



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM REPRODUÇÃO ANIMAL NA AMAZÔNIA

MARIA CLARA ROSA SILVA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE VOADOR *Hemiodus unimaculatus* NA
VILA TAUIRY, ÁREA DE INFLUÊNCIA DA USINA HIDRELÉTRICA DE
TUCURUÍ – PA**

BELÉM
2026

MARIA CLARA ROSA SILVA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE VOADOR *Hemiodus unimaculatus* NA
VILA TAUIRY, ÁREA DE INFLUÊNCIA DA USINA HIDRELÉTRICA DE
TUCURUÍ – PA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Reprodução Animal na Amazônia da Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA) como parte dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Reprodução Animal na Amazônia.

Orientador: Prof. Dr. Diógenes Henrique de Siqueira Silva

**BELÉM
2026**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Bibliotecas da Universidade Federal Rural da Amazônia
Gerada automaticamente mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S586b Silva, Maria Clara Rosa Silva

Biologia reprodutiva do Peixe Voador *Hemiodus unimaculatus* na Vila Tauiry, área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí ? Pa / Maria Clara Rosa Silva Silva. - 2026.
50 f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) - Programa de PÓS-GRADUAÇÃO em Reprodução Animal na AMAZÔNIA (ReproAmazon), Campus Universitário de Belém, Universidade Federal Rural Da Amazônia, Belém, 2026.

Orientador: Prof. Dr. Diógenes Henrique de Siqueira Silva

1. Endogamia. 2. Gametogênese. 3. Histologia. 4. Reprodução de peixes. I. Silva, Diógenes Henrique de Siqueira, *orient.* II. Título

CDD 639.31

MARIA CLARA ROSA SILVA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DO PEIXE VOADOR *Hemiodus unimaculatus* NA
VILA TAUIRY, ÁREA DE INFLUÊNCIA DA USINA HIDRELÉTRICA DE
TUCURUÍ – PA**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Reprodução Animal na
Amazônia da Universidade Federal Rural
da Amazônia (UFRA) como parte dos
requisitos para obtenção do grau de Mestre
em Reprodução Animal.

Data de Aprovação: 24/02/2026

BANCA EXAMINADORA:

Documento assinado digitalmente
 **DIOGENES HENRIQUE DE SIQUEIRA SILVA**
Data: 15/04/2026 21:02:49-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Diógenes Henrique de Siqueira Silva (Orientador)
Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará – UNIFESSPA

Documento assinado digitalmente
 **IVALDO FERREIRA DO NASCIMENTO**
Data: 17/04/2026 07:15:49-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Nivaldo Ferreira do Nascimento
Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

Documento assinado digitalmente
 **RAFAEL HENRIQUE NOBREGA**
Data: 20/04/2026 09:13:54-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Rafael Henrique Nóbrega
Universidade Estadual Paulista – UNESP

Documento assinado digitalmente
 **SERGIO RICARDO BATLOUNI**
Data: 23/04/2026 09:07:35-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Sérgio Ricardo Batlouni
Universidade Estadual Paulista – UNESP

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, pela orientação precisa, paciência e dedicação, fundamentais para a realização deste trabalho.

Aos amigos, pelo companheirismo, palavras de estímulo e pela presença ao longo desta jornada acadêmica.

Ao laboratório LaNec pelo suporte técnico e material.

Ao grupo GERPA pela ajuda nas coletas e nos momentos difíceis.

À minha família, pelo apoio incondicional, incentivo e compreensão em todos os momentos.

Ao ReproAmazon e aos professores, pela formação oferecida e pelos ensinamentos que contribuíram para meu desenvolvimento pessoal e profissional.

À CAPES pelo fornecimento da bolsa de estudos.

RESUMO

Este trabalho reúne informações sobre os aspectos ecológicos e reprodutivos do peixe voador *Hemiodus unimaculatus*, na área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí (PA). A revisão bibliográfica mostrou que a espécie, integrante da família Hemiodontidae, apresenta ampla distribuição amazônica e notável plasticidade trófica. Estudos prévios indicam que, antes do represamento, sua dieta era predominantemente detritívora e perifítica. Após a formação do reservatório, passou a exibir hábitos mais diversificados, incluindo estratégias onívoras. Além disso, foram constatadas alterações no tamanho médio dos indivíduos e redução da frequência relativa em coletas, sugerindo efeitos significativos do barramento sobre a população local. Do ponto de vista reprodutivo, a espécie exibe primeira maturação sexual entre 11 e 15 cm e período reprodutivo estendido de outubro a abril, associado à sazonalidade da cheia amazônica. Predomina a ocorrência de fêmeas, estratégia que pode maximizar o sucesso reprodutivo, mas que preocupa em relação à redução da diversidade genética. No capítulo 2, a análise histológica da espermatogênese revelou testículos com padrão tubular anastomosado, típico dos Characiformes, e espermatogênese cística, caracterizada por sincronia no desenvolvimento das células germinativas. Foram descritos quatro tipos de espermatogônias, diferentes estágios meióticos e três tipos de espermátides, e espermiogênese do tipo III, evidenciando um processo contínuo de produção de gametas. Os espermatozoides apresentaram cabeça arredondada e flagelo longo, conformação adaptada à fecundação externa em ambientes aquáticos. Os achados reforçam a importância de compreender a biologia reprodutiva e a ecologia da espécie, fornecendo subsídios para estratégias de manejo e conservação frente às pressões de ambientes represados e às modificações hidrológicas impostas por barragens amazônicas.

Palavras-chave: endogamia; gametogênese; histologia; reservatório; reprodução de peixes.

ABSTRACT

This study compiles information on the ecological and reproductive aspects of the flying fish *Hemiodus unimaculatus* in the area influenced by the Tucuruí Hydroelectric Power Plant (PA, Brazil). The literature review showed that this species, a member of the family Hemiodontidae, has a wide distribution throughout the Amazon basin and exhibits remarkable trophic plasticity. Previous studies indicate that, prior to river impoundment, its diet was predominantly detritivorous and periphytic. After the formation of the reservoir, it began to display more diversified feeding habits, including omnivorous strategies. Additionally, changes in the average body size of individuals and a reduction in relative frequency in sampling surveys were observed, suggesting significant effects of damming on the local population. From a reproductive perspective, the species reaches first sexual maturation between 11 and 15 cm and exhibits an extended reproductive period from October to April, associated with the seasonality of the Amazonian flood pulse. A predominance of females has been recorded, a strategy that may maximize reproductive success but raises concerns regarding the potential reduction of genetic diversity. In Chapter 2, the histological analysis of spermatogenesis revealed testes with an anastomosed tubular pattern, typical of Characiformes, and cystic spermatogenesis characterized by synchronized development of germ cells. Four types of spermatogonia, different meiotic stages, three types of spermatids, and type III spermiogenesis were described, evidencing a continuous process of gamete production. The spermatozoa exhibited a rounded head and a long flagellum, a conformation adapted to external fertilization in aquatic environments. These findings reinforce the importance of understanding the reproductive biology and ecology of the species, providing essential support for management and conservation strategies in the face of pressures from impounded environments and hydrological modifications imposed by Amazonian dams.

