processo evolutivo, o que mais tarde faria com que fosse utilizada por sistematas dos mais diversos táxons para estudar a história evolutiva de diversos grupos e resgatar suas homologias (KLUGE; STRAUSS, 1985).

Dentro da ictiologia, estudos ontogenéticos são especialmente relevantes para o conhecimento da biologia e sistemática dos peixes (HEMPEL, 1973), sendo fundamental para o entendimento da autoecologia e dinâmica populacional das espécies (NAKATANI et al., 2001), conhecimento que embasa as medidas de conservação e manejo das mesmas. Vários são os estudos que abordam a ontogenia de peixes a partir de diversas perspectivas e com diferentes propósitos, em sua maioria focando em características específicas de organismos criados em laboratório (e.g. HOFFMANN; BRITZ, 2006; KOUMOUNDOUROS; DIVANACH; KENTOURI, 1999; PAPADAKIS et al., 2013). Apesar da enorme contribuição que esses trabalhos trazem para a ictiologia, sua abordagem pode levar a equívocos no entendimento do processo de desenvolvimento natural (GOZLAN; COPP; TOURENQ, 1999), interferindo na compreensão das reais implicações dos processos observados e das interações ecológicas das espécies estudadas.

A megadiversidade dos peixes é causa e consequência de uma igual diversidade de processos associados às suas histórias de vida, variedade essa que tende a ser ignorada por análises ontogenéticas com enfoques específicos. A nossa

dificuldade em compreender os processos associados ao desenvolvimento fez com que, até os dias atuais, tenhamos discussões sobre como organizar o desenvolvimento dos peixes para que possamos entendê-los e compará-los, considerando a existência de espécies que passam por pequenas mudanças morfológicas ao longo do desenvolvimento (MATTOX; HOFFMANN; HOFFMANN, 2014), das que passam por uma verdadeira metamorfose (KENDALL; AHLSTROM; MOSER, 1984) e todas as estratégias alternativas existentes dentro desse espectro.

A natureza contínua do desenvolvimento nem sempre permite sua divisão em estágios de forma não arbitrária (BALON, 1999). Por muito tempo, essa foi a realidade vigente para a ontogenia de peixes, até HUBBS (1943) propor uma terminologia para o desenvolvimento. Nesta, as fases de vida iniciais são separadas com base na morfologia dos organismos em quatro classes: embrião, pro-larva, pós-larva e pré-juvenil. No entanto, a separação da ontogenia em períodos trouxe um novo problema: a sistematização das terminologias, visto que após a proposta de Hubbs iniciou-se uma longa discussão sobre o critério e a terminologia a serem usados no estagiamento do grupo (PEÑÁZ, 2001). Até meados dos anos 80, a nomenclatura utilizada para definir as fases de vida dos peixes não era padronizada e, por muitas vezes, era estabelecida de forma arbitrária, inviabilizando por muito tempo a comparação entre ontogenias (BALON, 1999).

Em meio a essa discussão sobre a terminologia no desenvolvimento dos peixes, houve a proposição do modelo ontogenético hierárquico de BALON (1975; 1979; 1999; 2001), baseado na premissa de que o desenvolvimento não ocorre de forma gradual, mas por uma sucessão de estados estabilizados. Este modelo foi chamado de “ontogenia saltatória” e considera a existência de um espectro de padrões de desenvolvimento que vão desde as ontogenias altriciais (indiretas) até as ontogenias precoces (diretas). Durante a construção dessa teoria, foi criada uma das propostas terminológicas mais aceitas atualmente, que separa a história de vida inicial em três períodos: **embrionário, larval e juvenil**. Esses períodos representam os intervalos mais longos, que podem ser divididos em fases e, subsequentemente, em vários passos (BALON, 1975). Essa divisão foi proposta considerando a complexidade da história de vida dos peixes para a definição de limiares entre os intervalos. O autor alega que para estabelecer estágios com maior significância ecológica são necessários estudos mais abrangentes da ontogenia das espécies, envolvendo tantos aspectos da

morfologia, fisiologia, nicho e comportamento quanto seja possível (COPP; KOVÁČ; HENSEL, 1999), permitindo, assim, destacar adaptações ao ambiente ao longo da vida.

No entanto, essas convenções levam em conta características de espécies de plano corporal convencional, criando generalizações com base em representantes de táxons com padrão corporal mais comum (e.g. CRAWFORD; BALON, 1994; MCELMAN; BALON, 1979). Apesar dos caracteres utilizados para definir os limiares entre as fases do desenvolvimento serem baseados em mudanças anatômicas, com efeitos na sobrevivência e funcionalidade dos organismos (BALON, 1999), desconsidera-se a grande diversidade morfológica e anatômica entre os peixes. Assim, características que são importantes em alguns grupos podem não ser igualmente relevantes para os demais (e.g. flexão da notocorda), causando problemas como os encontrados por NAKATANI ET AL. (2001) para padronizar a identificação de estágios larvais e juvenis em alguns grupos com morfologias e histórias de vida não convencionais.

Esse é o caso dos Gymnotiformes, ordem de Ostariophysi, que agrupa os peixes elétricos de água doce que habitam a região neotropical. Gymnotiformes inclui atualmente 33 gêneros e mais de 250 espécies distribuídas em cinco famílias: Apterontidae, Gymnotidae, Hypopomidae, Ramphichthyidae e Sternopygidae (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2020). Além da presença de órgãos elétricos, estes peixes se caracterizam por apresentar corpo muito alongado, podendo ser comprimido ou cilíndrico, com diferentes padrões de escamação e uma variação ontogenética na posição do ânus, que surge na região posterior da cavidade abdominal e se desloca ao longo do desenvolvimento do indivíduo para uma posição jugular (e.g. *Apteronotus caudimaculatus*: De SANTANA, 2003; *Eigenmannia besouro*: PEIXOTO; WOSIACKI, 2016). Esses organismos não possuem as nadadeiras pélvica e dorsal, porém apresentam nadadeiras peitorais e uma nadadeira anal que abrange toda a região ventral do corpo, e podem apresentar uma nadadeira caudal, a qual, quando presente, é bastante reduzida (ALBERT; CRAMPTON, 2005a).

O grupo tem grande variação de tamanho (6 cm a 2 m de comprimento total) e os indivíduos em sua maioria demonstram hábitos noturnos (MAGO-LECCIA; LUNDBERG; BASKIN, 2001) o que por muito tempo dificultou sua detecção na natureza e uma estimativa acurada da riqueza de espécies da Ordem. Contudo, o

avanço dos métodos de coleta (LOPEZ-ROJAS et al., 1984) e estudo para o grupo têm feito com que o conhecimento de sua diversidade venha crescendo rapidamente nos últimos anos, com mais de 100 espécies descritas na última década (FRICKE; ESCHMEYER; VAN DER LAAN, 2020).

A característica mais singular da ordem é a presença de um sistema eletrogênico-eletroreceptivo que é utilizado para interação com o ambiente, permitindo que os peixes deste grupo se comuniquem, naveguem e se orientem mesmo na ausência de luz, através de distorções no campo elétrico que emitem (ALBERT; CRAMPTON, 2005b). Esse sistema contribuiu para seu sucesso evolutivo e ecológico nos ecossistemas aquáticos neotropicais.

Quando se remete à eletricidade em peixes é impossível não mencionar o gênero *Electrophorus* GILL, 1864, que reúne as espécies de peixe com maior descarga elétrica conhecida, sendo *E. electricus*, a espécie-tipo do gênero e *E. voltai* e *E. varii* espécies recentemente descritas (DE SANTANA, et al., 2019). Essas descargas de alta frequência são utilizadas para defesa e caça, atordoando a presa com um choque elétrico, que pode atingir até 860V (registrado em *E. voltai* – seg. De Santana, et al., 2019), para consumo da presa inteira, evitando assim danos ao órgão respiratório altamente vascularizado que reveste quase todo o interior da boca desses indivíduos (CATANIA, 2015).

As espécies de *Electrophorus* são conhecidas na região amazônica como poraquê, nome originado do Tupi que significa “aquele que atordoa”. É o gênero mais icônico dentre os Gymnotiformes, tendo os maiores representantes do grupo (até 2,20 m de comprimento total) e os únicos a possuírem três órgãos elétricos (SZABO, 1966). Caracterizados por possuírem corpo cilíndrico sem escamas, dorso negro e ventre variando de laranja a vermelho, os poraquês são também os únicos gimnotiformes a possuir a bexiga natatória se estendendo até a extremidade caudal do corpo e, segundo Albert e Crampton (2005a), a apresentarem adição contínua de vértebras ao longo da vida.

Por 250 anos, *Electrophorus electricus* foi a única espécie válida do gênero, sendo considerada amplamente distribuída nas bacias Amazônica, do rio Orinoco, em drenagens das Guianas e em algumas drenagens costeiras do Norte do Brasil (CRAMPTON; RIBEIRO, 2013). de Santana et al. (2019), ao revisarem o gênero, e



descreverem duas novas espécies, *E. voltai* e *E. varii*, demonstraram que *E. electricus* e *E. voltai* ocorrem na região dos Escudos (sendo *E. electricus* restrita ao Escudo das Guianas e *E. voltai* ocorrendo nas drenagens do sul do Escudo das Guianas e do norte do Escudo Brasileiro), enquanto que *E. varii* ocorre na Bacia Amazônica intercratônica, ocupando planícies alagáveis e sistemas de igarapés de terra-firme. Dentro de suas distribuições, as espécies utilizam uma diversidade de habitats, incluindo lagos, planícies inundáveis, florestas alagadas, igarapés de terra firme e canais de rios de fluxo lento (CRAMPTON; RIBEIRO, 2013). Devido à sua capacidade de respirar oxigênio atmosférico, as espécies possuem grande tolerância à hipóxia (JOHANSEN et al., 1968), o que também pode favorecer sua permanência em corpos d'água alterados por efluentes domésticos em áreas antropizadas.

O poraquê não consiste em um recurso pesqueiro importante, sendo consumido apenas por alguns povos indígenas. Além do interesse científico, figura principalmente como uma curiosidade para aquários e como ingrediente da medicina popular, sendo comercializado em pequena escala nos mercados da Amazônia (CRAMPTON; RIBEIRO, 2013). Devido ao baixo valor comercial, à imagem criada no imaginário popular sobre o animal e pela relativa dificuldade de captura, pouco se sabe da biologia básica dos poraquês, sendo a maior parte da informação disponível proveniente de trabalhos realizados com comunidades de peixes ou focados na capacidade elétrica das espécies, visando geralmente aplicações tecnológicas para esses atributos (e.g. GOTTER; KAETZEL; DEDMAN, 1998; MEUNIER et al., 1974).

No primeiro estudo realizado sobre a ecologia reprodutiva do poraquê, ASSUNÇÃO & SCHWASSMAN (1995) mostraram que na ilha do Marajó (PA), esses animais se abrigam em poças residuais protegidas por uma densa concentração de plantas herbáceas arborescentes, como a aninga (*Montrichardia linifera*), construindo ninhos de espuma associados às raízes da vegetação. Além de constatar o padrão de desova parcelada nos poraquês, os autores descrevem ainda um longo cuidado parental, que pode durar mais de três meses e que se encerra com a chegada do período chuvoso, quando os filhotes se dispersam. Ao longo desse período, os jovens da primeira desova se alimentam de ovos das desovas posteriores até que sejam capazes de capturar pequenos invertebrados e, posteriormente, peixes. Ainda no mesmo estudo, os autores descrevem brevemente aspectos do desenvolvimento larval

da espécie, como a dependência da espuma do ninho pelos embriões eclodidos, a transição de coloração dos indivíduos, a mudança da forma de natação de um padrão “semelhante a um girino” para o utilizado pelos adultos e a transição alimentar de ovos a crustáceos.

As informações sobre a ontogenia encontradas na literatura são trazidas textualmente em descrições breves dos aspectos apresentados. O mesmo ocorreu no único trabalho com viés realmente ontogenético realizado com o poraquê (SCHWASSMANN; ASSUNÇÃO; KIRSCHBAUM, 2014) no qual, através da análise das descargas elétricas e da histologia do órgão elétrico, foi evidenciado como ocorre a formação dos eletrócitos, quando os organismos começam a produzir descargas, e como a potência destas aumenta ao longo de sua vida. No entanto, visto que o trabalho teve o enfoque no desenvolvimento do órgão elétrico, pouco aborda os aspectos biológicos gerais do poraquê.

Por se tratar de um grupo com características únicas e de grande interesse etológico, fisiológico, morfológico e anatômico, compreender a biologia dos poraquês é fundamental para elucidar a história de vida do grupo, principalmente com a descoberta de novas espécies. Estudar o desenvolvimento ontogenético dos poraquês é necessário, portanto, para preencher a lacuna existente há mais de 200 anos no conhecimento de sua história de vida e diversificação. Neste sentido, este estudo busca descrever o desenvolvimento ontogenético do poraquê das terras baixas, *E. varii*, bem como definir suas fases do desenvolvimento através da análise integrada de características morfológicas, anatômicas e comportamentais.

# Objetivos

## Objetivo geral

- Descrever as variações ontogenéticas do primeiro ano de vida de *Electrophorus varii*.

## Objetivos específicos

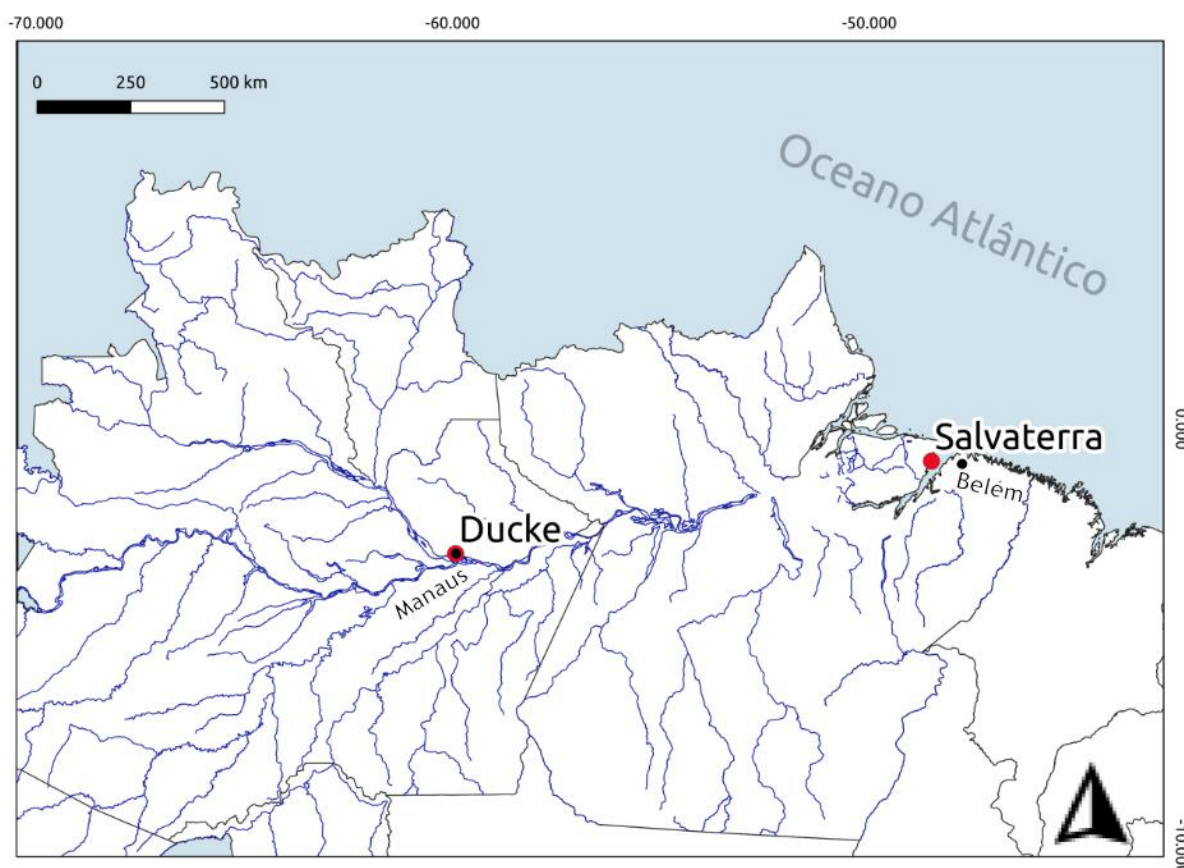
- Verificar e descrever as variações morfológicas externas, osteológicas e do aparelho digestivo de *E. varii* ao longo do desenvolvimento da espécie;
- Verificar as relações entre as mudanças anatômicas observadas e as variações comportamentais dos indivíduos ao longo do desenvolvimento ontogenético;
- Elaborar uma proposta de estagiamento do desenvolvimento ontogenético de *E. varii*, a partir das mudanças morfológicas e anatômicas observadas.

## Material e métodos

### Áreas de estudo

O estudo foi realizado com material proveniente de dois ambientes distintos da Bacia Amazônica; um lago estuarino situado na cidade de Salvaterra (PA) e um igarapé de terra firme, localizado na Reserva Florestal Adolpho Ducke, em Manaus (AM) (Fig. 1). Os ninhos foram localizados com a realização de prospecções nas áreas de estudo utilizando detectores de peixes elétricos portáteis (CRAMPTON et al, 2007), que amplificam e transformam os sinais elétricos em sinais sonoros.

**Figura 1.** Localização das áreas de coleta na Bacia Amazônica. Hidrografia representada pelas linhas azuis. Círculos vermelhos indicam os pontos de amostragem. Círculos pretos indicam a localização das capitais mais próximas.



Fonte: O autor.