Keywords: inbreeding; gametogenesis; histology; reservoir; fish reproduction.

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1 - Plasticidade adaptativa de <i>Hemiodus unimaculatus</i> frente fragmentação de habitats fluviais na Amazônia	9
	RESUMO	9
	PALAVRAS-CHAVE.....	9
1	INTRODUÇÃO	9
2	METODOLOGIA	13
2.1	Desenho, características e populações do estudo primário.....	13
2.2	Fontes de informação	14
2.3	Estratégia de busca	14
2.4	Critérios de inclusão e exclusão	14
2.4.1	Critérios de inclusão.....	14
2.4.2	Critérios de exclusão	14
2.5	Seleção dos estudos.....	15
2.6	Coleta de dados.....	15
2.7	Construção do mapa	15
3	RESULTADOS	16
3.1	Resultados e seleção das buscas	16
3.2	Ecologia alimentar e respostas a ambientes represados	16
3.3	Reprodução, ciclo de vida e plasticidade reprodutiva.....	18
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	20
	REFERÊNCIAS	21
	APÊNDICE A – Mapa da distribuição geográfica de <i>Hemiodus unimaculatus</i> e das usinas hidrelétricas na Bacia Amazônica.....	28
	APÊNDICE B – Fluxograma PRISMA utilizado na revisão de literatura.....	29
	APÊNDICE C – Painel de gráficos sobre a crescimento, reprodução e pesca de <i>Hemiodus unimaculatus</i> na Bacia Amazônica.....	30
	CAPÍTULO 2 - Espermatogênese e morfologia espermática do peixe amazônico <i>Hemiodus unimaculatus</i> na área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí.....	31
	RESUMO	31
	PALAVRAS-CHAVE.....	31

1	INTRODUÇÃO.....	31
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	34
2.1	Autorizações éticas.....	34
2.2	Coleta de dados.....	34
2.3	Caracterização histológica.....	34
2.4	Análise da espermiogênese e morfologia espermática	35
2.4.1	Microscopia óptica.....	35
2.4.2	Microscopia eletrônica de transmissão	35
2.5	Análise estatística	36
3	RESULTADOS	36
3.1	Espermatogênese	36
3.1.1	Espermatogônias (Fase proliferativa).....	37
3.1.2	Fase meiótica.....	37
3.1.3	Espermiogênese.....	38
3.2	Morfologia espermática	39
4	DISCUSSÃO.....	39
5	CONCLUSÃO	42
	REFERÊNCIAS	42
	APÊNDICE A – Mapa dos pontos de coleta de <i>Hemiodus unimaculatus</i>	46
	APÊNDICE B – Histologia dos túbulos seminíferos de <i>Hemiodus unimaculatus</i>	47
	APÊNDICE C – Observação das células germinativas de <i>Hemiodus unimaculatus</i>	48
	APÊNDICE D – Diâmetro das células reprodutivas de <i>Hemiodus unimaculatus</i>	49
	APÊNDICE E – Microscopia do espermatozoide de <i>Hemiodus unimaculatus</i>	50

CAPÍTULO 1 - Plasticidade adaptativa de *Hemiodus unimaculatus* frente à fragmentação de habitats fluviais na Amazônia

RESUMO

Este estudo teve como objetivo analisar a plasticidade adaptativa de *Hemiodus unimaculatus* frente à fragmentação de habitats fluviais na Amazônia. Os impactos ambientais provocados por barramentos para a construção de hidrelétricas em rios amazônicos têm afetado negativamente populações de espécies de peixes nativas. O peixe “voador” *Hemiodus unimaculatus* tem demonstrado significativa resiliência, sendo uma das mais abundantes em reservatórios como o de Tucuruí no Pará e Samuel em Rondônia. Essa adaptação reflete sua capacidade de ajustar estratégias alimentares e reprodutivas frente às mudanças ambientais. Sua plasticidade alimentar permite que a espécie se adapte a ambientes modificados, como os reservatórios hidrelétricos, alternando sua dieta entre detritívora, macrofitófaga e onívora, dependendo da área e dos recursos disponíveis. As alterações nos padrões reprodutivos são ainda mais drásticas, de desovas totais e sincronizadas em grupos para desovas parceladas em eventos subsequentes, pós-barramento. Apesar disso, reduções populacionais e no tamanho médio de captura dos animais vêm sendo relatadas. Ademais, existem significativas lacunas de conhecimento sobre aspectos básicos de biologia e fisiologia da espécie, tais como sua plasticidade reprodutiva sazonal, dispersão larval, migração e reprodução, bem como o impacto cumulativo de múltiplas barragens na conectividade populacional. Essa revisão destaca a importância de compreender a ecologia e a biologia de *H. unimaculatus* para o manejo sustentável e a conservação de ecossistemas aquáticos na Amazônia, sobretudo diante de ameaças como barragens, pesca excessiva e mudanças climáticas.

PALAVRAS-CHAVE: Conservação, endogamia, gametogênese, peixe voador, reservatórios.

1 INTRODUÇÃO

A biodiversidade amazônica é mundialmente reconhecida por sua exuberância e riqueza, abrangendo a maior concentração de organismos de água doce do planeta (Tisseuil et al., 2013). Dentre eles, os peixes merecem especial destaque. Com cerca de 2257 espécies, a bacia Amazônica

abriga aproximadamente 15% de todas as espécies de peixes de água doce existentes. Mais da metade delas é endêmica (Tedesco et al., 2017). Inúmeras outras espécies são descritas anualmente, aumentando ainda mais a importância desse grupo na bacia Amazônica (Winemiller et al., 2016).

A ordem Characiformes representa um dos grupos mais diversos, com significativa participação na composição da ictiofauna amazônica (Nelson et al., 2016; Van der Sleen & Albert, 2017). Entre os Characiformes, destaca-se a família Hemiodontidae, notável por sua ampla distribuição geográfica e expressiva variação morfológica. Esses peixes são caracterizados por corpos hidrodinâmicos, fusiformes e comportamento natatório ágil, normalmente encontrados em pequenos cardumes que ocupam tanto ambientes lacustres quanto grandes rios (Roberts, 1974). As peculiaridades ecológicas da família despertam crescente interesse na comunidade científica, sobretudo pelas suas adaptações a diferentes ambientes (Junk et al., 2006; Winemiller, 2004). Popularmente, os hemiodontídeos recebem diferentes denominações que variam conforme a região e a tradição dos povos ribeirinhos, podendo ser chamados de voadores, ubaranas, jatuaranas, piaus-banana, cruzeiros-do-sul, flexeiras, cubil e charutos. Atualmente, o grupo é composto por 34 espécies válidas, distribuídas em cinco gêneros: *Anodus*, *Bivibranchia*, *Argonectes*, *Micromischodus* e *Hemiodus*, sendo este último, o gênero mais representativo em número de espécies (Fricke et al., 2021).

Uma característica marcante do gênero *Hemiodus* é a presença de dentes multicuspiados, com margem distal convexa e alargada, além de uma depressão ventromediana no pré-opérculo, em ângulo reto, que acomoda posteriormente a conexão com o hiomandibular, uma adaptação anatômica distintiva do grupo (Langeani, 1996). Dentre as espécies do gênero, *Hemiodus unimaculatus* destaca-se pela morfologia esguia e pela presença de uma mancha única no flanco posterior, que sugere sua denominação científica (*uni* = único; *maculatus* = mancha) (Ferraris, 2007; Menezes & Weitzman, 2009). A distribuição da espécie abrange as bacias dos rios Tocantins, Capim, Suriname, Camopi, Oyapock e, principalmente, a bacia Amazônica (Fig. 1), onde exerce papel crucial na manutenção da estrutura e do funcionamento dos ecossistemas aquáticos (Lowe-McConnell, 1999; Albert et al., 2020). Popularmente conhecido como “voador” (internacionalmente conhecido como *Poson-bannann*), pela habilidade de realizar saltos fora da água, *H. unimaculatus* ocupa preferencialmente as margens dos rios, onde atua diretamente na decomposição de matéria orgânica e na ciclagem de nutrientes, alimentando-se de perifiton e material vegetal - elementos essenciais para o equilíbrio dos ecossistemas tropicais (Sabino &

Zuanon, 1998). Trata-se de uma espécie de hábitos predominantemente diurnos, cuja atividade alimentar e deslocamento ocorrem com maior intensidade durante o dia, comportamento comum entre espécies que exploram ambientes marginais e rasos (Dos Santos Filho, 2013).

Hemiodus unimaculatus é uma espécie frequente nos desembarques pesqueiros (Cajado et al., 2020), sendo amplamente capturada e comercializada por comunidades ribeirinhas amazônicas para consumo e venda em mercados locais e regionais, principalmente nos estados do Pará e do Amazonas. Apesar de seu valor nutricional e econômico, a espécie vem sendo citada como uma espécie bioacumuladora de metais pesados, especialmente mercúrio (da Silva et al., 2022; Dorea et al., 2006; Souza-Araujo et al., 2022). Essa característica pode estar relacionada à sua posição trófica intermediária e ao hábito alimentar detritívoro-onívoro, que favorece a assimilação de contaminantes presentes no sedimento e na matéria orgânica particulada. Considerando sua ampla comercialização e consumo por comunidades ribeirinhas amazônicas, o acúmulo de metais em seus tecidos representa uma preocupação de saúde pública, pois o consumo frequente pode contribuir para a exposição crônica de populações humanas a esses elementos tóxicos

A espécie é listada como comum e na categoria menos preocupante (*Less Concern*) no Livro Vermelho de Fauna Ameaçada de extinção (ICMBio, 2025) e na Lista Vermelha de espécies Ameaçadas de extinção da IUCN (IUCN, 2025). Esta classificação demonstra sua amplitude de distribuição, bem como sua abundância, além de não estar ameaçada. De fato, a espécie é presença constante, em grande número, em diferentes rios. No rio Ciranuco, pertencente à bacia do Orinoco, na Venezuela, representou 1% em abundância entre todas as espécies descritas (Jepsen, 1997). No rio das Mortes, tributário do Rio Araguaia, Mato Grosso, sua abundância foi ainda maior, representando mais de 2% das espécies capturadas (Melo et al., 2007). No reservatório de Tucuruí, a captura da espécie atingiu 1.608,97 toneladas de pescado, durante o período de 2000 a 2008 (da Rocha Pinheiro et al., 2015). Os autores destacaram ainda o crescente aumento da captura de *H. unimaculatus* no reservatório, durante o período estudado. Apesar disso, atualmente, pescadores locais relatam a redução tanto da abundância quanto do tamanho dos indivíduos capturados, associando tais alterações ao barramento do rio Tocantins para a construção da Usina Hidrelétrica de Tucuruí. Esses dados são particularmente relevantes, uma vez que, além de seu valor ecológico e econômico, *H. unimaculatus* apresenta expressiva importância alimentar para comunidades ribeirinhas do estado do Pará, sobretudo nas regiões de Tucuruí, Baião e Marabá, onde constitui uma das principais espécies consumidas rotineiramente. Sua

carne é amplamente apreciada e representa uma fonte acessível e significativa de proteína animal, contribuindo de forma direta para a segurança alimentar das populações que dependem da pesca artesanal para subsistência.

O Relatório da Comissão Mundial de Barragens (2000) deixa evidente as consequências ambientais geradas pelas grandes barragens, incluindo a diminuição das áreas de desova para as espécies, a montante e a jusante, além de danos cumulativos na qualidade da água, como a diminuição contínua da conectividade do fluxo gênico do ciclo de nitrogênio (Wang, 2023), impacto sazonal na temperatura do rio (Naimae et al., 2024), e a redução significativa do pH, oxigênio dissolvido, ferro total, sólidos em suspensão e a turbidez (Da Cruz et al., 2021). Na grande maioria das vezes, as consequências geradas para os ecossistemas resultam em efeitos significativos e irreversíveis para as espécies. Na China, nos reservatórios de Xinanjiang e Danjiangkou, a desova das espécies foi atrasada de 20 a 60 dias devido às temperaturas mais baixas da água; além disso, a redução da velocidade da água e as vazões menos variáveis fizeram com que as áreas de desova abaixo das represas fossem abandonadas. No Rio Qiantang, o barramento teve repercussões ainda mais sérias, provocando a extinção da espécie *Macrura reevesii*, um peixe altamente valorizado na região. Para além disso, o número de espécies de água doce diminuiu de 96 para 85 e as espécies marinhas passaram de 15 para 80 (Zhong & Power, 1996).

Em outro estudo, conduzido por Benejam et al. (2016) na bacia do alto rio Ter (Catalunha, nordeste da Espanha), demonstrou-se que mesmo as pequenas hidrelétricas podem acarretar problemas para as populações de peixes residentes. A alteração do ambiente, com redução dos refúgios, pior qualidade de habitat, redução das corredeiras e níveis mais rasos das águas, culminou com a menor abundância das espécies, truta marrom (*Salmo trutta*) e peixinho-dos-Pireneus (*Phoxinus phoxinus*). Além disso, observou-se menor tamanho e condição dos peixes dessa região, em comparação a trechos não impactados pela barragem. Efeitos parecidos já foram reportados em rios amazônicos. Na Barragem Coaracy Nunes, no Rio Araguaia no estado do Amapá, Brasil, as populações de espécies de peixes foram negativamente impactadas em relação à abundância, biomassa e riqueza. Houve ainda, um aumento notável na quantidade de espécies de pequeno porte no reservatório, e a ausência de espécies migradoras de longa distância a montante da barragem (Sá-Oliveira et al., 2015).