## Salvaterra

A cidade de Salvaterra está localizada na Ilha do Marajó, a maior ilha fluvial do planeta, sendo dividida em uma porção com vastas savanas a leste e uma porção com cobertura vegetal densa a oeste. A região sofre uma grande influência sazonal, com o período chuvoso durando de fevereiro a junho, seguido por uma longa estiagem de agosto a dezembro. As savanas pertencem a uma planície de inundação, formando, portanto, vários lagos. Salvaterra é a cidade localizada mais a leste na ilha, situando-se às margens da Baía do Marajó. A área possui alguns lagos que se mantêm isolados mesmo no período de cheia devido à elevação da praia, que não permite que a água do mar alcance o lago, havendo apenas uma pequena conexão com a baía devido à proximidade com a desembocadura do lago. Apesar disso, há um efeito sazonal forte relacionado à descarga do Amazonas na área afetando a salinidade do ambiente, o que é evidenciado pela presença de áreas de manguezal próximas ao lago.

Devido ao relato de alguns moradores sobre a ocorrência de poraquês em um pequeno lago próximo à cidade (Fig. 2A), esse local foi definido como um local de coleta, sendo monitorado de novembro de 2016 a janeiro de 2017. Durante esse período foram encontrados 3 ninhos construídos sob uma densa concentração de capim (Cyperaceae) (Fig. 2B). Foi possível acompanhar o desenvolvimento de indivíduos desde 15 mm a 100 mm.

**Figura 2.** Lago de Salvaterra. A: Paisagem do lago. B: Vegetação no ponto de coleta. A seta indica o ponto de acesso ao ninho.



Fonte: Douglas Bastos.

### *Reserva Florestal Adolpho Ducke*

A Reserva Florestal Adolpho Ducke foi criada em 1963 e é administrada pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A área da reserva ocupa 100 km<sup>2</sup> de floresta tropical úmida de terra firme, circundada por uma floresta contínua igualmente íntegra, apesar dos vestígios de atividade extrativista prévia na área. Essa condição perdurou até meados dos anos 2000, quando os limites de Manaus se expandiram até alcançar as bordas da reserva, que gradualmente vem se transformando num parque urbano. A reserva abriga sete microbacias, quase todas com nascente dentro da área protegida, sendo o leito de todos eles formados por areia com grande acúmulo de folhas mortas e raízes (Fig. 3A). No período de julho de 2017 a setembro de 2018, foi realizado um censo mensal ao longo do igarapé Bolívia, ambiente de água “preta” (clara, levemente tingida por compostos orgânicos dissolvidos) e fria (23-25°C) que nasce na reserva e deságua no rio Tarumã. Durante esse período foram localizados 5 ninhos de poraquê construídos em locais sob os barrancos, nas margens do igarapé (Fig. 3B). Nestes pudemos acompanhar o processo reprodutivo desde o período de preparação do ninho, possibilitando cobrir um extenso espectro ontogenético, coletando desde ovos recém postos até um indivíduo que, por ter ficado confinado em um tributário no período de seca, pôde ser acompanhado por um ano.

**Figura 3.** Igarapé Bolívia na Reserva Florestal Adolpho Ducke. A: Leito do Igarapé próximo a ninho. B: Ponto de coleta à margem do igarapé. A seta azul indica a entrada do ninho e a amarela aponta o ponto de acesso ao ninho utilizado para amostragem.



Fonte: Douglas Bastos.

## **Coleta de indivíduos**

Depois de localizados, os ninhos foram monitorados de acordo com o estado de desenvolvimento dos indivíduos. Os ninhos acompanhados em fase inicial (desde a desova até o primeiro mês de vida) foram visitados com intervalos de 2 a 3 dias. Em cada visita, foram capturados em média cinco exemplares por ninho, sendo dois deles imediatamente eutanasiados e preservados em formalina 4% tamponada e os demais levados para laboratório e fixados nos dias entre as visitas, afim de obter uma série ontogenética diária. Após o primeiro mês e até o quarto mês de vida, o intervalo de visitas variou de 7 a 15 dias, quando os jovens deixam o ninho, sendo capturados em média 5 exemplares por ninho e todos preservados no mesmo dia em que eram coletados.

Para captura dos exemplares em fases iniciais ainda dentro dos ninhos, foram feitas pequenas aberturas de acesso no capim ou no barranco do igarapé. Depois de aproximadamente dois meses de vida, as coletas foram realizadas quando os filhotes saíam do ninho para forragear nas proximidades e acompanhados pelos pais durante a noite. Os exemplares foram coletados com o auxílio de puçás de diferentes tamanhos. Depois de capturados, aqueles que não eram fixados foram transportados em sacos plásticos até a Coleção de Peixes do INPA, onde foram mantidos vivos por alguns dias. Os exemplares foram fixados em formalina 4% tamponada e após 48 horas, transferidos para álcool 70%.

Uma vez fixados, os exemplares foram individualizados em *eppendorfs* ou frascos com códigos referentes ao local e data de coleta. Dadas as diferenças ambientais e a distância geográfica, os indivíduos de Salvaterra e da Reserva Ducke foram tratados a princípio como populações distintas.

## **Registros etológicos**

Para registro do comportamento em campo foram utilizadas câmeras Nikon D5100, GoPro Hero3+, Panasonic HX-A1 e um endoscópio portátil, gerando imagens internas e externas dos ninhos e dos indivíduos monitorados. Foi utilizado um gravador digital de audio (ZOOM H6) para detecção e gravação das descargas do

órgão elétrico (DOE) dos poraquês. As gravações da DOE foram sincronizadas com imagens comportamentais para inferir sobre o comportamento dos indivíduos. Já em laboratório, foram feitos registros em vida dos indivíduos a cada 12h com câmera Nikon D5100.

## **Análise de dados**

### *Morfologia externa*

Os indivíduos coletados foram analisados e seus principais caracteres morfológicos (i.e. coloração, desenvolvimento das nadadeiras, formato do corpo) foram descritos, focando nos caracteres mais comumente utilizados para caracterizar os Gymnotiformes, conforme Mago-Leccia; Lundberg; Baskin (2001). Os intervalos contendo mudanças consideradas expressivas foram utilizados para delimitar as faixas de tamanho das análises osteológicas e do aparelho digestivo.

### *Morfometria*

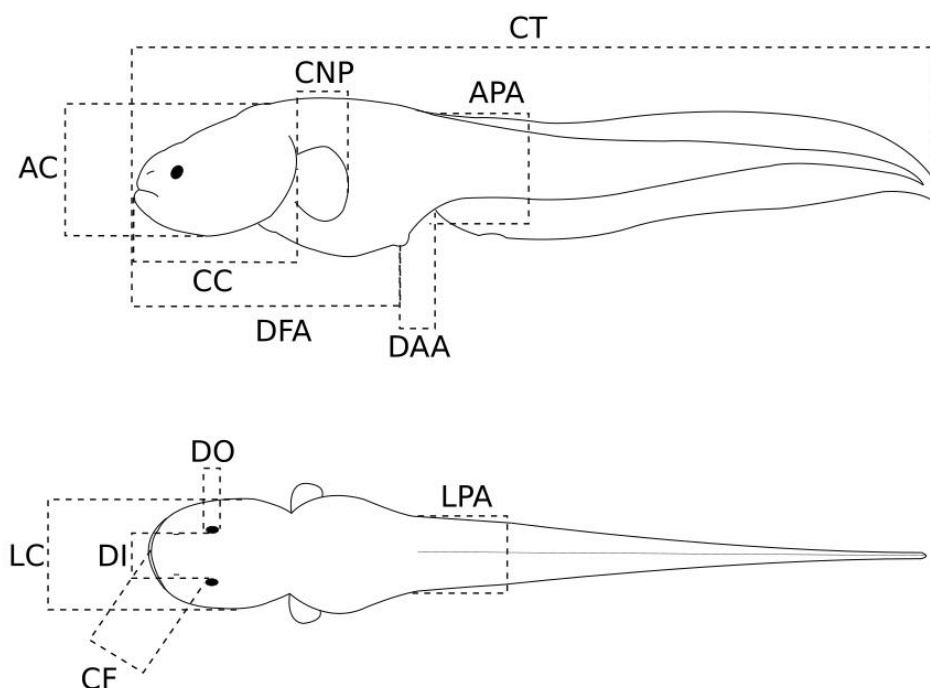
Foram aferidas 12 medidas (Fig. 4, Apêndice A), baseadas nas utilizadas por Castro (2010). Todas as medições foram feitas com o uso de um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm com o auxílio de microscópio estereoscópio. Considerando que o tamanho foi utilizado como uma referência para a idade dos indivíduos, as medidas obtidas foram divididas pelo comprimento total (CT, em mm) para remover o efeito do tamanho na análise morfométrica e assim podermos analisar como as proporções corporais variam ao longo do desenvolvimento ontogenéticos.

Os dados foram analisados com uso do software *R* (R Core Team, 2020) através de modelos de regressão linear simples, nos quais o CT foi utilizado como variável explicativa, e as demais medidas utilizadas como variáveis resposta, a fim de analisar o comportamento dessas variáveis ao longo da ontogenia. Para identificar possíveis mudanças de tendência nos dados, foi utilizado o pacote *segmented* (MUGGEO, 2003; 2008). O pacote é utilizado para identificar a existência de relações



segmentadas em modelos inicialmente tidos como lineares, além de estimar o ponto onde as mudanças de tendência ocorrem (MUGGEO, 2008).

**Figura 4.** Medidas morfométricas utilizadas. Altura da Cabeça (AC), Altura Pós-Abdominal (APA), Comprimento da Cabeça (CC), Comprimento do Focinho (CF), Comprimento da Nadadeira Peitoral (CNP), Comprimento Total (CT), Distância do Ânus à nadadeira Anal (DAA), Distância do Ânus ao Focinho (DFA), Distância Interorbital (DI), Diâmetro Orbital (DO), Largura da Cabeça (LC), Largura Pós-Abdominal (LPA).



Fonte: O autor.

#### *Desenvolvimento esquelético*

A partir dos resultados obtidos pela análise morfológica, alguns exemplares foram selecionados para as observações osteológicas. Foram geradas imagens de raio X desses espécimes, que em seguida foram eviscerados e diafanizados, adaptando os protocolos de Taylor e Van-Dyke (1985) e Song e Parenti (1995) (Apêndice B). Para caracterização osteológica foram abordados apenas os principais complexos ósseos considerando que não foi encontrada na literatura nenhuma caracterização osteológica completa de *Electrophorus* passível de ser aplicada, exceto pela descrição do crânio de *E. electricus* feita por Gregory (1933), que foi utilizada como referência na análise das estruturas cefálicas.

Como referência ao maior indivíduo incluído na análise, foi utilizado o exemplar com um ano de vida, acompanhado desde agosto de 2017 (nascimento) até julho de 2018 (captura) na Reserva Ducke, e que já apresentava as características morfológicas gerais típicas de indivíduos adultos.

#### *Anatomia interna*

As vísceras dos indivíduos dissecados para diafanização foram mantidas em álcool 70% e sua organização analisada em microscópio estereoscópico quanto à disposição e estrutura dos órgãos, com enfoque para os órgãos do aparelho digestivo.

#### *Análise comportamental*

As fotos e vídeos gerados ao longo do desenvolvimento ontogenético dos poraquês foram analisadas utilizando como base os aspectos comportamentais descritos por Assunção e Schwassmann (1995) (e.g. transição alimentar, canibalismo, movimentação, interação com a estrutura do ninho). Além disso, foram observados aspectos relativos à mobilidade dos indivíduos e interações entre adultos e prole. Os modos de natação foram definidos com base em Keenleyside (1979).

#### *Estagiamento ontogenético*

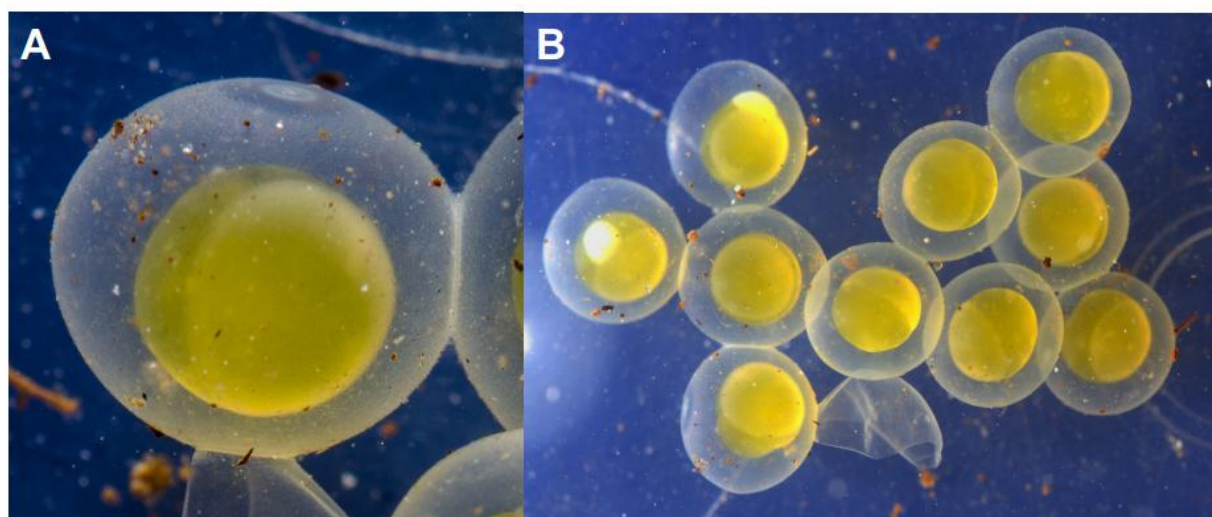
A proposta de estagiamento ontogenético foi construída *a posteriori*, considerando o conjunto dos resultados obtidos. A terminologia aplicada é baseada no conceito de Balon (1975; 2001). A estrutura utilizada para representar o desenvolvimento foi baseada na proposta de Peñáz (2001).

## Resultados

Foram analisados 349 indivíduos provenientes de 9 ninhos, sendo três situados em Salvaterra e seis na Reserva Ducke, com Comprimento Total (CT) variando de 6 a 386 mm. Não foram observados comportamentos agressivos ou de canibalismo ao longo das observações. Uma vez que o padrão de desenvolvimento de *E. varii* não apresentou diferenças significativas entre as duas populações estudadas, a descrição a seguir representa um modelo generalizado da morfologia da espécie.

### Ovos

**Figura 5.** Ovos de *Electrophorus varii* coletados na Reserva Ducke em 08/08/2018. A: Ovo ativado em fase de clivagem. B: Cacho de ovos de *E. varii*.

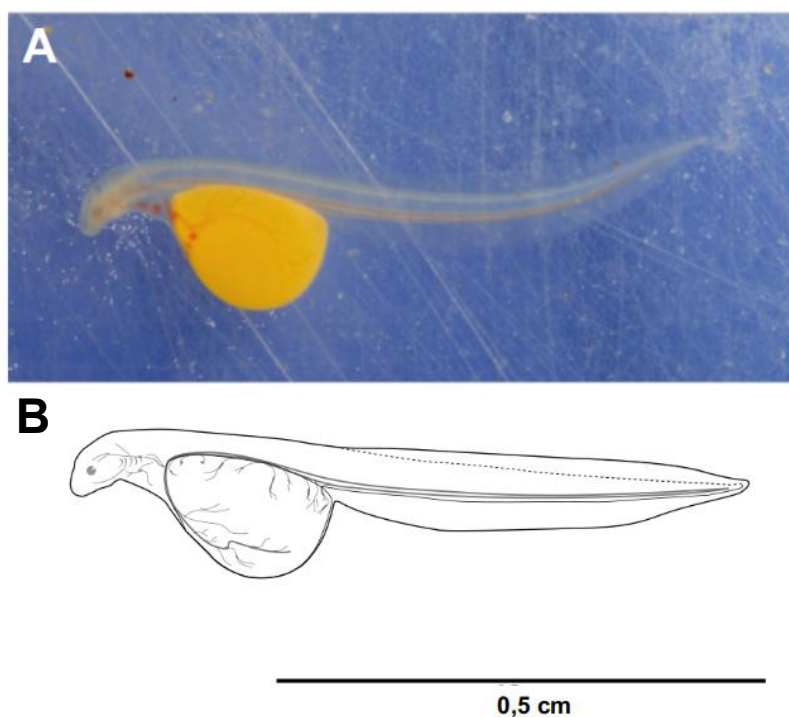


Fonte: O autor.

Os ovos de *E. varii* medem, em média, 4 mm ( $\pm 0.3$ ) de diâmetro e têm envelope translúcido (Fig. 5A), de superfície porosa e adesiva, ficando aderidos uns aos outros formando um grande “cacho” (Fig. 5B) sobre o ninho de espuma construído pelo adulto. Com bastante vitelo, os ovos são amarelos em seu interior, havendo um espaço espaço perivitelínico razoável. Só foi possível acompanhar a eclosão em um ninho da Reserva Adolpho Ducke, durante o monitoramento de 2018, onde os indivíduos saíram dos ovos 5 dias após a desova, tanto em laboratório quanto em ambiente natural.

*Eclosão (CT: 8 - 11 mm)*

**Figura 6.** Exemplo de *E. varii* recém eclodido. A: Fotografia em vida de indivíduo coletado em 12/08/18 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos recém eclodidos.



Fonte: O autor.

Os indivíduos eclodem com o corpo totalmente translúcido, evidenciando o início de pigmentação da vesícula óptica, a forte coloração amarela do vitelo e a pigmentação do sangue. Corpo de formato alongado e comprimido, cabeça conspícua, porém pouco diferenciada. Possuem focinho de ponta obtusa e levemente voltada para baixo. Vesículas oculares presentes, com margens indefinidas. Boca e narina ausentes. Abertura branquial ausente e, apesar de haver fluxo sanguíneo na cabeça, não é possível visualizar as brânquias. Em indivíduos vivos é possível observar a presença do coração funcional através do fluxo sanguíneo na área entre a cabeça e o vitelo.

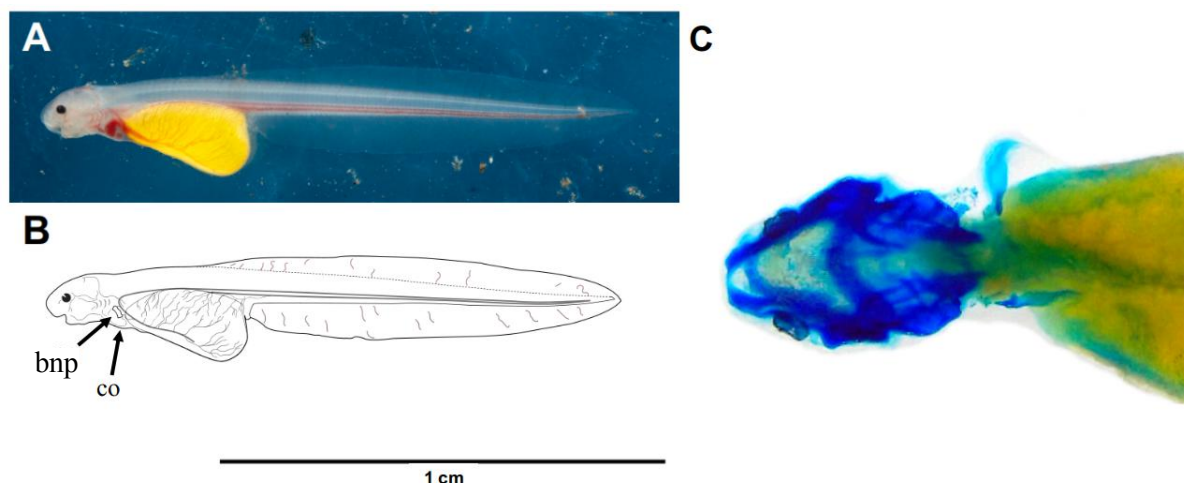
Sem nadadeiras formadas, havendo apenas inserção da peitoral pouco estruturada e a membrana embrionária, que possui formato lanceolado com origens dorsal e ventral na linha da extremidade posterior do saco vitelínico, percorrendo

medianamente toda a porção caudal, com ponta arredondada que ultrapassa a extremidade posterior do corpo. O saco vitelínico é grande (aprox. 4x o tamanho da cabeça), com vascularização inicialmente restrita à porção anterior do vitelo e posteriormente se ramificando em três vasos principais. Vitelo inicialmente ovalado, sendo absorvido no sentido antero-posterior.

Não há ossos formados. A cavidade abdominal é preenchida apenas por vitelo, não havendo órgãos definidos. Realizam constantemente movimentos vigorosos e erráticos com a cauda, utilizando a membrana embrionária para propulsão. Em ambiente natural, ficam aderidos ao ninho de espuma construído pelos pais, em posição vertical, com a cabeça entre as bolhas e a cauda em constante movimento.

3 dias (CT: 13 - 17 mm)

**Figura 7.** Exemplos de *E. varii* com três a cinco dias de vida. A: Foto em vida de indivíduo coletado em 15/08/18 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos com esta idade. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado (em azul escuro, formação da cartilagem). **bnp**, broto da nadadeira peitoral; **co**, coração.



Fonte: O autor.

Organismos de corpo translúcido, com tonalidade tornando-se mais opaca no sentido céfalo-caudal à medida que ocorre o adensamento de tecidos. Olhos bem pigmentados de um preto fosco, vitelo com forte tom de amarelo e sangue bastante vermelho, ressaltando toda a área irrigada pelo sistema circulatório. O corpo é alongado e comprimido, com o limite entre cabeça e corpo nítido e porção caudal em forma de faca. O focinho é curto e arredondado, com boca pequena, sub-terminal e com mandíbula distinta e em formação. Olhos bem desenvolvidos, com margens definidas e irrigação subjacente nítida quando em vida. É possível observar quatro arcos branquiais funcionais, bem como a abertura branquial formada. Em vida, é possível observar o coração (Fig. 7A-B), agora com maior volume sanguíneo e um vaso calibroso que se abre em direção ao vitelo.

Broto da nadadeira peitoral presente, próximo à margem anterior do saco vitelínico; nadadeiras curtas e com margem arredondada (Fig. 7B). Membrana embrionária mantém sua forma e extensão, agora com pequenos vasos distribuídos por toda sua área, partindo do centro do corpo para a região distal. Saco vitelínico

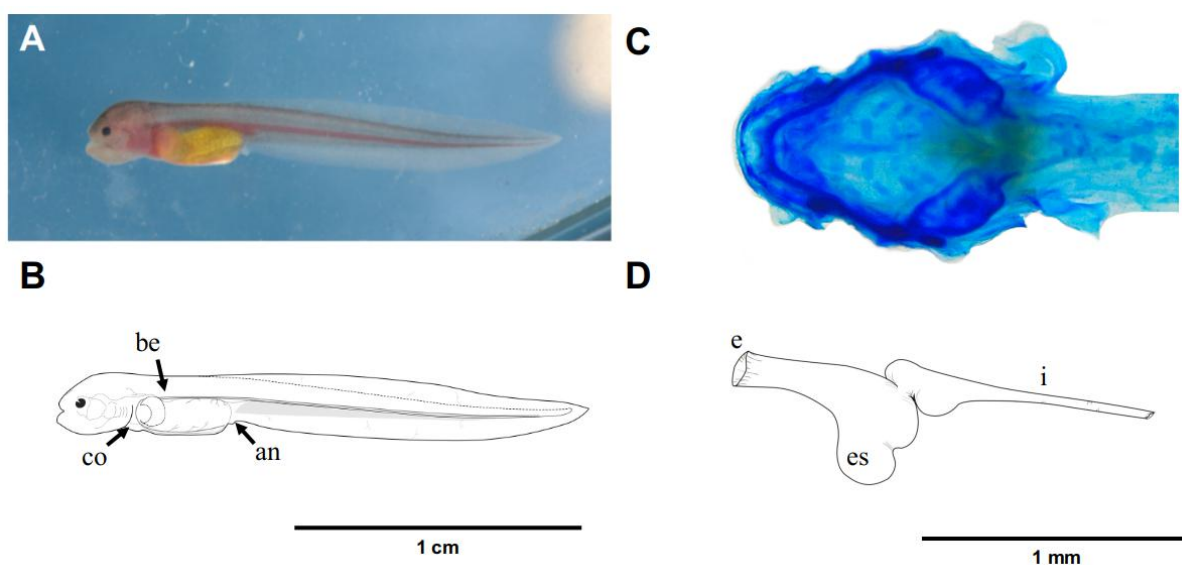
com porção posterior mais alta que a anterior, com formato semelhante ao de um feijão. Vitelo densamente vascularizado, com uma artéria principal que cruza diagonalmente o vitelo, com ramificações ascendentes. Vitelo reduzido em relação ao passo anterior, agora não atingindo duas vezes o tamanho da cabeça. É possível observar a formação de tecido condensado na região anal.

Neurocrânio com sinais de condrificação, bem como dos esqueletos, branquial e axial (Fig. 7C). A formação do esqueleto apendicular inicia nesse período, com a base da peitoral possuindo pequenas porções de cartilagem. Boca e opérculo presentes, com movimentos limitados, sendo a amplitude de movimento da boca especialmente restrita. Esôfago e estômago presentes, totalmente envoltos por vitelo. Canal intestinal ainda em formação. Nadadeiras peitorais com pouca mobilidade, não tendo sido registrado seu uso em nenhuma das observações.

Nesta fase, os indivíduos ficam “pendurados” no ninho de espuma, apenas com a cabeça fora da água, imersa na espuma e mantém essa posição por meio de movimentos erráticos da cauda, ação constante quando estão no ninho de espuma, mas esporádica fora dele. Os indivíduos mantidos em laboratório tendiam a tombar para os lados sempre que ficavam em repouso e passaram a reagir à luz, representando o início da fotofobia.

1 semana (CT: 14 - 18 mm)

**Figura 8.** Exemplar de *E. varii* com uma semana de vida. A: Foto em vida tirada em 22/08/18 de indivíduo coletado na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos com esta idade. Órgão elétrico destacado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado (em azul escuro, a cartilagem). D: Representação do trato digestivo de espécimes com 1 semana de vida. **an**, ânus **be**, bolha engolfada; **co**, coração; **e**, esôfago; **es**, estômago; **i**, intestino.



Fonte: O autor.

Indivíduos de corpo translúcido com acúmulo gradual de melanóforos principalmente no dorso do corpo, na parte posterior do saco vitelínico e na porção mediana das nadadeiras peitorais, que passam a ter tonalidade mais escura (Fig. 8A). Os olhos são pretos e opacos. Corpo alongado e comprimido, com cabeça curta, roliça e olhos pequenos, posicionados na metade da altura da cabeça. Boca presente com leve prognatismo. Um par de narinas, grande (largura semelhante ao diâmetro do olho) e elíptica, localizada no dorso do focinho. Em vida pode-se ver na câmara branquial quatro arcos branquiais bastante irrigados. O opérculo possui margem arredondada e sua extremidade em alguns exemplares sobrepõe a origem da nadadeira peitoral. Devido ao adensamento de tecido no interior da cabeça e à formação das nadadeiras



peitorais, não é possível observar a câmara cardíaca, sendo distinguível apenas a coloração avermelhada na região entre câmara branquial e vitelo.

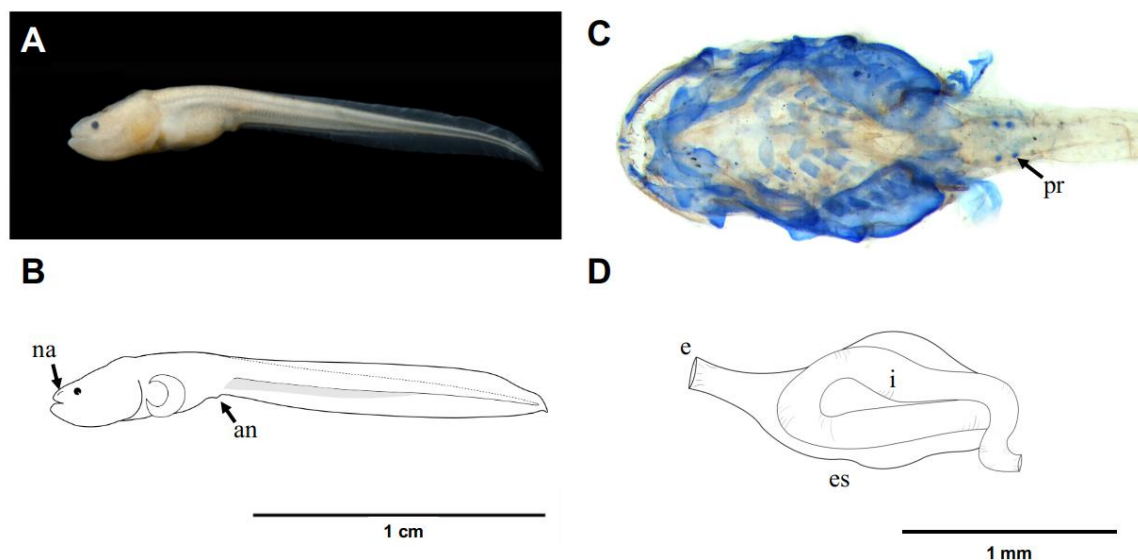
Nadadeiras peitorais mais largas que longas, inseridas imediatamente após a abertura branquial, com margem arredondada, sem raios e com musculatura delgada na base. Membrana embrionária opaca, com formato lanceolado, com ponta aguda ultrapassando a extremidade posterior do corpo. É possível observar o adensamento de tecido na região anal ligado à membrana embrionária, porém sem formação da abertura anal. O saco vitelínico tem volume proporcional ao corpo, restringindo a cavidade abdominal que agora carrega menos da metade do volume de vitelo original. A vascularização do vitelo regride, sendo agora restrita à margem anterior do saco vitelínico. Nesse intervalo ocorre o surgimento do órgão elétrico, que pode ser visto imediatamente abaixo do par de vasos que cruzam o corpo no eixo mediano. O órgão elétrico é limitado anteriormente pela cavidade abdominal e se desenvolve longitudinalmente, se estendendo até a metade do comprimento da cauda (Fig. 8B). É possível identificar a presença de colunas de eletrócitos formadas.

A formação do crânio avança, com neurocrânio e branquiocrânio em processo final de condrificação (Fig. 8C). A condrificação do esqueleto apendicular continua, com o avanço da formação das estruturas cartilagosas na base da peitoral. Têm controle dos movimentos da mandíbula e da região opercular, sendo a amplitude dos movimentos da boca ainda restrita. Envolto no vitelo remanescente, o aparelho digestivo está completamente formado, sendo um tubo quase reto nos indivíduos menores e, à medida que cresce, havendo uma contorção do estômago (Fig. 8D).

Não dependem mais do ninho de espuma para sustentação junto à superfície da água, engolfando uma bolha de ar para manter a flutuabilidade, processo precursor da formação da bexiga natatória (Fig. 8A-B). Apresentam nado coordenado, utilizando a ondulação da cauda para propulsão e as nadadeiras peitorais para manobras, mantendo a boca aberta quando precisam permanecer em posição vertical. Apesar de possuírem mobilidade razoável, os indivíduos tendem a se manter agregados, tanto nos ninhos quanto em laboratório, e a nadar próximos à superfície da água.

2 semanas (CT: 15 - 19 mm)

**Figura 9.** Exemplar de *E. varii* com 2 semanas de vida. A: Fotografia de indivíduo fixado, coletado em 19/11/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 2 semanas de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal da região cefálica de indivíduo diafanizado. (cartilagem em azul) D: Representação do trato digestivo de espécimes com 2 semanas de vida. **an**, ânus; **e**, esôfago; **es**, estômago; **i**, intestino; **na**, narina; **pr**, parapófise.



Fonte: O autor.

Corpo com pigmentação escura em vida, com adensamento progressivo de melanóforos pelo corpo, principalmente na região dorsal, desaparecendo quando fixados. Olhos negros e opacos contrastando com a coloração do corpo e com o vitelo remanescente, que atribui um tom amarelo pálido e opaco à cavidade abdominal (Fig. 9A). Em vida é possível observar os tons vivos de vermelho na área das brânquias e do coração devido ao grande volume de sangue.

Corpo alongado e comprimido, com a altura da membrana embrionária equivalente à altura da cabeça, agora robusta, tão alta quanto larga. Focinho curto e boca terminal com prognatismo mandibular. Narinas simples, grandes e elípticas posicionadas no dorso do focinho, com margem anterior próxima à ponta da cabeça. Região opercular robusta, dando a impressão dos indivíduos terem “bochechas” e atribuindo aspecto mais largo à cabeça.

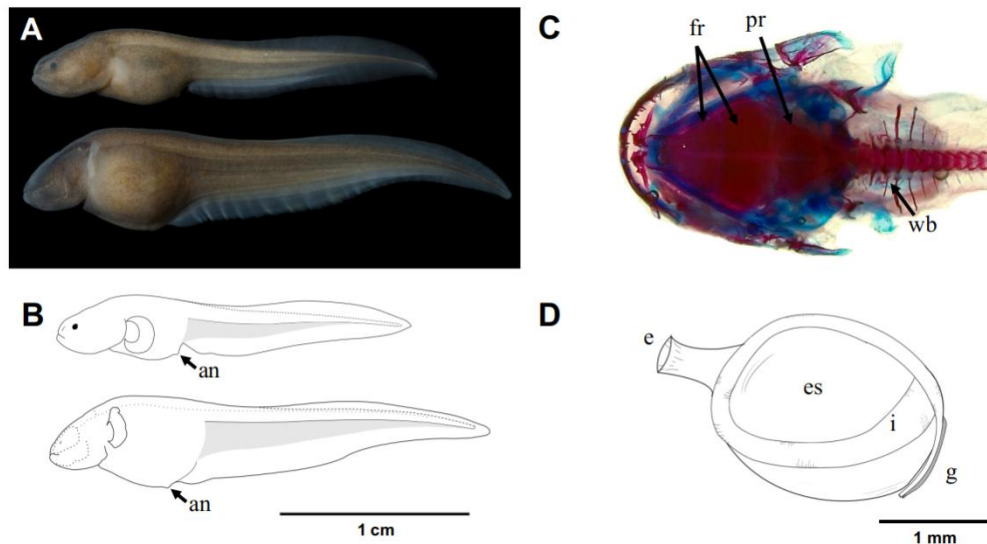
Nadadeiras peitorais de formato arredondado, mais largas que longas, possuindo um arco de melanóforos na base da nadadeira (Fig. 9B). Membrana embrionária mantém seu formato, com ponta obtusa confluindo para a extremidade da cauda. A membrana começa a ser pigmentada e é possível observar o adensamento de tecidos em sentido antero-posterior na sua porção ventral, paralelos ao eixo do corpo. Nesse período ocorre a formação de uma papila anal associada à margem posterior da cavidade abdominal e ligada à origem ventral da membrana embrionária. Não há abertura anal até o final da fase, mas é possível observar o início da formação do tubo retal. Os organismos possuem pouco ou nenhum vitelo remanescente, delimitando a cavidade abdominal. O órgão elétrico apresenta duas fileiras de eletrócitos, se estendendo longitudinalmente por 2/3 da cauda, sendo quase tão alto quanto a musculatura dorsal.