Atrelado a isso, a região Amazônica tem sido historicamente considerada estratégica para

o desenvolvimento de grandes empreendimentos hidrelétricos (UHEs) devido ao elevado potencial energético de suas bacias hidrográficas (Fearnside, 2019). O Plano 2010 já previa a construção de 79 barragens na região, totalizando cerca de 100.000 km² de área inundada (Eletrobrás, 1987). Segundo levantamento do *Diálogo Chino*, divulgado em 2022 com base em dados da Agência Nacional de Energia Elétrica (ANEEL), além das 32 hidrelétricas em operação na região, outras 31 encontravam-se em diferentes estágios de planejamento, e mais 57 pontos foram identificados como de alto potencial para futuros empreendimentos (EPBR, 2022). Em nosso levantamento, feito no ano de 2025, identificamos a presença de 88 usinas hidrelétricas de grande e pequeno porte em operação na bacia Amazônica (Fig.1), representando um aumento de 11,4% em relação ao previsto no Plano 2010 e de 175% quando comparados os anos de 2022 a 2025. Apesar de sua importância para o desenvolvimento energético nacional, a implantação de novas hidrelétricas na Amazônia acarreta impactos ambientais expressivos e, em muitos casos, irreversíveis, como os exemplos citados nesse texto em diferentes partes do Brasil e do mundo. Nesse contexto, compreender como *Hemiodus unimaculatus* responde a essas alterações é essencial para avaliar seus padrões adaptativos e suas implicações ecológicas em ecossistemas impactados por barragens.

Este trabalho tem como objetivo revisar criticamente a literatura disponível sobre os aspectos ecológicos e reprodutivos de *H. unimaculatus*, com foco em suas respostas frente às modificações de seu habitat pela construção de usinas hidrelétricas. Hipotetizamos que seus padrões tróficos, características biológicas e fisiológicas, como tamanho de primeira maturação sexual, mas principalmente, a reprodução, têm sido afetados após o estabelecimento de reservatórios nos rios em que habitam. Para responder a essa hipótese, definimos os seguintes objetivos específicos: (I) descrever padrões tróficos e variações alimentares; (II) caracterizar a plasticidade reprodutiva em diferentes contextos ambientais; (III) discutir implicações para conservação e manejo da espécie.

2 METODOLOGIA

2.1 Desenho, características e populações do estudo primário

A presente revisão é um artigo descritivo baseado em uma revisão narrativa da literatura, conforme definido por Grant e Booth (2009). Para tal, realizou-se uma revisão exaustiva de estudos relacionados à biologia trófica e reprodutiva da espécie de peixe *Hemiodus unimaculatus*. A busca

de trabalhos publicados de 1900 até outubro de 2025 foi conduzida em inglês e português.

2.2 Fontes de informação

As buscas foram realizadas no período de janeiro a outubro de 2025 nas bases de dados eletrônicas, Capes, PubMed, Scielo, Google.Scholar, Academia.edu, BDTD, Redaly, Science.gov, ERIC, ScienceDirect, Scholarpedia, e SCOPUS.

2.3 Estratégia de busca

Os termos de busca utilizados foram: Em português ("peixe voador" OU "peixe ubarana" OU "peixe jatuarana" OU "peixe piau-banana" OU "peixe cruzeiro do Sul" OU "peixe flexeira" OU "peixe cubil" OU "peixe charuto") E ("*Hemiodus unimaculatus*") E ("Biologia reprodutiva de *Hemiodus unimaculatus*") E ("Ecologia trófica de *Hemiodus unimaculatus*"). Em Inglês ("Posonbannann") E ("*Hemiodus unimaculatus*") E ("*Hemiodus unimaculatus* reproductive biology") E ("*Hemiodus unimaculatus* trophic ecology").

2.4 Critérios de inclusão e exclusão

2.4.1 Critérios de inclusão:

Artigos científicos originais revisados por pares;

Dissertações e teses cadastradas em bases de dados vinculadas à CAPES;

Livros indexados;

Trabalhos contendo dados quantitativos sobre parâmetros ecológicos (dieta, reprodução e dinâmica populacional);

Publicações que incluíssem a espécie em levantamentos ictiofaunísticos e apresentassem informações ecológicas complementares relevantes.

2.4.2 Critérios de exclusão:

Estudos sem dados primários ou análises originais (editoriais, resenhas, artigos de opinião);

Publicações duplicadas em diferentes bases de dados;

Trabalhos que mencionem a espécie apenas incidentalmente, sem foco ecológico ou reprodutivo específico;

Estudos realizados fora do bioma amazônico ou em condições experimentais não representativas;

Artigos sem metodologia claramente descrita ou com amostragem insuficiente ($n < 10$ indivíduos).

2.5 Seleção dos estudos

A seleção dos estudos foi realizada em duas etapas. Na primeira fase, dois revisores avaliaram, independentemente, os títulos e resumos, utilizando rótulos predefinidos para indicar a possível elegibilidade conforme os critérios de inclusão e exclusão previamente estabelecidos. Qualquer discrepância foi resolvida por meio de discussões até a obtenção de consenso. Na segunda etapa, os mesmos revisores analisaram, separadamente, o texto completo dos estudos pré-selecionados, utilizando rótulos para registrar os motivos específicos de exclusão. Qualquer discordância foi resolvida por consenso.

2.6 Coleta de dados

Após a seleção final dos estudos incluídos, os mesmos dois revisores extraíram, manualmente, as seguintes informações para um formulário padrão no Microsoft Excel, de forma independente: título, referência, *doi*, link e ano do trabalho.

2.7 Construção do mapa

O mapa foi confeccionado com o auxílio do software QGIS versão 3.40.6, baseado em dados cartográficos de rios do Brasil, da Venezuela, da Colômbia e da Guiana Francesa, obtidos nos seguintes bancos de dados: ANA (<https://metadados.snirh.gov.br/geonetwork/srv/por/catalog.search#/home>), EnergyData (<https://energydata.info/dataset/>), HydroSheds (<https://www.hydrosheds.org/>) e Humanitarian Data Exchange (HDX) (<https://data.humdata.org/>). As delimitações entre países fronteiriços e as unidades federativas do Brasil foram obtidas a partir da base cartográfica do IBGE (<https://www.ibge.gov.br/>) e as usinas hidrelétricas foram georreferenciadas por meio de dados coletados diretamente da literatura científica, como parte do presente trabalho, e complementadas pelo banco de dados do Instituto Centro de Vida (ICV) (<https://inteligencia-territorial-instcentrodevida.hub.arcgis.com/>).

3 RESULTADOS

3.1 Resultados e seleção das buscas

A busca sistemática identificou 126 documentos potencialmente relevantes. Após remoção de duplicatas, 65 registros foram selecionados para triagem de títulos e resumos. Nesta fase, nenhum outro documento foi excluído e os 65 documentos foram incluídos na revisão (Fig. 2). Esses documentos apresentaram produção distribuída ao longo de 33 anos (1993 – 2025), sendo 2015 o ano com o maior número de publicações ($n = 8$) (Fig. 3F).

3.2 Ecologia alimentar e respostas a ambientes represados

Antes da construção do reservatório de Tucuruí (Pará), em 1980, estudos como o de Santos et al. (1984) classificavam *H. unimaculatus* como um consumidor primário, cuja dieta era composta majoritariamente por detritos orgânicos, e perifiton. No entanto, pesquisas subsequentes à construção da barragem, a partir de 1984, apontaram mudanças significativas em seu hábito alimentar (Mérona, Santos & Almeida, 2001). Por meio da análise do conteúdo estomacal dos indivíduos coletados em períodos distintos (pré e pós barramento) os autores identificaram que enquanto nas áreas a jusante a espécie adotou dieta predominantemente macrofitófaga, no reservatório tornou-se onívora, evidenciando sua capacidade de ajuste frente às novas condições ambientais. Essa plasticidade trófica foi novamente confirmada por Silva et al. (2008), que, estudando populações no reservatório de Balbina (Tocantins), classificaram a espécie como algívora/detritívora. *Hemiodus unimaculatus* é capaz de ajustar suas preferências alimentares de acordo com as variações na oferta de recursos, característica que provavelmente explica sua adaptação a ambientes altamente modificados (Da Silva Penha, 2025).