Neurocrânio em formação, ainda sem indícios de formação do osso frontal. Esqueleto mandibular formado, com a cartilagem de Meckel aparente, com uma série de dentes cônicos na pré-maxila e uma no dentário. O esqueleto branquial em formação, com complexo hioideo nitidamente condricado (Fig. 9C). Base das nadadeiras peitorais completamente condricadas, mas sem lepidotríquias. Esqueleto axial em formação, com aparelho de Weber iniciando o processo de condricação a partir dos arcos neurais e parapofises. Aparelho digestivo estruturado, com paredes aparentemente mais rígidas e o intestino disposto em três alças que envolvem o estômago, sendo a terceira mais calibrosa e delgada, terminando na abertura do ânus, próxima à nadadeira anal (Fig. 9D). Movimentos vigorosos da boca e da região opercular parecem marcar os eventos de respiração. Peitorais com mais mobilidade, auxiliando em manobras mais complexas e permitindo maior controle da posição espacial.

O nado é orientado, com propulsão gerada pela ondulação da cauda, agora mais coordenada e independente da postura do corpo. Tanto no ninho quanto em laboratório os indivíduos se mostraram pouco ativos, se movimentando principalmente quando expostos a luz, buscando sempre estar agregados e se deslocando próximos à superfície da água. Ao fim desse intervalo os organismos ingerem pela primeira vez alimento de origem exógena, consumindo os novos ovos depositados no ninho pela mãe.

1 mês (CT: 16 - 34 mm)

**Figura 10.** Exemplos de *E. varii* com 1 mês de vida. A: Fotografias de indivíduos coletados em 23/11/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 1 mês de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 1 mês de vida. **an**, ânus; **e**, esôfago; **es**, estômago; **fr**, frontal; **g**, gônadas (em cinza); **i**, intestino; **pr**, parietal; **wb**, aparelho de Weber.



Fonte: O autor.

Corpo escuro de tom roxeado em vida e marrom quando fixado. Olhos escuros cobertos por muco de tom claro, o que os torna pouco nítidos. Corpo alongado com a parte dianteira do corpo mais robusta, frequentemente com o abdômen inchado e porção caudal comprimida (Fig. 10A). Durante o intervalo há o rápido aumento da altura do corpo à medida que o tecido se condensa e a porção dorsal da membrana embrionária é absorvida. Cabeça robusta na porção jugal, tornando-se proporcionalmente menor à medida que o corpo cresce. Inicialmente, possuem pequenos entalhes nas regiões supra e infraorbitais, mandibular, mentoniana e temporal que se aprofundam ao longo do intervalo, marcando a formação do Sistema Látero-Sensorial Cefálico (SLSC). Sutilmente inclinada para baixo (aparentemente em decorrência da preservação da musculatura occipital robusta), a cabeça é revestida por uma fina camada de muco e apresenta dorso convexo. Olhos pequenos de difícil visualização devido ao revestimento mucoso. Boca prognata, com adição de dentes. Rictus abaixo da linha dos olhos, podendo ser facilmente confundido com os canais

do SLSC em formação em indivíduos mais desenvolvidos. Narinas simples em forma de fenda estreita na extremidade do focinho em processo de divisão, apresentando uma constrição medial, precursora do septo internasal. Abertura branquial presente e funcional, sendo pequena e quase imperceptível nos indivíduos com abdômen inchado.

Nadadeiras peitorais arredondadas com origem imediatamente após a abertura branquial, com uma porção de tecido densamente condensado na base e membrana mais larga que longa, completamente translúcida e com raios em formação do centro para as bordas nos indivíduos mais desenvolvidos. Membrana embrionária com origem próxima à metade do comprimento da cauda, em formato de faca e extremidade caudal arredondada. Raios se formando em sentido antero-posterior na porção ventral da membrana, iniciando a diferenciação da nadadeira anal que, nesse intervalo, chega a desenvolver 2/3 dos raios. Abertura anal presente e inicialmente ligada à membrana da anal, migrando até o centro do abdômen durante esse intervalo. A papila anal não é visível nos indivíduos com abdômen dilatado devido ao estômago cheio. Cavidade abdominal intumescida podendo chegar a três vezes o volume da cabeça. Órgão elétrico localizado imediatamente abaixo do eixo longitudinal do corpo, com clara distinção do tecido condensado dorsal, mais claro e denso (Fig. 10B). Tem origem imediatamente após a cavidade abdominal e se desenvolve rapidamente ao longo desse período, podendo ocupar até 2/3 do comprimento da cauda em indivíduos maiores. A visualização do órgão elétrico é dificultada pelo escurecimento do tegumento nas laterais do corpo, sendo possível constatar seu tamanho apenas pelo seu contraste com a musculatura.

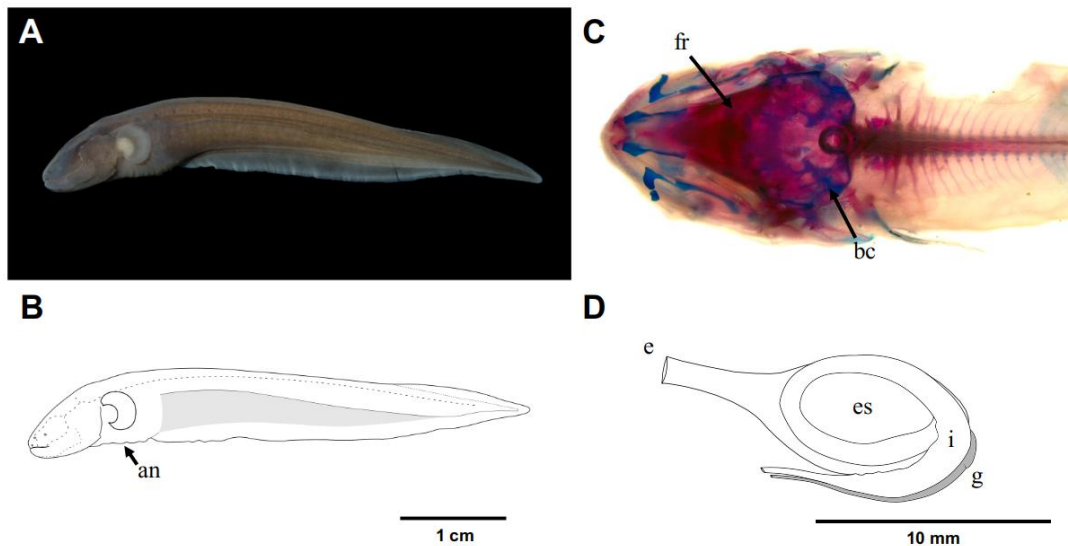
Ossificação da cabeça em andamento, com o neurocrânio iniciando o processo de ossificação com a formação de três placas ósseas precursoras de ossos da região frontal e parietal (Fig. 10C). Na base do crânio ainda é difícil distinguir os ossos, mesmo nos indivíduos maiores. Esqueleto mandibular concluindo a calcificação, apresentando dentes cônicos na pré-maxila e no dentário. Nadadeiras peitorais com base condrificada e adição gradual de lepidotriquiias do centro para as margens da membrana. Pterigióforos e lepidotriquiias em desenvolvimento na nadadeira anal. Esqueleto axial em calcificação no sentido antero-posterior, com aparelho de Weber e a ossificação dos centros vertebrais e costelas alcançando a metade do corpo nos indivíduos mais desenvolvidos. Boca com mobilidade razoável e opérculo com

abertura restrita. Todos os estômagos analisados estavam repletos de ovos, havendo variação nos volumes. Dentro do estômago, a texturas dos ovos é idêntica à do vitelo encontrado nos indivíduos das fases anteriores. O intestino está disposto em três alças, envolvendo a porção mediana do estômago (Fig. 10D). A última alça do intestino desce rente à parede posterior do estômago se abre no poro anal nos indivíduos menores, enquanto nos mais desenvolvidos, o intestino segue paralelo às gônadas, agora visíveis, que assumem a posição no eixo mediano do corpo e os dois tubos se encontram no poro urogenital.

O nado é orientado e subcarangiforme, utilizando a ondulação da cauda para propulsão e as nadadeiras peitorais para estabilização do corpo. Nesse período passam a ser capazes de nadar “de ré”, invertendo o sentido de ondulação da porção caudal. Os indivíduos são bastante ativos e gregários e passam toda a fase consumindo os ovos depositados no ninho pela mãe. Os indivíduos menores se alimentam utilizando os dentes para arrancar pedaços enquanto os maiores chegam a ingerir ovos inteiros, sendo comum ver restos de ovos saindo pelos opérculos em indivíduos com estômagos mais cheios. É nesse intervalo que são vistos os primeiros eventos de investida à superfície para reposição de ar na cavidade oral.

1 mês e 2 semanas (CT: 31 - 57 mm)

**Figura 11.** Exemplar de *E. varii* com 1 mês e 2 semanas de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 09/12/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos com 1 mês e 2 semanas de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 1 mês e meio de vida. **an**, ânus; **bc**, região basicranial; **e**, esôfago; **es**, estômago; **fr**, frontal; **g**, gônadas (em cinza); **i**, intestino.



Fonte: O autor.

Corpo escuro de tom roxeado (marrom quando fixado), olhos pretos com aspecto claro devido à camada de muco revestindo a cabeça, nadadeiras com margem hialina. Corpo coberto de muco, alongado, robusto na parte anterior e comprimido na porção caudal (Fig. 11A). Cabeça coberta por uma camada espessa de muco, com aspecto mais denso na área do focinho. Olhos pequenos e pouco nítidos, cobertos por uma densa camada de muco. Boca terminal, levemente prognata, com região mandibular robusta e dentes formados. Canais do SLSC expostos e em finalização, sendo possível observar poros em alguns indivíduos. Dois pares de narinas nitidamente distintos, estando as narinas anteriores na extremidade do focinho e as posteriores próximas às margens anteriores dos olhos (11B). O opérculo tem margem arredondada e abertura pequena.

Nadadeiras peitorais arredondadas, mais largas que longas, com origem nítida devido ao adensamento de tecido. Possuem um arco medial escuro e margem clara e obtusa, com raios em desenvolvimento, alcançando a metade da extensão das

nadadeiras. A membrana embrionária é reduzida, ocupando agora menos da metade de seu comprimento original, resumindo-se à extremidade caudal do corpo. Nadadeira anal longa, ocupando quase toda a porção ventral da cauda, com raios e pterigióforos em formação. A abertura anal está situada entre o meio do abdomen e a linha da origem das peitorais. A pigmentação do corpo não permite a visualização do órgão elétrico, sendo o único indício de sua condição, o aumento da largura do corpo.

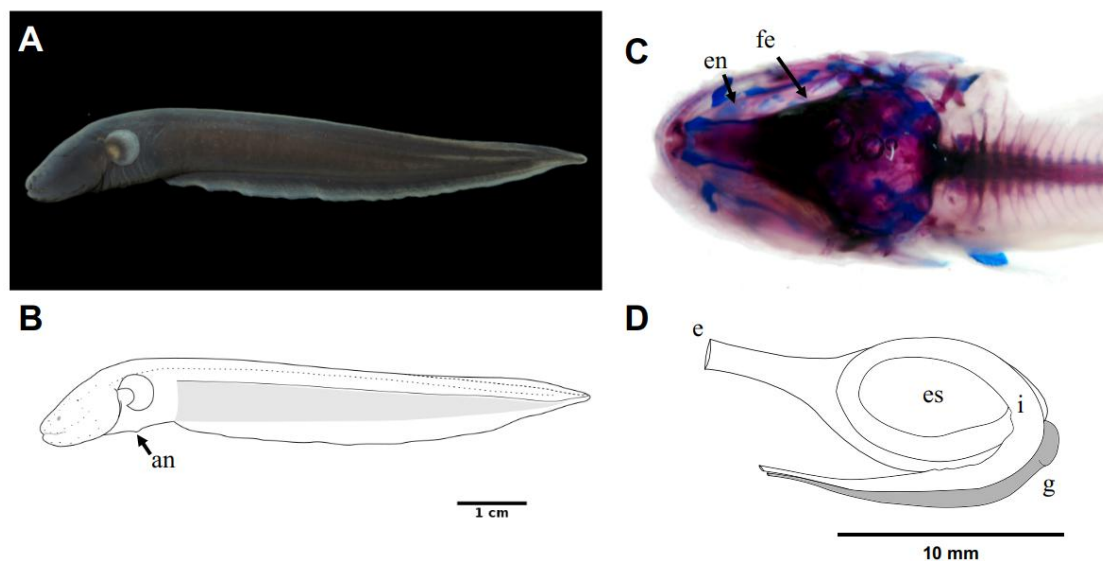
Neurocrânio em calcificação, com os frontais e parietais concluindo o processo de ossificação e uma grande porção cartilaginosa na região basicranial (Fig. 11C). Esqueletos mandibular e branquial bem ainda em calcificação, com dentes cônicos no pré-maxilar e no dentário. Nadadeiras peitorais e anal continuam a desenvolver pterigióforos e lepidotriquias, não havendo sinais de calcificação. Esqueleto axial formado, com aparelho de Weber e a maioria dos centros vertebrais calcificados e costelas da porção posterior do corpo em processo de ossificação. Indivíduos com ampla abertura da boca e mobilidade do opérculo restrita. Aparelho digestivo robusto, com estômago rígido de paredes espessas, comumente repleto de ovos em indivíduos maiores. Intestino organizado em três alças aparentemente divididas por esfínteres, sendo possível diferenciar as alças pelo seu calibre e espessura da parede do órgão (Fig. 11D). A terceira alça do intestino se associa lateralmente às gônadas no fundo da cavidade abdominal, e ambas se estendem ao longo da cavidade, rentes à parede abdominal até chegarem próximos à região cardíaca, onde confluem e formam o poro urogenital.

Nado subcarangiforme, com propulsão proveniente da ondulação da cauda e as nadadeiras peitorais utilizadas para estabilizar e manobrar o corpo. Os indivíduos tendem a ficar agrupados, mas começam a adotar um comportamento individual mais frequente. Ao fim desse período ocorre a desova do segundo lote de ovos para alimentação, que passam a consumir de forma voraz.



2 a 3 meses (CT: 50 - 116 mm)

**Figura 12.** Exemplar de *E. varii* a partir dos 2 meses de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 21/12/16 em Salvaterra. B: Generalização da morfologia de indivíduos a partir dos 2 meses de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 2 meses de vida. **an**, ânus; **e**, esôfago; **es**, estômago; **en**, entopiterigoide; **fe**, fenestra frontal; **g**, gônadas (em cinza); **i**, intestino.



Corpo bastante escuro de tom arroxeadado e revestido por uma espessa camada de muco, atribuindo coloração opaca por todo o corpo quando fixado (Fig. 12A). O muco se adensa em algumas regiões do abdômen e da cauda, formando máculas hialinas. O corpo é alongado e subcilíndrico, com uma separação nítida entre a região dorsal e as laterais do corpo devido ao aumento de sua largura. Nos indivíduos com pigmentação incompleta é possível observar o final da bexiga natatória próximo à extremidade caudal. A cabeça é pequena e revestida por uma camada bastante densa de muco, o que dificulta a visualização dos olhos. Boca terminal levemente prognata, com dentes na maxila e no dentário. Possuem dois pares de narinas, estando as narinas anteriores na ponta do focinho e as posteriores próximas aos olhos. Possuem uma série de poros nas regiões orbital, opercular, temporal, mandibular e mental, referentes aos segmentos de canal do SLSC. O opérculo tem margem obtusa, com abertura branquial pequena e pouco evidente.

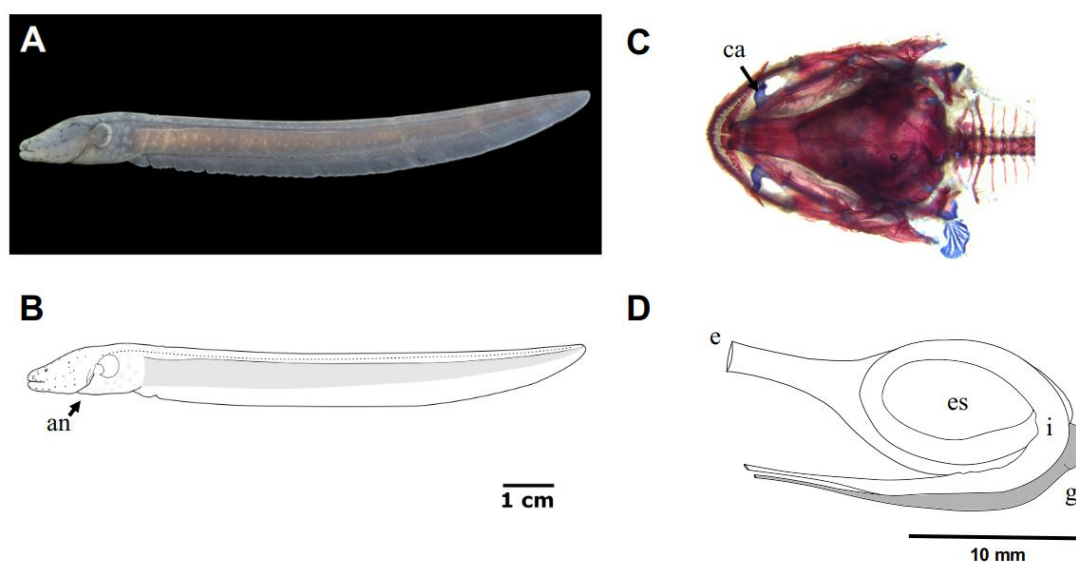
Nadadeiras peitorais medianas e arredondadas, tendo largura maior ou igual à altura do opérculo, com coloração clara nas margens. O restante da membrana embrionária é absorvido nesse período. Nadadeira anal finalizando sua estruturação, ainda com raios em formação próximo à extremidade caudal do corpo, onde forma uma ponta obtusa ao confluir com o tecido remanescente da parte dorsal da membrana embrionária. Abertura anal situada abaixo ou após a inserção das nadadeiras peitorais, geralmente associada a uma papila.