Outro aspecto relevante observado em ambientes represados refere-se às alterações no comprimento dos indivíduos. Dados de Rêgo (2001) demonstraram que, antes da construção da barragem de Tucuruí, as fêmeas apresentavam comprimento médio de 145,60 mm ($\pm 23,69$ mm) e os machos 131,28 mm ($\pm 32,78$ mm). Após o represamento, esses valores aumentaram consideravelmente, chegando a 175,40 mm ($\pm 28,55$ mm) para fêmeas e 146,33 mm ($\pm 19,08$ mm) para machos (Fig. 3B). Dezesete anos após, Martins et al. (2018) observaram a continuidade nesse padrão, registrando aumento do comprimento máximo da espécie de 180 mm antes da

barragem para até 370 mm após a construção da barragem de Tucuruí. Os autores atribuíram essa mudança a um possível aumento na disponibilidade de recursos, como plâncton e pleuston, decorrentes da decomposição de material vegetal submerso. Entretanto, animais desse porte não são mais vistos, sendo que o maior animal capturado em três anos de coleta entre os anos de 2020 e 2023, em trabalho realizado por nosso grupo, tinha 25,6 cm de comprimento total (Silva et al., 2023) (Fig. 3C). Como descrito por Martins et al. (2018), essa população de *H. unimaculatus* ainda estava se adaptando aos impactos causados pelo barramento e no presente está, provavelmente, mais adaptada.

Em termos de frequência relativa, anteriormente à construção da barragem de Tucuruí, a espécie representava 6,26% dos indivíduos coletados a jusante, 8,76% na região do futuro lago e 11,33% a montante. Após o represamento, esses índices caíram para 2,78%, 4,44% e 2,71%, respectivamente, refletindo um impacto direto na dinâmica populacional da espécie (Rêgo, 2001) (Fig. 3A). Lima et al. (2016), ao analisarem outro trecho da bacia, no alto Tocantins, afetado pela barragem de Peixe Angical, observaram que a espécie foi uma das mais impactadas pela alteração ambiental. Logo após o represamento, ocorreu um aumento expressivo na abundância da espécie, especialmente nas zonas de transição e no reservatório, onde as condições (como águas mais calmas e maior disponibilidade de alimento planctônico) tornaram-se mais favoráveis (Fig. 3E). Esse aumento inicial foi atribuído ao fenômeno conhecido como *trophic upsurge*, caracterizado pela elevação temporária da produtividade em decorrência da inundação de áreas terrestres e do aporte de nutrientes. Entretanto, cerca de cinco anos após o enchimento, a abundância da espécie declinou significativamente, acompanhando a redução geral na diversidade ictiofaunística, resultado do empobrecimento trófico e da homogeneização do habitat, típicos do envelhecimento do reservatório. Resultados semelhantes foram relatados por Peronico et al. (2020) em estudo conduzido na porção superior da mesma bacia, onde também se verificou um aumento inicial seguido por acentuado declínio populacional de *H. unimaculatus* após o represamento. Tais dados reforçam o padrão de resposta temporal dessa espécie à formação de reservatórios.

Em conformidade com esses achados científicos, relatos de ribeirinhos que vivem na região a montante da Usina Hidrelétrica de Tucuruí indicam uma drástica redução na quantidade de peixes capturados após a construção da barragem, evidenciando que as alterações ambientais decorrentes do represamento já são perceptíveis no cotidiano das comunidades locais.

3.3 Reprodução, ciclo de vida e plasticidade reprodutiva

As condições ambientais sazonais da Amazônia (caracterizadas por ciclos de cheias e secas) exercem forte influência sobre a ecologia e o comportamento de *H. unimaculatus* (Junk, 1989; Oliveira & Isaac, 2013). Durante os períodos de cheia, o aumento da disponibilidade de alimento e de áreas de refúgio favorece tanto o crescimento quanto a reprodução da espécie, ampliando significativamente seu nicho ecológico (Lowe-McConnell, 1999; Ferreira et al., 2014). No entanto, a intensificação das atividades humanas, especialmente a construção de barragens, compromete essa dinâmica natural, resultando na degradação dos habitats e impondo riscos crescentes às suas populações (Castello et al., 2013; Ribeiro & Petrere, 1990). Apesar dessas pressões, a espécie mantém alta abundância em ambientes represados, como observado no reservatório de Tucuruí (Pará), onde é uma das espécies mais capturadas (De Mérona et al., 2010); no reservatório de Samuel (Rondônia), onde representou 26% das capturas (Santos, 1984; Santos et al., 2004); no Lago de Serpa (Amazonas) ao longo de dois anos de coleta foi a espécie mais capturada, dentre 28 espécies (Dos Santos Filho, 2013); representou 18,22% das capturas na bacia do médio rio Araguaia (Centofante, 2012); no rio Cinaruco (Venezuela) (Arrington, 2003) esteve entre as espécies mais abundantes; e no rio Trombetas (Pará), com 8,25% das capturas, foi a segunda espécie mais abundante (Lin & Pellegrini, 2005) (Fig. 3D).

Quanto à reprodução, Santos et al. (1984) observaram que a primeira maturação sexual da espécie ocorria aos 11 cm. Por sua vez, Trindade (2012), em estudo realizado na hidrelétrica Coaracy Nunes (Amapá), indicou um tamanho médio de primeira maturação (L50) de 15,75 cm, além de destacar que a espécie demonstrava preferência por ambientes lacustres e de reservatório para desova. Embora indivíduos em fase de desenvolvimento também sejam encontrados em outros habitats da usina, isso sugere reprodução distribuída por toda a área de influência do reservatório. O período reprodutivo da espécie estende-se de outubro a abril, coincidindo com a estação chuvosa. Esse período é marcado pelo aumento do índice gonadosomático (IGS) (Silva et al., 2023) e do fator de condição (Trindade, 2012), indicadores diretos da intensificação da atividade reprodutiva. Fatores ambientais, como níveis elevados de oxigênio dissolvido, aumento de temperatura (Agostinho et al., 2003) e fotoperíodo (De Moura Muniz et al., 2008), também atuam como gatilhos para o início dos processos reprodutivos. Esses padrões são coerentes com o modelo teórico de Vazzoler (1996), que associa a reprodução dos teleósteos tropicais à sazonalidade hídrica e à plasticidade nos modos de desova, como resposta adaptativa às flutuações ambientais.