Neurocrânio concluindo sua calcificação, havendo aparente aumento da fenestra ao lado do osso frontal e evidenciamento do entopterigoide (Fig. 12C). Esqueleto mandibular formado e ossificado. Cleitro formado e calcificado, sustentando o esqueleto da nadadeira peitoral que, apesar de formado, não possui sinais de calcificação. O esqueleto axial está completamente formado, estando as vértebras completamente ossificadas e a calcificação das costelas ocorrendo ao longo desse período. Nadadeira anal estruturada e inicialmente sem ossificação, com deposição incipiente de cálcio nos pterigióforos ao longo do período. Aparelho digestivo semelhante ao estado anterior, havendo apenas o alongamento do intestino e das gônadas, ainda delgadas, à medida que o poro urogenital migra no abdômen (Fig. 12D).

Ao longo do período ocorre a mudança no modo de locomoção de subcarangiforme para gimnotiforme, que consiste na propulsão proveniente do movimento senoidal da nadadeira anal e da parte posterior do corpo, que atua como uma nadadeira caudal devido ao seu formato espatulado, alto e comprimido. As nadadeiras peitorais são utilizadas para estabilização do corpo e realização de manobras. Iniciam esse passo concluindo o consumo do segundo lote de ovos. Ao fim do intervalo, os indivíduos passam a sair do ninho em cardume para forragear, revolvendo substratos e margens sincronicamente em busca de invertebrados. Os jovens são acompanhados por um poraquê adulto durante todo o evento de forrageio. Os eventos ocorrem diariamente até o fim do cuidado parental.

4 meses - ( $CT > 115\text{ mm}$ )

**Figura 13.** Exemplar de *E. varii* aos 4 meses de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 02/12/17 na Reserva Ducke. B: Generalização da morfologia de indivíduos a partir com 4 meses de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduos com 4 meses de vida. **an**, ânus; **ca**, cartilagem maxilar; **e**, esôfago; **es**, estômago; **g**, gônadas (em cinza); **i**, intestino.



Fonte: O autor.

Corpo escuro de tom arroxeado, coberto por uma camada espessa de muco que se adensa em alguns pontos, formando máculas claras, principalmente na cabeça e no abdomen (Fig. 13A). As regiões mandibular e abdominal assumem uma coloração mais clara ao longo dessa fase. Os olhos são pequenos e de difícil visualização, tendo um aspecto claro devido ao revestimento mucoso. O corpo tem formato subcilíndrico, com a região posterior da cauda mais comprimida que a anterior, se assemelhando a uma faca devido à extensão da nadadeira anal. A cabeça é proporcionalmente pequena e levemente deprimida, com uma inclinação sutil no dorso e ponta do focinho obtusa. Olhos pequenos, boca terminal e prognata. Narina anterior situada na ponta do focinho e a posterior, menor, próxima à margem anterior do olho.

Nadadeira peitoral pequena e arredondada, com origem e margem claras e com raios moles formados. Nadadeira anal longa e escura, com origem imediatamente após o abdômen, percorrendo ventralmente o corpo e terminando na extremidade caudal, com raios em toda sua extensão. Abertura anal ultrapassando a linha das

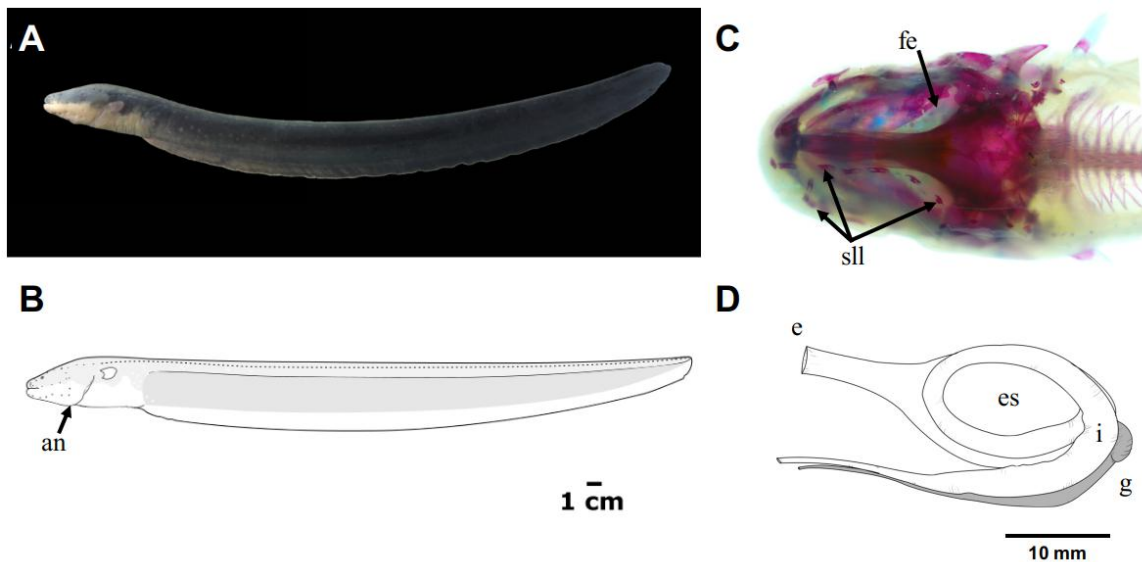
nadadeiras peitorais, geralmente com uma papila associada posteriormente. A cavidade abdominal é bastante elástica, variando em volume de acordo com o estado alimentar dos indivíduos.

Neurocrânio formado e esqueleto mandibular calcificados, com frontais e parietais totalmente formados (Fig. 13C), e com cartilagem remanescente na base do crânio e em uma estrutura associada à maxila aparentemente envolvida na abertura da boca. Esqueleto da nadadeira peitoral, formado mas ainda completamente cartilaginoso. Esqueleto axial completamente formado, com vértebras e costelas ossificadas. Nadadeira anal formada, com pterigióforos calcificados e os raios, em sua maioria bifurcados, iniciando o processo de ossificação. Anatomia do aparelho digestivo conservada, estando o estômago mais forte e robusto e havendo o alongamento do intestino e das gônadas, que tornam-se mais largas, em função da migração do poro urogenital (Fig. 13D).

Nado gimnotiforme, com propulsão proveniente do movimento senoidal da nadadeira anal e da porção posterior do corpo, utilizando as nadadeiras peitorais em manobras e para estabilização do corpo. Durante esse período ocorre o fim do cuidado parental, com a saída dos indivíduos dos ninhos, comumente em pequenos grupos. Após a saída do ninho os indivíduos tendem a ocupar ambientes complexos e bem resguardados, como barrancos e complexos de raízes.

1 ano (CT= 386 mm)

**Figura 14.** Exemplar de *E. varii* com um ano de vida. A: Fotografia de indivíduo coletado em 12/08/18 na Reserva Florestal Adolpho Ducke. B: Representação da morfologia de indivíduos com um ano de vida. Órgão elétrico representado em cinza. C: Vista dorsal de indivíduo diafanizado. D: Representação do trato digestivo de indivíduo com 1 ano de vida. **an**, ânus; **e**, esôfago; **es**, estômago; **fe**, fenestra frontal; **g**, gônadas (em cinza); **i**, intestino; **sll**, segmentos da linha lateral.



Fonte: O autor.

Corpo escuro de tom roxeadado, coberto por uma camada espessa de muco que se adensa em alguns pontos, formando máculas claras no dorso e nas laterais do corpo. A porção ventral da cabeça e do abdômen possuem uma coloração clara, característica dos adultos da espécie (Fig. 14A). Os olhos são pequenos e de difícil visualização, com aspecto claro devido e revestidos de muco. O corpo tem formato subcilíndrico, com a região posterior da cauda mais comprimida que a anterior, com a extremidade caudal arredondada devido à curva do final da nadadeira anal. A cabeça é pequena e levemente deprimida, com uma musculatura robusta no dorso e ponta do focinho obtusa. Boca terminal e prognata. Narina anterior situada na ponta do focinho, às margens do lábio superior, e a narina posterior próxima à margem anterior do olho.

Nadadeira peitoral pequena e arredondada, de tom claro e com todos os raios formados. Nadadeira anal longa e escura, com origem imediatamente após o abdômen, percorrendo ventralmente o corpo e terminando na extremidade caudal, com raios em toda sua extensão. Abertura anal em posição jugular (Fig. 14B), com uma pequena

papila associada posteriormente. A cavidade abdominal é bastante elástica e delicada, tendo variado em volume de acordo com o estado alimentar do indivíduo.

Crânio completamente ossificado, havendo apenas as cartilagens maxilares, do complexo hioideo e na base das placas faríngeas. Osso frontal mais alongado e delgado que nos intervalos anteriores, sugerindo alongamento (Fig. 14C). A fenestra frontal aparentemente acompanha o processo, tornado-se mais evidente. Segmentos dos canais da linha lateral cefálica calcificados. Nadadeiras peitoral e anal formadas, com todos os pterigióforos e raios calcificados. Esqueleto axial completamente formado, com vértebras e costelas ossificadas, sendo possível observar o esqueleto caudal completamente formado. Aparelho digestivo robusto, com estômago forte e intestino dividido em três alças com aspectos nitidamente distintos. A anatomia do trato é mantida, havendo apenas o alongamento do intestino e das gônadas, largas e achatadas, que confluem na região jugular formando a abertura do poro urogenital (Fig. 14D). Nado gimnotiforme, com propulsão proveniente do movimento senoidal da nadadeira anal e da porção posterior do corpo, utilizando as nadadeiras peitorais em manobras e para estabilização do corpo. Esta faixa de tamanho foi representada por apenas um indivíduo que ficou confinado em um tributário do igarapé Bolívia pouco depois de ter deixado o ninho, se alimentando de invertebrados ao longo desses seis meses. O indivíduo estava sozinho e foi capturado dentro de um barranco, escondido nas raízes de uma árvore.

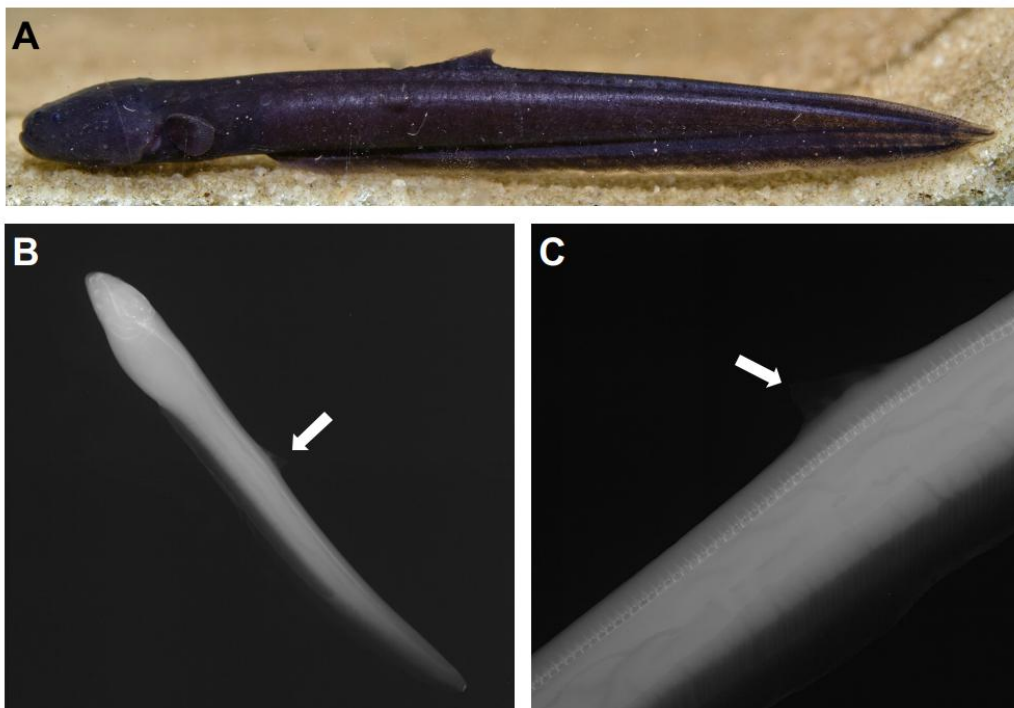
*Má formação e regeneração da cauda*

**Figura 15.** Espécimes albinos de *E. varii*. CT= 73 mm.



Fonte: Carlos David de Santana

**Figura 16.** Indivíduo de *E. varii* com remanescente de membrana embrionária na região dorsal do corpo. A: Foto do indivíduo anômalo em vida. B: Radiografia do indivíduo. C: Detalhe evidenciando a "falsa dorsal". As setas indicam a posição da "nadadeira" no corpo. CT= 76 mm.

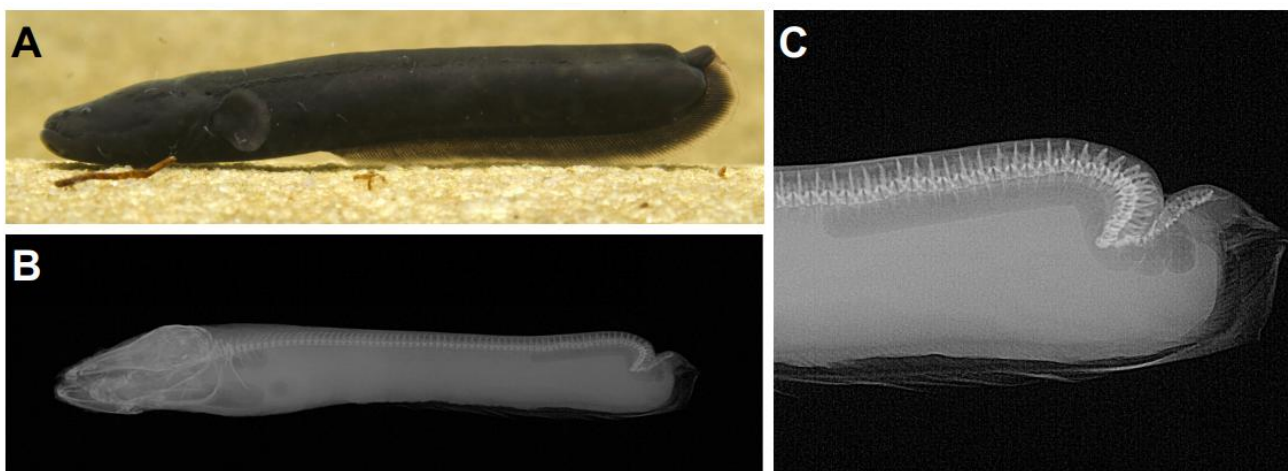


Fonte: Douglas Bastos

Ao longo das coletas, foram observados dois tipos de anomalia que, apesar de representarem erros no desenvolvimento, aparentemente não afetam a sobrevivência dos indivíduos anômalos. Uma das variações encontradas foi a de organismos albinos (Fig. 15), provavelmente por defeito no processo de pigmentação do corpo. Também foi observada a possibilidade de erro na absorção da membrana embrionária, originando indivíduos com uma falsa nadadeira dorsal (Fig. 16). Apesar de o tecido remanescente se assemelhar bastante a uma nadadeira, não há a formação de estruturas ósseas associadas (Fig. 16B-C), o que reforça a ideia de que o viés ocorra no processo de absorção da membrana.

Além da má formação, é comum observar indivíduos com partes da cauda danificadas ou mesmo arrancadas. No caso mais extremo observado, um espécime de provavelmente três meses de vida foi encontrado com ao menos 1/3 de sua cauda amputada (Fig. 17). Apesar da porção mutilada, o indivíduo nadava e se alimentava normalmente, tendo sobrevivido por mais 4 meses em um aquário. Através de imagens de raio X pudemos constatar que apesar da cauda ter sido “regenerada”, permitindo a sobrevivência e deslocamento do organismo, os componentes ósseos perdidos não foram restaurados (Fig. 17B-C).

**Figura 17.** Exemplar amputado de *E. varii*. A: Fotografia do indivíduo em vida. B: Radiografia do indivíduo amputado. C: Destaque para a porção regenerada da cauda. CT= 78 mm.