Nos estudos de Martins et al. (2018) e Silva et al. (2023), a espécie apresentou desproporção sexual, com predominância de fêmeas e essa desproporção foi progressiva: de 2001 à 2003 as fêmeas representavam 55,2% da população e os machos 44,8%; de 2005 à 2007 as fêmeas eram 63,5% e os machos 36,5% da população; em 2023 eram 83,3% fêmeas e apenas 16,7% machos (Fig. 3C). Esse padrão pode estar relacionado a estratégias evolutivas que visam maximizar o sucesso reprodutivo, uma vez que em espécies de fertilização externa, como *H. unimaculatus*, um único macho é capaz de fertilizar os oócitos de várias fêmeas. A maior presença de fêmeas, portanto, contribui para otimizar a produção de descendentes e conferir maior resiliência populacional em ambientes impactados. No entanto, o baixo número de machos limita o pool genético disponível para reprodução, elevando o risco de depressão endogâmica, fenômeno caracterizado pela perda de variabilidade genética, redução da aptidão dos descendentes e aumento da incidência de alelos deletérios. O estudo feito por Machado et al. (2022) nas bacias do Alto Paraná e do Paraguai indicou que o represamento impactou substancialmente a diversidade genética e a estruturação genética do peixe migratório pintado *Pseudoplatystoma corruscans*. Essa transformação da paisagem fluvial causada por barragens impacta severamente a ictiofauna local, incluindo a alteração da estrutura da assembleia de peixes (Ngor et al., 2018; Turgeon et al., 2019), como também reduz a riqueza de espécies (Monaghan et al., 2019; Perônico et al., 2020).

O represamento também influenciou diretamente a alocação de energia dos indivíduos. Medeiros et al. (2014) observaram que após a formação do reservatório de Lajeado, houve redução na atividade reprodutiva da família Hemiodontidae, paralelamente ao aumento na condição corporal e no acúmulo de gordura visceral, indicando uma priorização dos processos somáticos em detrimento da reprodução.

Do ponto de vista do desenvolvimento ovariano, Brandão et al. (2003) e Trindade (2012) descreveram a espécie como apresentando desenvolvimento oocitário síncrono em grupos e desova do tipo total. No entanto, no estudo recente de nosso grupo no reservatório de Tucuruí, Silva et al. (2023), sugerem que *H. unimaculatus* pode realizar desova parcelada dentro do mesmo período reprodutivo, haja vista que fêmeas com oócitos vitelogênicos também possuíam oócitos em estágio primário (perinucleolares) e alvéolo cortical, indicando que um mesmo indivíduo pode participar de mais de um evento de desova na mesma estação.

A espécie não apresenta dimorfismo sexual, sendo machos e fêmeas morfologicamente semelhantes, o que dificulta sua diferenciação externa, embora as fêmeas geralmente sejam

maiores. Outra característica é a ausência de cuidado parental (Ângulo-Valencia et al., 2016). Característica essa comum entre os Characiformes amazônicos cujos ovos eclodem em poucos dias e as larvas desenvolvem-se de forma independente, dispersando-se em áreas marginais de baixa correnteza.

Cajado et al. (2020), ao estudar o ictioplâncton do baixo rio Amazonas, relataram que as larvas de *H. unimaculatus* são mais abundantes em habitats marginais, com densidade média de 0,55 indivíduos/10 m³ na subsuperfície, além de classificarem a espécie como não migratória. Contudo, tal classificação contrasta com relatos de pescadores da região da UHE de Tucuruí, e também com os achados dos autores Ângulo-Valencia et al. (2016), Zacardi et al. (2021), Barroco (2019), e De Merona et al. (2010), que descrevem a espécie como migradora de curtas distâncias. Essa inconsistência revela a necessidade de reavaliar a categorização funcional dessa espécie, especialmente considerando que classificações incorretas podem comprometer estratégias de manejo e conservação. A adoção de uma abordagem integrativa é fundamental para esclarecer o padrão migratório de *H. unimaculatus*.

Sendo assim, propõe-se a realização de estudos de telemetria com chips para rastrear os movimentos espaciais ao longo do ciclo anual da espécie, combinados com análises genéticas que permitam avaliar a conectividade entre populações distribuídas ao longo da bacia. Além disso, o monitoramento do ciclo reprodutivo em diferentes ambientes pode fornecer evidências sobre a relação entre deslocamentos e reprodução. Por fim, destaca-se a importância de padronização dos critérios utilizados na definição de categorias migratórias, de modo a evitar discrepâncias entre estudos regionais ou baseados em diferentes metodologias. A reclassificação mais precisa da biologia reprodutiva de *H. unimaculatus* poderá contribuir para o delineamento de medidas de conservação mais eficazes, principalmente em regiões sob forte influência antrópica, como áreas impactadas por hidrelétricas, onde a conectividade entre habitats é frequentemente comprometida. A conectividade longitudinal dos rios amazônicos, essencial para os processos ecológicos e reprodutivos de espécies migradoras, vem sendo severamente comprometida pelos impactos cumulativos das barragens na região, como evidenciado por Castello & Macedo (2016), Latrubesse et al. (2017), e Anderson et al. (2018).

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A degradação dos habitats fluviais amazônicos, impulsionada pela construção de barragens

e pela expansão agropecuária, tem gerado impactos severos sobre a ictiofauna, incluindo *H. unimaculatus*, uma das espécies de maior importância para alimentação e economia das populações ribeirinhas da região Norte (Carvalho & Mérona, 1986; Fagundes et al., 2016). A fragmentação dos rios compromete os padrões migratórios, reduz a conectividade entre populações e, conseqüentemente, eleva o risco de extinção local (Castello & Macedo, 2016; Anderson et al., 2009). Na Amazônia, esses impactos ganham proporções ainda maiores, considerando a dependência econômica e social das comunidades ribeirinhas em relação à pesca (Ruffino, 2004). Em um cenário de mudanças climáticas e de expansão desenfreada do uso da terra, torna-se imperativo aprofundar o conhecimento sobre a biologia e ecologia de espécies como *H. unimaculatus*, que, além de integrar a base da cadeia trófica, atua como indicador biológico da qualidade dos ecossistemas aquáticos (Agostinho et al., 2007; Winemiller et al., 2016). Apesar de classificada como “Menos Preocupante” (LC) pela IUCN, *H. unimaculatus* tem sofrido pressão pesqueira local, e uma redução populacional segundo pescadores da região a montante do reservatório de Tucuruí, o que reforça a necessidade de programas de monitoramento populacional contínuo e definição de tamanhos mínimos de captura, a fim de garantir a manutenção da variabilidade genética e da sustentabilidade das populações exploradas.

Esta revisão buscou consolidar e sistematizar o conhecimento disponível sobre *H. unimaculatus*, oferecendo uma visão abrangente sobre sua ecologia, biologia reprodutiva e dinâmica populacional. A compreensão desses aspectos é essencial para subsidiar estratégias eficazes de manejo e conservação, especialmente em contextos altamente impactados pelos empreendimentos hidrelétricos e pelas pressões antrópicas crescentes sobre os ecossistemas amazônicos.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; SUZUKI, H. I.; JÚLIO-JUNIOR, H. F. Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status. In: CAROLSFELD, J. et al. (org.). **The Amazon River: management and conservation of migratory fishes**. Ottawa: World Bank; IDRC, 2003.
- AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; PELICICE, F. M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007.
- ALBERT, J. S.; PETRY, P.; REIS, R. E. Major biogeographic and phylogenetic patterns. In: ALBERT, J. S.; REIS, R. E. (org.). **Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes**.

Berkeley: University of California Press, 2011. p. 21-57.

ALBERT, J. S.; TAGLIACOLLO, V. A.; DA COSTA, W. J. E. M. Diversity and evolution of the Neotropical ichthyofauna. In: VAN DER SLEEN, P.; ALBERT, J. S. (org.). **Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas**. Princeton: Princeton University Press, 2020. p. 1-33.

ÂNGULO-VALENCIA, M. A.; RODRIGUEZ-SANTIAGO, M. A.; BARRETO, R. E. Migration strategies of fishes in Amazonian rivers: a review. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, n. 2, p. e150159, 2016.

ANDERSON, E. P.; PRINGLE, C. M.; FREEMAN, M. C. Quantifying the extent of river fragmentation by hydropower dams in the Sarapiquí River Basin, Costa Rica. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 19, n. 6, p. 679-688, 2009.

ANDERSON, E. P. et al. Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. **Science Advances**, v. 4, n. 1, p. eaao1642, 2018.

ARRINGTON, D. A.; WINEMILLER, K. O. Diel changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. **Journal of Fish Biology**, v. 63, n. 2, p. 442-459, 2003.

BARTHEM, R.; GOULDING, M. **The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators**. New York: Columbia University Press, 1997.

BENEJAM VIDAL, Luís et al. Ecological impacts of small hydropower plants on headwater stream fish: from individual to community effects. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 25, n. 2, p. 295-306, 2016.

BARROCO, Lorenzo Soriano Antonaccio. **O efeito de barragens hidrelétricas sobre populações de peixes de rios de águas pretas na Amazônia: uma abordagem com o uso de marcadores biogeoquímicos e moleculares**. 2019.

BRANDÃO, C. A. S.; VALENTIM, M. F. M.; CARAMASCHI, É. P. Ovary maturation stages and oocyte features in three species of the neotropical fish *Hemiodus* (Müller, 1842). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, p. 433-441, 2003.

CAJADO, R. A.; OLIVEIRA, L. S.; SUZUKI, M. P. L.; ZACARDI, D. M. Spatial diversity of ichthyoplankton in the lower stretch of the Amazon River, Pará, Brazil. **Acta Ichthyologica et Piscatoria**, v. 50, p. 127-137, 2020.

CARVALHO, V. M.; MÉRONA, B. Effects of the Tucuruí Dam on the fish fauna of the Tocantins River (Brazil). **Revue d'Hydrobiologie Tropicale**, v. 19, p. 333-349, 1986.

CASTELLO, L.; MACEDO, M. N. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. **Global Change Biology**, v. 22, n. 3, p. 990-1007, 2016.

CASTELLO, L. et al. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. **Conservation**

Letters, v. 6, n. 4, p. 217-229, 2013.

CENTOFANTE, Elias Elias. Estrutura e composição da ictiofauna em um lago isolado na planície do médio rio Araguaia, Mato Grosso–Brasil. **Biotemas**, v. 25, n. 3, p. 173-186, 2012.

DA CRUZ, Rúbia Fantin et al. Water quality impacts of small hydroelectric power plants in a tributary to the Pantanal floodplain, Brazil. **River Research and Applications**, v. 37, n. 3, p. 448-461, 2021.

DA ROCHA PINHEIRO, Jossandra Carvalho et al. Avaliação do desembarque de *Hemiodus unimaculatus* (Bloch, 1794) na área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí, Pará, Brasil. **Acta of Fisheries and Aquatic Resources**, v. 3, n. 1, p. 13-24, 2015.

DA SILVA, Julia de Souza Carvalho et al. Mercúrio total em duas espécies de peixe do reservatório e adjacências de uma usina hidrelétrica na Amazônia, Pará, Brasil. **Revista AIDIS de Ingeniería y Ciencias Ambientales**, p. 1-17, 2022.

DA SILVA PENHA, I. C. et al. Feeding ecology of a detritivorous fish in controlled flood pulse area in the Amazon revealed by stomach content and stable isotopes analyses. **Aquatic Sciences**, v. 87, n. 1, p. 1-13, 2025.

DE MOURA MUNIZ, D. B. et al. Reproductive cycle of *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) kept in captivity in the Amazon Region. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 693-698, 2008.

DE MÉRONA, Bernard et al. **Os peixes e a pesca no baixo Rio Tocantins**. 2010.

DOREA, José G.; BARBOSA, Antonio C.; SILVA, Gilmar S. Fish mercury bioaccumulation as a function of feeding behavior and hydrological cycles of the Rio Negro, Amazon. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C**, v. 142, n. 3-4, p. 275-283, 2006.

DOS SANTOS FILHO, Manoel Osmar Mendonça. **Caracterização da diversidade de peixes do lago de Serpa, município de Itacoatiara-AM, utilizando redes de espera**. 2013.

FAGUNDES, C. K. et al. Fish community structure in streams of the Eastern Amazon: effects of habitat integrity and oil palm expansion. **Hydrobiologia**, v. 776, p. 109-125, 2016.

FERRARIS, C. J. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. **Zootaxa**, n. 1418, p. 1-628, 2007.

FERREIRA, E. J. G.; ZUANON, J. A. S.; DOS SANTOS, G. M. **Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará**. Brasília: Ibama/ProVárzea, 2014.

FRICKE, R.; ESCHMEYER, W. N.; VAN DER LAAN, R. **Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references**. California Academy of Sciences, 2021. Disponível em: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Acesso em: 18 jun. 2025.

GRANT, Maria J.; BOOTH, Andrew. A typology of reviews: an analysis of 14 review types and associated methodologies. **Health Information & Libraries Journal**, v. 26, n. 2, p. 91-108, 2009.

ICMBIO. **Sistema de Avaliação do Risco de Extinção da Biodiversidade – SALVE**. 2025. Disponível em: <https://salve.icmbio.gov.br/>. Acesso em: 23 out. 2025.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2025-1. 2025. Disponível em: www.iucnredlist.org. Acesso em: 23 out. 2025.

JEPSEN, David B. Fish species diversity in sand bank habitats of a neotropical river. **Environmental Biology of Fishes**, v. 49, n. 4, p. 449-460, 1997.

JUNK, W. J. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications. In: DUDGEON, D. (org.). **Tropical stream ecology**. San Diego: Academic Press, 2006. p. 117-140.

JUNK, W. J.; BAYLEY, P. B.; SPARKS, R. E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. **Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 106, p. 110-127, 1989.

LANGEANI NETO, F. **Estudo filogenético e revisão taxonômica da família Hemiodontidae Boulenger, 1904 (sensu Roberts, 1974) (Ostariophysi, Characiformes)**. 1996. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.

LATRUBESSE, E. M. et al. Damming the rivers of the Amazon basin. **Nature**, v. 546, n. 7658, p. 363-369, 2017.

LIMA, Ana Carolina et al. The rise and fall of fish diversity in a neotropical river after impoundment. **Hydrobiologia**, v. 763, n. 1, p. 207-221, 2016.

LIN, Daniel Sheanan Colmenero; PELLEGRINI CARAMASCHI, Érica. Responses of the fish community to the flood pulse and siltation in a floodplain lake of the Trombetas River, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 545, n. 1, p. 75-91, 2005.