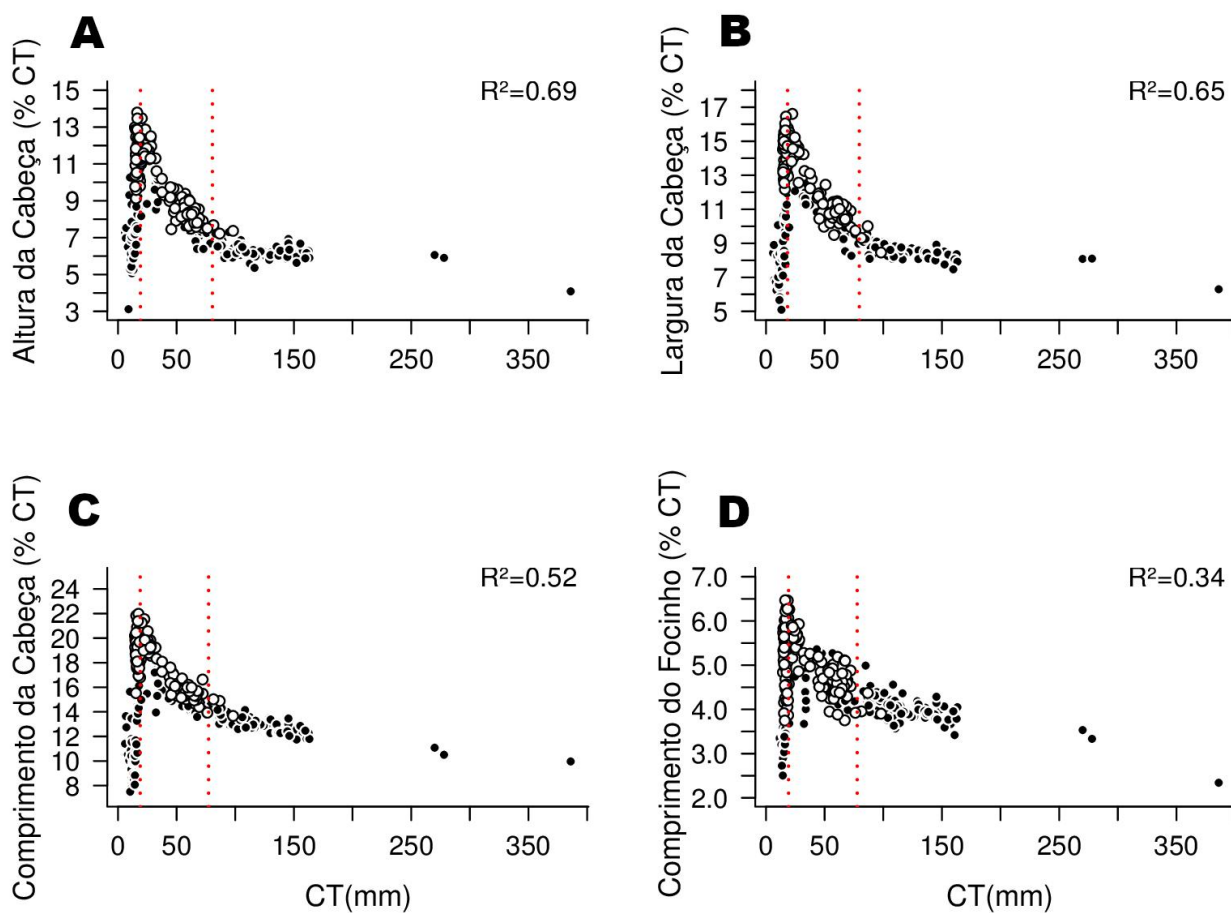
Fonte: O autor.



## Morfometria

Apesar dos intervalos de tamanho coletados na Ducke e em Salvaterra não serem idênticos, a partir da sobreposição do tamanho dos espécimes é possível observar a complementaridade ao analisar as regressões, não havendo evidência de diferenças no padrão de desenvolvimento das duas populações.

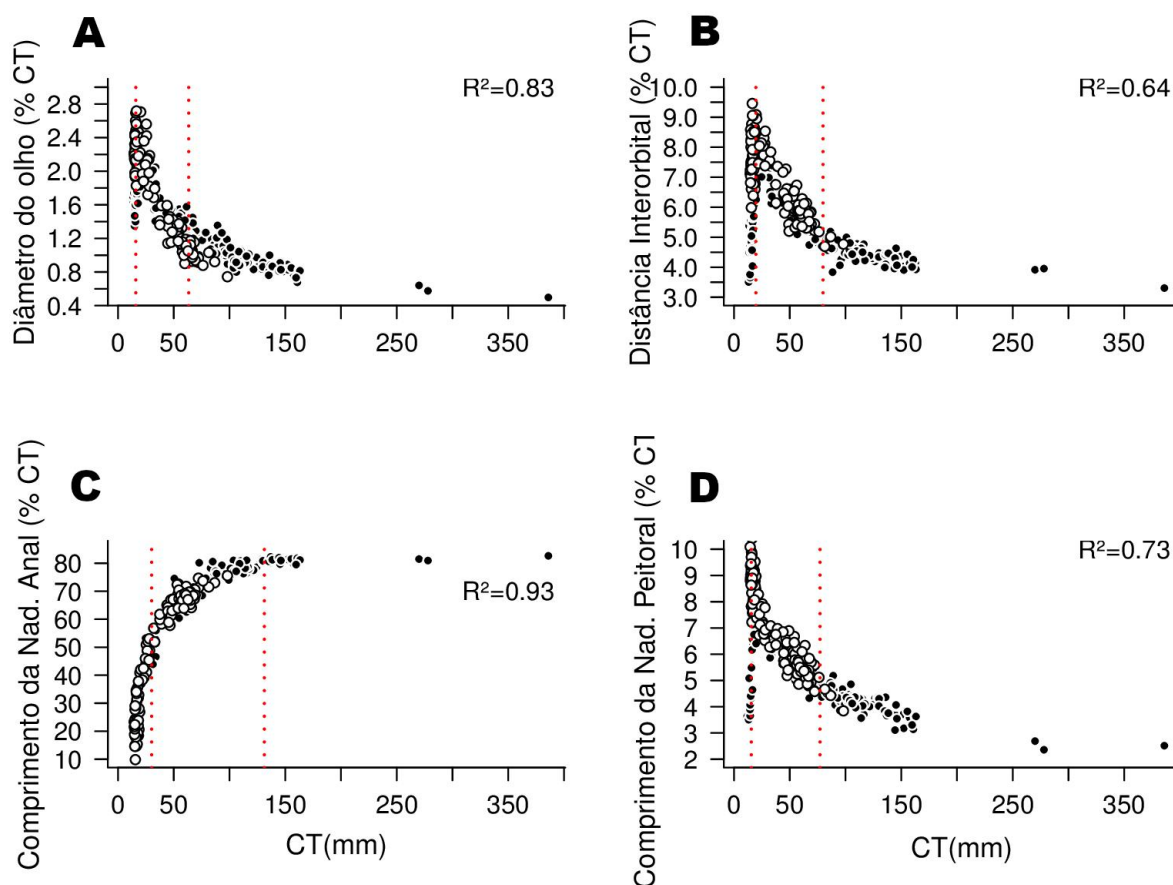
**Figura 18.** Mudanças na altura (A), largura (B) e comprimento (C) relativos da cabeça e do comprimento relativo do focinho (D) ao longo do desenvolvimento de *Electrophorus varii*. Indivíduos da Ducke representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.



Fonte: O autor.

As medidas relacionadas à cabeça e estruturas cefálicas assumiram um padrão semelhante, com crescimento rápido nas primeiras semanas, estabilização por volta dos 20 mm de CT e posterior redução na proporção das estruturas, estabilizando novamente suas proporções por volta dos 80 mm (Fig. 18A-D; Fig.19A-B). As nadadeiras peitorais apresentaram padrão de desenvolvimento semelhante ao das medidas cefálicas (Fig. 19D), ao passo que a nadadeira anal aumentou gradualmente ao longo da ontogenia, com uma aceleração no desenvolvimento por volta dos 50mm e alcançando sua proporção corporal definitiva em indivíduos de aproximadamente 130 mm (Fig. 19C), passando a ser a base da mobilidade dos organismos.

**Figura 19.** Mudanças no diâmetro do olho (A), distância interorbital (B), comprimento da nadadeira anal (C) e comprimento da nadadeira peitoral (D) relativos ao comprimento do corpo ao longo do desenvolvimento de *Electrophorus varii*. Indivíduos da Duce representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.

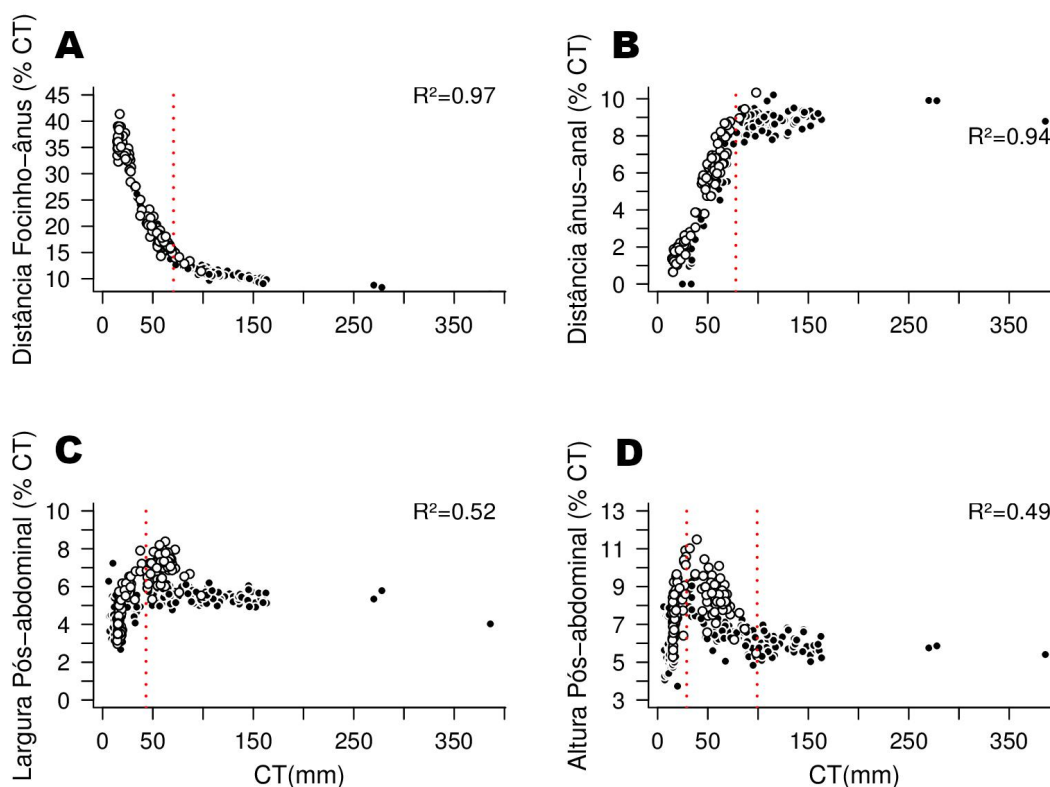


Fonte: O autor.

As medidas relativas à posição do ânus (Distância Focinho-Ânus e Distância Ânus-Anal) se comportaram de modo diferente, com crescimento e redução progressivos, respectivamente, ambas atingindo a assintota por volta dos 75 mm, mesmo intervalo de tamanho que em os demais caracteres analisados (Figura 20A-B). Apesar dos modelos de altura e largura pós-abdominais (Figura 20C-D) serem significativos e terem sido reconhecidas quebras de tendência, eles explicaram pouco da variação ontogenética dessas medidas, provavelmente pela grande variação de tamanho entre os indivíduos do mesmo ninho.

Quando aplicado aos dados gerais, o modelo linear segmentado reconheceu dois pontos de mudança de tendência, sendo o primeiro próximo dos 18 mm (Figuras 18, 19 e 20) e o segundo, aproximadamente aos 80 mm (Figuras 18A-D; 19A-D e 20A-B). Todos os modelos analisados apresentaram valor de  $p < 0,005$ .

**Figura 20.** Mudanças na distância relativa do focinho ao ânus (A) e do ânus à anal (B), largura (C) e altura (D) pós-abdominais relativas ao longo do desenvolvimento de *Electrophorus varii*. Indivíduos da Ducke representados pelos círculos preenchidos e os de Salvaterra pelos círculos vazios. Linhas pontilhadas vermelhas representam as quebras de tendência identificadas pelo modelo segmentado.



Fonte: O autor.

## Discussão

Apesar de serem conhecidos pela ciência há mais de 200 anos, a história de vida dos poraquês é mal documentada e pouco se sabe sobre a biologia básica desses organismos. A partir da busca ativa e observação direta dos ninhos, foi possível acompanhar todo o processo de desenvolvimento inicial de *E. varii*, permitindo a realização de análises anatômicas e comportamentais em paralelo, o que raramente é possível nos estudos ontogenéticos. As observações feitas corroboram com o que foi descrito por Assunção e Schwassmann (1995) e somam ao entendimento do processo de desenvolvimento dos poraquês.

O tempo de incubação observado na Reserva Florestal Adolpho Ducke foi de cinco dias, menor que o relatado por Assunção e Schwassmann (1995) em Cachoeira do Arari (Ilha de Marajó), onde observaram a eclosão oito dias após a desova. Tempos de incubação e desenvolvimento longos são comuns em espécies com grandes reservas de vitelo (e.g. GOZLAN; COPP; TOURENQ, 1999; GOMES et al., 2010) e a duração desses processos tende a depender da “qualidade” dos ovos produzidos. Essa característica por sua vez é afetada tanto por variáveis intrínsecas aos organismos (e.g. condição alimentar, tamanho da fêmea, fatores genéticos) quanto por variáveis ambientais (e.g. salinidade, temperatura e pH da água) (BROOKS; TYLER; SUMPTER, 1997). A diferença dos ambientes onde foram observadas as desovas pode, portanto ter sido responsável pela disparidade entre as observações.

Os ovos coletados contêm bastante vitelo e são maiores que os ovos de outras espécies de Gymnotiformes (KIRSHBAUM; SCHUGARDT, 2002). É comum que espécies que desempenham cuidado parental produzam propágulos maiores e em menor quantidade em comparação a espécies relacionadas que não protegem sua prole (SHINE, 1978) e, dentro de alguns grupos que desempenham cuidado parental, é reportado o aumento do tamanho do ovo em relação à qualidade e duração do cuidado parental (GROSS; SARGENT, 1985). Nesse contexto, o tamanho do ovo de *E. varii* é condizente com o longo cuidado parental, corroborando ambas as teorias.

Ainda antes de saírem dos ovos, indivíduos de *E. varii* são bem desenvolvidos, com corpo bastante vascularizado, rápida pigmentação do sangue e são capazes de realizar movimentos vigorosos com todo o corpo. Essas características nos permitem inferir que, nesse momento, os indivíduos já possuem um sistema respiratório

eficiente, bem como a base do sistema nervoso periférico estruturada. Essas características associadas ao vitelo abundante e à presença da membrana embrionária bem desenvolvida são fundamentais para que esses indivíduos consigam se manter “nadando” frequentemente e assim, se sustentem no ninho de espuma. Essas parecem ser as principais diferenças entre os organismos em desenvolvimento inicial de *E. varii* e de *Gymnotus carapo*, outra espécie característica de Gymnotidae. Apesar de também apresentar um investimento considerável em cuidado parental (CRAMPTON; HOPKINS, 2005), *G. carapo* tem porte muito menor que *E. varii* (CT máximo de 30 cm), põe ovos menores, com 3 mm de diâmetro (KIRSCHBAUM; SCHUGARDT, 2002) e não são capazes de produzir descargas fortes. Essas diferenças indicam que, em Gymnotidae, apesar da similaridade entre as estratégias reprodutivas, as diferenças no cuidado parental exercido podem ser acompanhadas por diferentes padrões ontogenéticos.

Apesar da abertura da boca ter sido identificada nos indivíduos a partir do terceiro dia após a eclosão, a conclusão da formação do trato digestivo só ocorre pouco antes do primeiro mês de vida. Isso implica dizer que, inicialmente, a abertura oral atende apenas à demanda respiratória desses organismos. Nesse intervalo é possível observar os movimentos frequentes do opérculo e a forte irrigação das câmaras branquiais em indivíduos recém eclodidos, caracterizando a respiração aquática típica que sustenta a demanda de O<sub>2</sub> do organismo até que o epitélio bucal e câmara branquial se modifiquem no sistema de papilas que viabiliza a respiração aérea nos poraquês (JOHANSEN et al., 1968). A transição ocorre no mesmo período que a conclusão do aparelho digestivo, quando os organismos começam a ser vistos realizando investidas à superfície da água e têm sua estrutura cefálica bem desenvolvida, sendo identificadas pequenas projeções no assoalho da boca.

O rápido desenvolvimento da região cefálica marca não só a transição respiratória, mas grande parte da estruturação desses organismos, visto que nas primeiras semanas de vida, apesar de não haverem mudanças morfológicas drásticas, ocorre toda a estruturação do esqueleto branquial e um aumento rápido da cabeça. Esse processo é comum em peixes, e ocorre normalmente em função da depleção do vitelo e da eminente necessidade de um aparato funcional para obtenção de alimento de origem exógena (MATHIAS; LI, 1982). Nesse momento o crescimento acelerado da cabeça é importante por possibilitar a aquisição de partículas de comida maiores, sendo um

processo energeticamente favorável (GOMES et al., 2010). No caso dos poraquês, o alimento a ser ingerido são os próprios ovos.

Como descrito por Assunção e Schwassmann (1995) e observado no presente estudo, os indivíduos de *E. varii* são inicialmente oófagos obrigatórios, ou seja, se alimentam exclusivamente de ovos. Apesar de haverem relatos de consumo de ovos pela prole em tubarões (OTAKE; MIZUE, 1981; SAÏDI et al., 2005), a oofagia como mecanismo especializado de nutrição da prole é rara entre os peixes, sendo o único relato para teleósteos o provisionamento ocorrente em *Bagrus meridionalis*, um bagre do Lago Malawi que alimenta seus juvenis com ovos, mas também os ajuda a capturar invertebrados (LoVULLO; STAUFFER; McKAYE, 1992). No entanto, a estratégia dos poraques é mais semelhante à frequentemente observada em espécies de sapos com girinos aquáticos (GIBSON; BULEY, 2004). Esse comportamento configura uma estratégia matrotrofica de nutrição de prole (POUGH; JANIS; HEISER, 2016), comum em anfíbios de desenvolvimento direto, alguns grupos de aves e característica dos mamíferos (ALMEIDA, 2019). A ocorrência da nutrição matrotrofica através da oofagia ressalta o grau de especialização do modo reprodutivo dos poraquês, considerando o alto investimento energético envolvido.

Nos peixes teleósteos, o vitelo serve como uma reserva de nutrientes para o embrião ou a larva e, além de prover energia, é fonte de enzimas e hormônios fundamentais na formação do organismo (KAMLER, 2008). Considerando o conteúdo energético que o vitelo carrega e sua importância na formação do organismo, o fato dos poraquês passarem por duas reposições desses nutrientes aponta um investimento em cuidado parental maior do que o anteriormente inferido. Esses dois *refis* energéticos são suficientes para suprir a energia necessária ao desenvolvimento inicial de *E. varii*, que só irá ingerir alimento de fontes não-maternas aproximadamente três meses após a eclosão.

Ao consumir os primeiros ovos, os organismos passam a aumentar rapidamente em comprimento e há um acelerado desenvolvimento de estruturas pelo corpo, como a formação dos primeiros raios nas nadadeiras anal e peitoral, que, associados à melhora no repertório de orientação elétrica (SCHWASSMANN; ASSUNÇÃO; KIRSHBAUM, 2014), têm efeito direto no padrão de natação dos indivíduos, que se torna mais coordenado e estável. É também nesse momento da ontogenia que ocorre a

formação do SLSC, que começa pouco antes do início da alimentação exógena e é acelerada a partir do consumo dos ovos. Esses canais se formam de forma segmentada e, ao longo do processo, fendas ficam expostas na face dos organismos, à medida que os neuromastos afundam na epiderme para formar os canais do sistema (WEBB, 1989). Assim como nos demais Gymnotiformes, os segmentos de canal do SLSC de *E. varii* não se associam aos ossos subjacentes, formando um esqueleto autógeno situado entre a superfície dérmica e a matriz óssea. Nesse momento os indivíduos se tornam mais difíceis de serem capturados, provavelmente pelo aumento da sensibilidade mecanorreceptiva em associação com o aumento da mobilidade.

O surgimento do órgão elétrico ainda nas primeiras semanas de vida indica sua importância na história de vida inicial dos poraquês. Assim que se tornam capazes de gerar descargas do órgão elétrico (DOEs), aos 15mm de comprimento, os jovens passam a utilizá-las quase que ininterruptamente. Esse comportamento auxilia na manutenção da coesão do grupo dentro do ninho e de sua proximidade ao adulto (CRAMPTON; HOPKINS, 2005) favorecendo a sobrevivência da prole. Ao longo do desenvolvimento, a DOE dos poraquês passa por mudanças que vão do aumento da voltagem das descargas até a inversão de polaridade dos sinais. O momento dessas mudanças, descritas em detalhe em Schwassmann et al. (2014), coincide com os intervalos das principais mudanças morfológicas e comportamentais dos jovens, com o início da alimentação exógena e a saída da prole do ninho ocorrendo nos momentos de maior mudança de amplitude de pulso.

O desenvolvimento ósseo de *E. varii* também é bastante lento, tendo sido observado o esqueleto completamente ossificado apenas após um ano de vida, o que indica que a conclusão da calcificação do esqueleto ocorre em algum momento entre os 280 e 380 mm de comprimento do corpo. Os primeiros ossos a se formar são os componentes do esqueleto mandibular e do aparelho de Webber, salientando a importância dessas estruturas desde os primeiros momentos da história de vida desses organismos. Curiosamente, ainda não foi possível observar indícios do desenvolvimento do esqueleto caudal descrito por de Santana et al. (2013), sendo a estrutura observada apenas no espécime de um ano de vida. A ausência da estrutura no espectro ontogenético analisado nos leva a inferir que, em *E. varii*, o esqueleto da nadadeira caudal se desenvolve tardiamente, denotando seu caráter vestigial, provavelmente com pouca ou nenhuma importância na sobrevivência dos indivíduos.

A anatomia interna dos poraquês variou menos que o esperado ao longo do desenvolvimento. Esperava-se que, devido ao processo de deslocamento do ânus, houvessem maiores mudanças principalmente no trato digestório, porém o mesmo uma vez estruturado, não passa por grandes alterações. Aparentemente, o evento que mais interfere no arranjo dos órgãos internos e na posição do ânus é o desenvolvimento das gônadas, uma vez que, o intervalo em que passa a ser possível visualizar o órgão é o mesmo em que se identifica o desacoplamento do ânus da nadadeira anal.

O processo de transição da fase larval para a fase juvenil dos poraquês é lento se comparado a outras espécies de água doce (e.g. MARINHO, 2017), mesmo entre as que exercem cuidado parental (e.g. KIRSHBAUM; SCHUGARDT, 2002). Todos os traços desse processo ontogenético caracterizam um modelo altricial de desenvolvimento, no qual a prole eclode com limitações sensoriais e de mobilidade, dependendo de indivíduos mais velhos para se alimentar (POUGH; JANIS; HEISER, 2016). O motivo de tratarmos de “desenvolvimento altricial”, comumente atribuído a aves e mamíferos, e não “desenvolvimento indireto”, terminologia mais comumente aplicada na ictiologia é que no caso analisado, a dependência do cuidado parental vai além da redução da mortalidade, visto que a prole tem a nutrição totalmente vinculada à presença dos adultos.

O efeito dessa estratégia é tão forte na formação de *E. varii* que as mudanças anatômicas e comportamentais mais importantes se acumulam nos intervalos da ontogenia onde ocorrem os eventos de alimentação exógena assistida pelos pais. As análises morfométricas evidenciaram esse padrão peculiar de desenvolvimento, onde nas primeiras semanas pós-eclosão, os indivíduos investem energia quase que unicamente no desenvolvimento de estruturas internas, sem aumento significativo do tamanho do corpo. O “ponto de virada” desse padrão ocorre por volta do final do primeiro mês de vida, quando o indivíduo inicia o processo de alongamento corporal e, por consequência, as estruturas tornam-se proporcionalmente menores, até que por volta dos 3 meses de idade, todo o corpo passa a crescer proporcionalmente. Essas mudanças de tendência no desenvolvimento ocorrem em sincronia com as mudanças de hábito observadas nos jovens. Os dois “pontos de virada” recuperados pelos modelos lineares segmentados correspondem, respectivamente, ao primeiro consumo de alimento exógeno e ao surgimento do comportamento de caça nos indivíduos, o

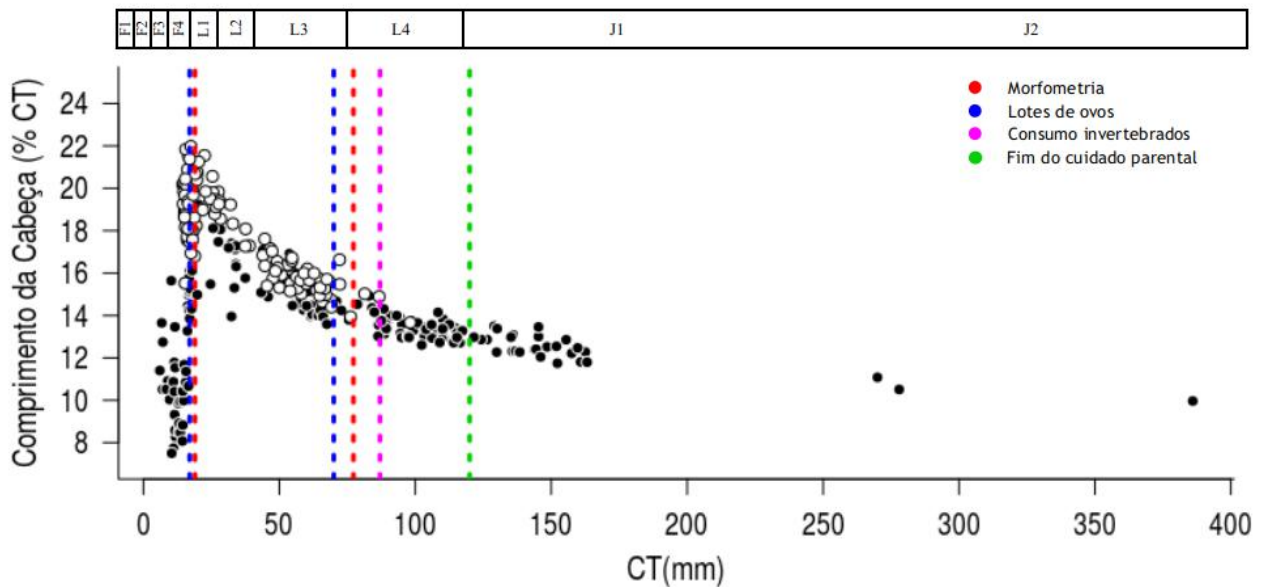


que indica um paralelo entre a estruturação do organismo e as mudanças de hábito alimentar, processo marcado anatomicamente pela posição do ânus.

O desenvolvimento de qualquer organismo se dá pela descontinuidade natural de estados estabilizados ao longo de sua história de vida (BALON, 2001). Neste sentido, os momentos de mudanças identificados neste estudo, com grande número de alterações anatômicas, comportamentais e provavelmente, fisiológicas, são indicativos da transição entre esses estados, sendo os indicadores mais eficientes para a delimitação dos estágios ontogenéticos de um organismo (BALON, 1975). A teoria do desenvolvimento saltatório (BALON, 1975; 1979; 1999; 2001) encontra bases nos resultados obtidos e ajuda no entendimento do processo ontogenético com enfoque sistêmico, permitindo a compreensão da ontogenia e sua organização em intervalos estabelecidos com critérios que, nitidamente, correspondem à história de vida do organismo estudado. Considerando esse arcabouço teórico, a bibliografia disponível sobre a biologia do desenvolvimento em peixes e os resultados obtidos ao longo deste estudo, foi criada uma proposta de estagiamento do desenvolvimento *Electrophorus varii*, apresentada na Tabela 1 e ilustrada na Figura 21.

Período	Fase	Passo	Intervalo	Caracterização
Embrionário	Clivagem	C1	-	Ativação
		C2	-	Mórula
		C3	-	Blastocele
		C4	-	Epibolia
	Embrião	E1	-	Organogênese
		E2	-	Primeiras contrações
		E3	-	Pigmentação do sangue
		E4	-	Pigmentação dos olhos, eclosão
	Embrião livre	F1	Eclosão	Cabeça dissociada do saco vitelínico, pigmentação nas margens das retinas, coração funcional, membrana embrionária completa, movimentos erráticos da cauda.
		F2	3 dias	Boca como uma pequena abertura, Pigmentação total dos olhos, adensamento de tecido na cabeça, circulação branquial, irrigação da membrana embrionária, início da formação do ânus, formação das nadadeiras peitorais.
F3		1 semana	Formação da cavidade oral, miômeros evidentes, sistema circulatório mais complexo, redução do vitelo, primeiros cromatóforos no dorso do corpo.	
F4		2 semanas	Boca aberta com mandíbula e opérculo móveis, cabeça robusta, dentes em formação, pigmentação do corpo, peitorais funcionais, formação do órgão elétrico e primeiras DOEs, um par de narinas grandes em forma de fenda, engulfa bolha de ar para flutuação, nado sub-carangiforme orientado. Ao fim do estágio, corpo escuro, ânus formado, depleção do vitelo.	
Larval	Larva	L1	1 mês	Primeira alimentação exógena, boca estruturada com dentes na maxila e no dentário, corpo escuro, musculatura jugal robusta, início da formação do SLSC, separação das narinas, início da absorção da membrana embrionária, raios em formação até a metade da nadadeira anal, OE cobrindo 2/3 da cauda, ânus descolado da nadadeira anal, nado sub-carangiforme.
		L2	1 mês	Estômagos geralmente estufados de ovos consumidos, cabeça proporcionalmente menor, canais do SLSC expostos, revestimento mucoso espesso, 3/4 da membrana embrionária remanescentes, raios e pterigióforos ultrapassam a metade da membrana da nadadeira anal, início da reabsorção da membrana embrionária, ânus próximo à metade do abdômen.
		L3	1 mês e 2 semanas	Narinas separadas, olhos claros, revestimento mucoso denso, corpo subcilíndrico, canais do SLSC se aprofundando na derme, peitorais com raios formados, membrana embrionária restrita a uma pequena parte porção dorsal da cauda, membrana embrionária ocupa menos da metade do comprimento original, raios da nadadeira anal em formação quase alcançando a extremidade da cauda, ânus entre o meio do abdômen e a linha das nadadeiras peitorais. Ao fim do estágio, início do consumo do segundo lote de ovos.
		L4	2 meses	Início do comportamento de forrageamento e consumo de invertebrados, poros do SLSC formados, coloração negra roxeada, nadadeiras totalmente formadas, membrana embrionária, quando presente, restrita à extremidade caudal, nado Gymnotiforme, ânus abaixo da linha das nadadeiras peitorais.
Juvenil	Juvenil	J1	4 meses	Clareamento da região abdominal, máculas claras de eletroreceptores, membrana embrionária totalmente reabsorvida, nadadeira anal confluyente com extremidade caudal do corpo, ânus em posição jugular. Ao fim do estágio, saída do ninho e fim do cuidado parental.
		J2	4 meses - 1 ano	Dorso escuro e abdômen claro, nadadeiras peitorais proporcionalmente pequenas, vida livre, habitualmente sozinhos, ânus abaixo da linha do opérculo.

**Tabela 1.** Classificação dos períodos, fases e estágios do desenvolvimento de *E. varii* com base em caracteres morfológicos e comportamentais. Por não termos acompanhado as fases de clivagem e embrião, foi assumida a caracterização utilizada por Peñáz (2001) para definir esses estágios.



**Figura 21.** Diagrama ilustrando os intervalos entre as fases no desenvolvimento de *E. varii*. As linhas pontilhadas representam eventos da história de vida utilizados para delimitação de estágios. Vermelho= Quebra de tendência nos dados morfométricos; Azul= Eventos de desova para alimentação; Rosa= Início do consumo de invertebrados; Verde= Saída do ninho e fim do cuidado parental.

## Conclusão

Os indivíduos de *Electrophorus varii* eclodem de ovos depositados em um ninho de espuma associado a complexos radiculares da vegetação ripária. A prole se desenvolve de forma indireta, com nutrição matrotrófica em microhabitats lânticos. Apesar do desenvolvimento anatômico de *E. varii* ser semelhante ao das demais espécies de Gymnotiformes, os aspectos comportamentais e energéticos associados são raramente encontrados entre os Teleósteos. O estudo evidencia a oofagia obrigatória não como evento canibalístico, mas como elemento de um modo reprodutivo altamente especializado, sendo necessário estudar mais especificamente suas implicações evolutivas.

Consideramos a possibilidade de termos lidado com falsas ausências de ossos dérmicos nos primeiros passos do desenvolvimento de *E. varii*, devido à baixa concentração de cálcio dessas estruturas no início de sua ossificação, o que interfere na fixação da Alizarina nessas estruturas. Contudo, isso não interfere diretamente nas conclusões obtidas. Tal artefato na análise pode enviesar nossa percepção do momento de ossificação das estruturas nesses organismos, mas não tem efeito sobre a

história de vida que buscamos compreender ou sobre o critério utilizado para a proposição do estagiamento.

Apesar da distância, o padrão de desenvolvimento observado foi semelhante nas duas populações estudadas, denotando o caráter conservativo da estratégia dentro da espécie. Essa semelhança permitiu a construção de uma proposta de estagiamento *a posteriori*, que através da análise ampla da história de vida se mostrou um meio eficaz de caracterizar o desenvolvimento de *E. varii* e, possivelmente, de outros Gymnotiformes. Além de possibilitar a organização da ontogenia da espécie com eventos específicos de seu desenvolvimento, foi possível elucidar aspectos importantes da ontogenia inicial dos poraquês e apontar novos processos a serem estudados. Porém, o principal produto deste trabalho talvez seja a reafirmação da observação naturalística como método importante no entendimento da história de vida dos organismos.

Através da abordagem utilizada, foi possível corroborar a teoria da ontogenia saltatória como um modelo de trabalho aplicável, capaz de atribuir sentido biológico aprofundado às análises ontogenéticas. A ontogenia representa a história de vida dos organismos, mas também traz elementos de sua história evolutiva devendo, portanto, ser explorada com seriedade e critério. A pesquisa com larvas de peixes pode ir além da simples caracterização de jovens para inventários ou geração de caracteres para propostas filogenéticas, sendo necessária na biologia do desenvolvimento para que se possa compreender outros processos inerentes ao processo ontogenético.

No processo de contar a história de vida inicial dos poraquês, o estudo aponta algumas das complexas relações sistêmicas ao longo do desenvolvimento desses organismos. Apesar de pouco conhecidos, os processos do desenvolvimento do fenótipo são fundamentais para entendermos as bifurcações daquilo que chamamos de táxons. Portanto esperamos que os dados e a sistematização da ontogenia aqui apresentados sejam úteis para que possamos, em algum momento, compreender os processos que moldaram esses organismos tão singulares.

## Referências bibliográficas

- ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. R. Diversity and Phylogeny of Neotropical Electric Fishes (Gymnotiformes). In: H. BULLOCK, T. et al. (Eds.). **Electroreception**. New York: Springer International Publishing, 2005a. p. 360–409.  
[https://doi.org/10.1007/0-387-28275-0\\_13](https://doi.org/10.1007/0-387-28275-0_13)
- ALBERT, J. S.; CRAMPTON, W. G. R. Electroreception and Electrogenesis. In: EVANS, D. H.; CLAIBORNE, J. B. (Eds.). **The physiology of fishes**. 3. ed. Boca Raton: Taylor & Francis, 2005b. p. 431–472.
- ALMEIDA, C. H. N. A. **Revisão de Modos Reprodutivos em Craniata**. 2019. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2019.
- ASSUNÇÃO, M. I. S.; SCHWASSMANN, H. O. Reproduction and larval development of *Electrophorus electricus* on Marajó Island (Pará, Brazil). **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 6, n. 2, p. 175–184, 1995.  
<http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252009000400023>
- BALON, E. K. Terminology of Intervals in Fish Development. **Journal of Fisheries Research Board of Canada**, v. 32, n. 9, p. 1663–1670, 1975.  
<https://doi.org/10.1139/f75-196>
- BALON, E. K. The theory of saltation and its application in the ontogeny of fishes: steps and thresholds. **Environmental Biology of Fishes**, v. 4, n. 2, p. 97-101, 1979.  
<http://doi.org/10.1007/BF00005446>
- BALON, E. K. Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype (and on some persisting linguistic offenses). **Environmental Biology of Fishes**, v. 56, p. 17–38, 1999.  
<http://doi.org/10.1023/A:1007502209082>
- BALON, E. K. Saltatory Ontogeny and the Life-History Model: Neglected Processes and Patterns of Evolution. **Journal of Bioeconomics**, v. 3, n.1, p. 1-26, 2001.  
<https://doi.org/10.1023/A:1016305005962>
- BROOKS, S.; TYLER, C. R.; SUMPTER, J. P. Egg quality in fish: what makes a good egg ? **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 7, n. 4, p. 387-416, 1997.  
<https://doi.org/10.1023/A:1018400130692>

- CASTRO, N. C. **Revisão taxonômica de *Electrophorus* Gill, 1864 (Gymnotiformes, Gymnotidae) com descrição de quatro espécies novas.** 2010. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2010.
- CATANIA, K. C. Electric eels use high-voltage to track fast-moving prey. **Nature Communications**, v. 6, p. 1–6, 2015. <https://doi.org/10.1038/ncomms9638>
- COPP, G. H.; KOVÁČ, V.; HENSEL, K. **When do fishes become juveniles ?** 1. ed Dordrecht: Springer, 1999. 289 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-3678-7>
- CRAMPTON, W. G. R. et al. Design and construction of an Electric Fish Finder. **Neotropical Ichthyology**. v. 5, n.3, p. 435-428, 2007. <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252007000300022>
- CRAMPTON, W. G. R.; HOPKINS, C. D. Nesting and paternal care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species. **Copeia**, v. 2005, n.1, p. 48-60, 2005. <https://doi.org/10.1643/CI-04-056R1>
- CRAMPTON, W. G. R.; RIBEIRO, A. C. Gymnotiformes. In: QUEIROZ, L. J. DE et al. (Eds.). **Peixes do rio Madeira**. 1. ed. São Paulo: Santo Antônio Energia, 2013. v. III, p. 207–230.
- CRAWFORD, S. S.; BALON, E. K. Alternative life histories of the genus *Lucania*: 1. Early ontogeny of *L. parva*, the rainwater killifish. **Environmental Biology of Fishes**, v. 40, n. 4, p. 349–389, 1994. <https://doi.org/10.1007/BF00005280>
- CRAWFORD, S. S.; BALON, E. K. Cause and effect of parental care in fishes: An epigenetic Perspective. **Advances in the Study of Behavior**, v.25, p. 53-107, 1996. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60330-7](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60330-7)
- DARWIN, C. **On the origin of species: By Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle of Life.** 2 ed. Bantam Classics, 1999. 512 p.
- DE SANTANA, C. D. *Apteronotus caudimaculosus* n. sp. (Gymnotiformes: Apteronotidae), a sexually dimorphic black ghost knifefish from the Pantanal, Western Brazil, with a note on the monophyly of the *A. albifrons* species complex. **Zootaxa**, v. 252, p. 1-11, 2003. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.252.1.1>

DE SANTANA, C. D.; VARI, R. P.; WOSIACKI, W. B. The Untold Story of the Caudal Skeleton in the Electric Eel (Ostariophysi: Gymnotiformes: Electrophorus). **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, p. 1–8, 2013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068719>

DE SANTANA, C.D et al. Unexpected species diversity in electric eels with a description of the strongest living bioelectricity generator. *Nature Communications*, v. 10, n. 4000, p. 1-10, 2019. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11690-z>

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W.N.; VAN DER LAAN, R. (eds.) **Catalog of fishes: Genera, species, references**. California: California Academy of Sciences, 2020. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acessado em : 09 jan. 2020.

GIBSON, R. C.; BULEY, K. R. Maternal care and obligatory oophagy in *Leptodactylus fallax*: a new reproductive mode in frogs. **Copeia**, v. 2004, n. 1, p. 128-135, 2004. <https://doi.org/10.1643/CE-02-091R2>

GILL, T. Second Contribution to the Selachology of California. **Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 16, 151-152, 1864.

GOMES, M. L. M.; MATTA, S. L. P.; ARAÚJO, V. A.; SILVA, G. M. F.; ZACARO, A. A. Larval ontogeny and morphology of giant trahira *Hoplias lacerdae*. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 4, p. 852-861, 2010. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02540.x>

GOTTER, A. L.; KAETZEL, M. A.; DEDMAN, J. R. *Electrophorus electricus* as a model system for the study of membrane excitability. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 119, n. 1, p. 225–241, 1998. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(97\)00414-5](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(97)00414-5)

GOZLAN, R. E.; COPP, G. H.; TOURENQ, J. N. Early development of the sofie, *Chondrostoma toxostoma*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 56, p. 67–77, 1999. <http://doi.org/10.1023/A>

GREGORY, W. K. **Fish skulls: A study of the evolution of natural mechanisms**. 2 ed. Nova York: Noble Offset Printers, 1933. 481p.

GROSS, M. R.; SARGENT, R. C. The evolution of male and female parental care infishes. **American Zoologist**, v. 25, n. 3, 807-822, 1985. <https://doi.org/10.1093/icb/25.3.807>

- HEMPEL, G. On the use of ichthyoplankton surveys. **FAO Fisheries Technical Paper**. Rome, v. 122, p. 1-2, 1973.
- HOFFMAN, M; BRITZ , R. Ontogeny and homology of of the neural complex of otophysan Ostariophysi. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v.147, n. 3, p. 301-330, 2006. <http://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00220.x>.
- HUBBS, C. L. Terminology of Early Stages of Fishes. **Copeia**, v. 1943, n.4, p. 206, 1943. <http://doi.org/10.2307/1438152>
- JOHANSEN, K.; LENFANT, C.; SCHMIDT-NIELSEN, K.; PETERSEN, J. A. Gas exchange and control of breathing in the electric eel, *Ektrophorus electricus*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, v. 61, 137-163, 1968. <https://doi.org/10.1007/BF00341112>
- KAMLER, E. Resource allocation in yolk-feeding fish. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 18, p. 143-200, 2008. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9070-x>
- KEENLEYSIDE, M. H. A. **Diversity and Adaptation in Fish Behaviour**. 1 ed. Nova York: Springer, 1979. 210 p. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-81374-0>
- KENDALL, A. W. Jr.; AHLSTROM, E. H.; MOSER, H. G. Early life history of fishes and their characters. **Spec. Pub. - American Society of Ichthyologists and Herpetologists**, n. 1, p. 11-22, 1984. <http://doi.org/10.1287/mnsc.46.7.893.12034>
- KIRSHBAUM, F.; SCHUGARDT, C. Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes. **Journal of Physiology**, v. 96, p. 557-566, 2002. [https://doi.org/10.1016/S0928-4257\(03\)00011-1](https://doi.org/10.1016/S0928-4257(03)00011-1)
- KLUGE, A. G.; STRAUSS, R. E. Ontogeny and Systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 247-268, 1985. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001335>
- KOUMOUNDOUROS, G.; DIVANACH, P.; KENTOURI, M. Osteological development of vertebral column and the caudal complex in *Dentex dentex*. **Journal of Fish Biology**, v. 54, n. 2, p. 424-436, 1999. <http://doi.org/10.1006/jfbi.1998.0874>
- LOPEZ-ROJAS, H.; LUNDBERG, J.G.; MARSH, E. Design and operation of a small trawling apparatus for use with dugout canoes. **North American Journal of Fisheries**, v.4, n. 3, p. 331-334. 1984.



LoVULLO, T. J.; STAUFFER, J. R.; McKAYE, K. R. Diet and growth of a brood of *Bagrus meridionalis* Gunther (Siluriformes, Bagridae) in Lake Malawi, Africa. **Copeia**, v. 1992, n. 4, 1992. <http://doi.org/10.2307/1446643>

MAGO-LECCIA, F.; LUNDBERG, J. G.; BASKIN, J. N. **The Gymnotiform Fishes of the Orinoco River**. 1 ed. Caracas: [s.n.], 142p. 2001.

MARINHO, M. M. F. Comparative development in *Moenkhausia pittieri* and *Paracheirodon innesi* (Ostariophysi: Characiformes) with comments on heterochrony and miniaturization in the Characidae. **Journal of Fish Biology**, v. 91, n. 3, 851–865, 2017. <http://doi.org/10.1111/jfb.13384>

MATHIAS, J. A.; LI, S. Feeding habits of walleye larvae and juveniles: Comparative laboratory and field studies. **Transactions of American Fisheries Society**, v. 111, n. 6, p. 722-735, 1982. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1982\)111<722:FHOWLA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1982)111<722:FHOWLA>2.0.CO;2)

MATTOX, G. M. T.; HOFFMANN, M.; HOFFMANN, P. Ontogenetic development of *Heterocharax macrolepis* Eigenmann (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) with comments on the form of the yolk sac in the Heterocharacinae. **Neotropical Ichthyology**, v. 12, n. 2, p. 353–363, 2014. <http://doi.org/10.1590/1982-0224-20130107>

MCELMAN, J. F.; BALON, E. K. Early ontogeny of walleye, *Stizostedion vitreum*, with steps of saltatory development. **Environmental Biology of Fishes**, v. 4, n. 4, p. 309–348, 1979. <https://doi.org/10.1007/BF00005523>

MEUNIER, J.; SEALOCK, R.; OLSEN, R.; CHANQEUX, J. Purification and Properties of the Cholinergic Receptor Protein from *Electrophorus electricus* Electric Tissue. **European Journal of Biochemistry**, v. 45, n. 2, p. 371–394, 1974. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1974.tb03563.x>

MUGGEO, V. M. R. Estimating regression models with unknown break-points. **Statistics in Medicine**, v. 22, n. 19, p. 3055-3071, 2003.

MUGGEO, V. M. R. Segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. **R News**, v. 8, n. 1, 20-25. 2008. Disponível em: <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>

NAKATANI, K. et al. **Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação**. 1 ed. Maringá: EDUEM, 2001. 378p.

OTAKE, T.; MIZUE, K. Direct Evidence for Oophagy in Thresher Shark, *Alopias pelagicus*. **Japanese Journal of Ichthyology**, v. 28, n. 2, 171-172, 1981.  
<https://doi.org/10.11369/jji1950.28.171>

PAPADAKIS, I. E.; KENTOURI, M.; DIVANACH, P.; MYLONAS, C. C. Ontogeny of the digestive system of meagre *Argyrosomus regius* reared in a mesocosm, and quantitative changes of lipids in the liver from hatching to juvenile. **Aquaculture**, v. 388-391, n. 1, p. 76-88, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.01.012>

PENÁZ, M. A general framework of fish ontogeny: A review of the ongoing debate. **Folia Zoologica -Praha-**, v. 50, n. 4, 241-256, 2001.

PEIXOTO, L. A. W.; WOSIACKI, W. B. *Eigenmannia besouro*, a new species of the *Eigenmannia trilineata* species-group (Gymnotiformes: Sternopygidae) from the rio São Francisco basin, northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 4126, n. 2, 262–270, 2016.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4126.2.6>

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A Vida dos Vertebrados**. 4 ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 750 p.

R CORE TEAM (2020). **R**: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

SAÏDI, D.; BRADAÏ, M. N.; BOUAÏN, A.; GUÉLORGET, O.; CAPAPÉ, C. Capture of pregnant female white shark, *Carcharodon carcharias* (Lamnidae) in the Gulf of Gabès (southern Tunisia, central Mediterranean) with comments on oophagy in sharks. **Cybium**, v. 29, n. 3, 303-307, 2005.

SCHWASSMANN, H. O.; ASSUNÇÃO, M. I. S.; KIRSCHBAUM, F. Ontogeny of the electric organs in the electric eel, *Electrophorus electricus*: Physiological, histological, and fine structural investigations. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 84, n. 4, p. 288–302, 2014.  
<https://doi.org/10.1159/000367884>

- SHINE, R. Propagule size and parental care: The “safe harbor” hypothesis. **Journal of Theoretical Biology**, v. 75, n. 4, 417–424, 1978.  
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90353-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90353-3)
- SONG, J.; PARENTI, L. R. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, Cartilage and Nerves. **Copeia**, v. 1995, n. 1, 114-118, 1995.  
<https://doi.org/10.2307/1446805>
- SZABO, T. The origin of electric organs of *Electrophorus electricus*. **The Anatomical Record**, v. 155, n. 1, p. 103–110, 1966. <https://doi.org/10.1002/ar.1091550112>
- TAYLOR, W. R.; VAN DYKE, G. C. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. **Cybium**, v. 9, n. 2, p. 107–119, 1985.
- WEBB, J. F. Gross Morphology and Evolution of the Mechanoreceptive Lateral-Line System in Teleost Fishes. **Brain, Behaviour and Evolution**, v. 33, n. 1, 34-43, 1989.  
<https://doi.org/10.1159/000115896>

## Apêndice A

### Quadro de Medidas Morfométricas

Medida	Sigla	Descrição
Comprimento Total	CT	Distância entre a ponta do focinho e a ponta da cauda.
Altura da Cabeça	AC	Medida vertical da margem mais alta da cabeça à sua extremidade oposta.
Comprimento da Cabeça	CC	Medida da ponta do focinho até a margem do opérculo.
Largura da Cabeça	LC	Distância entre as margens laterais da cabeça na altura do opérculo.
Comprimento do Focinho	CF	Medida em diagonal da margem anterior do olho à ponta do focinho.
Diâmetro do Olho	DO	Distância entre as margens opostas do olho.
Distância Interorbital	DI	Distância entre as margens superiores dos olhos.
Comprimento da Nadadeira Peitoral	CNP	Medido da origem à margem da nadadeira peitoral.
Comprimento da Nadadeira Anal	CNA	Distância entre a origem da nadadeira anal e o último raio formado.
Distância Ânus-Anal	DAA	Distância entre o ânus e a origem da nadadeira anal.
Distância Focinho-Ânus	DFA	Distância entre a ponta do focinho e a abertura anal.
Altura Pós-Abdominal	APA	Altura do corpo medida imediatamente após a cavidade abdominal.
Largura Pós-Abdominal	LPA	Largura do corpo medida imediatamente após a cavidade abdominal.

## Apêndice B

### Protocolo de diafanização de Poraquês

*Adaptado dos protocolos de Taylor & Van Dyke (1985) e Song & Parenti (1995)*

1. **Descoloração** - Para acompanhamento da pigmentação das estruturas, primeiro colocar os indivíduos numa solução contendo 15ml de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> a 3% e 85ml de KOH a 1%. Observar o processo e retirar da solução quando o tegumento estiver transparente. **REALIZAR O**

#### **PROCESSO NO ESCURO**

2. **Desidratação** - Realizar transição de álcool de 50%, 70%, 96% e depois álcool absoluto por duas trocas. Para uma desidratação efetiva, manter o material de 12 a 24 horas em cada solução.

3. **Tingindo a cartilagem** - Colocar o material em solução de Alcian Blue preparada com uma semana de antecedência (80ml de álcool 95%, 10mg de Alcian e 20ml de ácido acético glacial). Deixar por um ou dois dias.

4. **Reidratação** - Transferir o material por duas trocas de álcool 95%, com duas a três horas em cada troca, depois passar por soluções de 75%, 50% e 30% de álcool (2-3h) e finalmente para água por duas trocas (até o indivíduo afundar).

5. **Digestão** - Preparar solução de Tripsina utilizando 2 mg de tripsina para indivíduos de até 100 mm e 3 mg para indivíduos a partir desse tamanho, diluída em solução de Borato de Sódio 30% (30ml de Borato de sódio e 70ml de água). Manter o material na enzima até que ossos e cartilagens sejam visíveis, limpando o recipiente a cada 3 dias para evitar contaminação. **Pular etapa em indivíduos que ainda sejam transparentes.**

6. **Criando ambiente KOH** - Transferir os indivíduos da enzima para uma solução de KOH 1% por aproximadamente uma hora para lavar a tripsina e criar um ambiente propício para a associação da alizarina com os ossos.

7. **Tingindo ossos** - Deixar o material numa solução de vermelho alizarina S (Adicionar alizarina em pó a uma solução de KOH 1% até a água ficar vermelha/roxa) por aproximadamente 24h ou até os ossos ficarem nitidamente vermelhos ou roxos. Evitar tingir demais para não corar músculos não digeridos.

8. **Desidratação** - Repetir Transição de Álcool 30%, 50%, 70%, deixando o material em cada solução por aproximadamente 30 min.

9. **Reidratação/Fixação** - Transferir o indivíduo para uma solução com 30% de glicerina e 70% de KOH 1% até que ele afunde, então para uma solução com 70% de glicerina e 30% KOH 1% e, por fim, em glicerina pura.