LOWE-MCCONNELL, R. H. **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.

MACHADO, Carolina B. et al. Damming shapes genetic patterns and may affect the persistence of freshwater fish populations. **Freshwater Biology**, v. 67, n. 4, p. 603-618, 2022.

MARTINS, J. C. et al. Spatial and temporal variation in the population structure of the halftooth, *Hemiodus unimaculatus*, in the Tucuruí reservoir on the lower Tocantins River in eastern Brazilian Amazonia. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 44, p. e336, 2018. DOI: <https://doi.org/10.20950/1678-2305.2018.336>

MELO, Tatiana L. de; TEJERINA-GARRO, Francisco L.; MELO, Cesar E. de. Diversidade

biológica da comunidade de peixes no baixo rio das Mortes, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, p. 657-665, 2007.

MÉRONA, B.; SANTOS, G. M.; ALMEIDA, R. G. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. **Environmental Biology of Fishes**, v. 60, p. 375-392, 2001.

MEDEIROS, Estevão Rodrigues et al. Short-term changes in energy allocation by Hemiodontidae fish after the construction of a large reservoir (Lajeado Dam, Tocantins River). **Neotropical Ichthyology**, v. 12, n. 3, p. 649-658, 2014.

MENEZES, N. A.; WEITZMAN, S. H. Systematics of the Neotropical fish subfamily Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes: Characidae). **Neotropical Ichthyology**, v. 7, p. 295-370, 2009.

MONAGHAN, Kieran A. et al. The impact of a hydroelectric dam on Neotropical fish communities: a spatio-temporal analysis of the trophic upsurge hypothesis. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 29, n. 2, p. 384-397, 2020.

NAIMAEE, Reza et al. Long-term water quality monitoring: using satellite images for temporal and spatial monitoring of thermal pollution in water resources. **Sustainability**, v. 16, n. 2, p. 646, 2024.

NELSON, J. S. et al. **Fishes of the world**. 5. ed. Hoboken: John Wiley & Sons, 2016.

NGOR, Peng Bun et al. Flow alterations by dams shaped fish assemblage dynamics in the complex Mekong-3S river system. **Ecological Indicators**, v. 88, p. 103-114, 2018.

OLIVEIRA, A. G.; ISAAC, V. J. Floodplain fish assemblages in the Amazon estuary: relationship to habitat characteristics. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 2, p. 361-373, 2013.

PERONICO, Phamela Bernardes et al. Community reassembly after river regulation: rapid loss of fish diversity and the emergence of a new state. **Hydrobiologia**, v. 847, n. 2, p. 519-533, 2020.

RÊGO, H. V. **Alterações causadas pela construção da usina hidrelétrica de Tucuruí em parâmetros biológicos de sete espécies de peixes**. 2001. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade do Amazonas, Manaus, 2001.

RIBEIRO, M. C. L. B.; PETRERE JUNIOR, M. Fisheries ecology and management of the Jaraqui (*Semaprochilodus taeniurus*, *S. insignis*) in Central Amazonia. **Rivers Research and Applications**, v. 5, n. 3, p. 195-215, 1990.

ROBERTS, T. R. Osteology and classification of the neotropical characoid fishes of the family Hemiodontidae. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 146, p. 411-472, 1974.

RUFFINO, M. L. **A pesca e os recursos pesqueiros na Amazônia brasileira**. Manaus: Ibama/ProVárzea, 2004.

- SABINO, J.; ZUANON, J. A. S. A stream fish assemblage in Central Amazonia: distribution, activity patterns and feeding behavior. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, v. 8, n. 3, p. 201-210, 1998.
- SÁ-OLIVEIRA, Júlio C. et al. Upstream and downstream responses of fish assemblages to an eastern Amazonian hydroelectric dam. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 10, p. 2037-2050, 2015.
- SANTOS, G. M.; JÉGU, M.; MÉRONA, B. **Catálogo de peixes comerciais do baixo rio Tocantins**. Manaus: Eletronorte/INPA, 1984.
- SANTOS, G. M. et al. Peixes do reservatório de Tucuruí: composição, abundância e biomassa. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 4, p. 651-664, 2004.
- SILVA, C. C. D.; FERREIRA, E. J. G.; DEUS, C. P. Diet of five species of Hemiodontidae (Teleostei, Characiformes) in the area of influence of the Balbina reservoir. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 464-468, 2008.
- SILVA, M. C. R. et al. Reproductive cycle of the flying fish *Hemiodus unimaculatus* in the upstream area of the Tucuruí hydroelectric plant, Pará, Brazil. **Acta Zoologica**, v. 103, n. 5, p. 1001-1013, 2023.
- SOUZA-ARAUJO, J. et al. Before the dam: a fish-mercury contamination baseline survey at the Xingu River before the Belo Monte Dam. **Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology**, v. 108, n. 5, p. 861-866, 2022.
- TEDESCO, Pablo A. et al. A global database on freshwater fish species occurrence in drainage basins. **Scientific Data**, v. 4, n. 1, p. 1-6, 2017.
- TISSEUIL, Clément et al. Global diversity patterns and cross-taxa convergence in freshwater systems. **Journal of Animal Ecology**, v. 82, n. 2, p. 365-376, 2013.
- TRINDADE, P. A. A. **Biologia e ecologia trófica de *Hemiodus unimaculatus* (Bloch, 1794) no rio Araguari, na área de influência da Usina Hidrelétrica Coaracy Nunes, Amapá, Brasil**. 2012. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Federal do Pará, Belém, 2012.
- TURGEON, Katrine; TURPIN, Christian; GREGORY-EAVES, Irene. Dams have varying impacts on fish communities across latitudes: a quantitative synthesis. **Ecology Letters**, v. 22, n. 9, p. 1501-1516, 2019.
- VAN DER SLEEN, P.; ALBERT, J. S. (org.). **Field guide to the fishes of the Amazon, Orinoco, and Guianas**. Princeton: Princeton University Press, 2017.
- VAZZOLER, A. E. A. M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: EDUEM, 1996.

WANG, Xun et al. Cascade damming impacts on microbial mediated nitrogen cycling in rivers. **Science of the Total Environment**, v. 903, p. 166533, 2023.

WINEMILLER, K. O. Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: WELCOMME, R.; PETR, T. (org.). **Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries**. v. 2. Bangkok: FAO, 2004. p. 285-309.

WINEMILLER, Kirk O. et al. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. **Science**, v. 351, n. 6269, p. 128-129, 2016.

ZACARDI, Diego Maia et al. O gradiente longitudinal (rio-barragem) do reservatório de Curuá-Una afeta a composição das assembleias de larvas de peixes? **Revista Brasileira de Meio Ambiente**, v. 9, n. 1, 2021.

ZHONG, Yiguang; POWER, Geoff. Environmental impacts of hydroelectric projects on fish resources in China. **Regulated Rivers: Research & Management**, v. 12, n. 1, p. 81-98, 1996.

APÊNDICE A – Mapa da Distribuição geográfica de *Hemiodus unimaculatus* e das usinas hidrelétricas na Bacia Amazônica

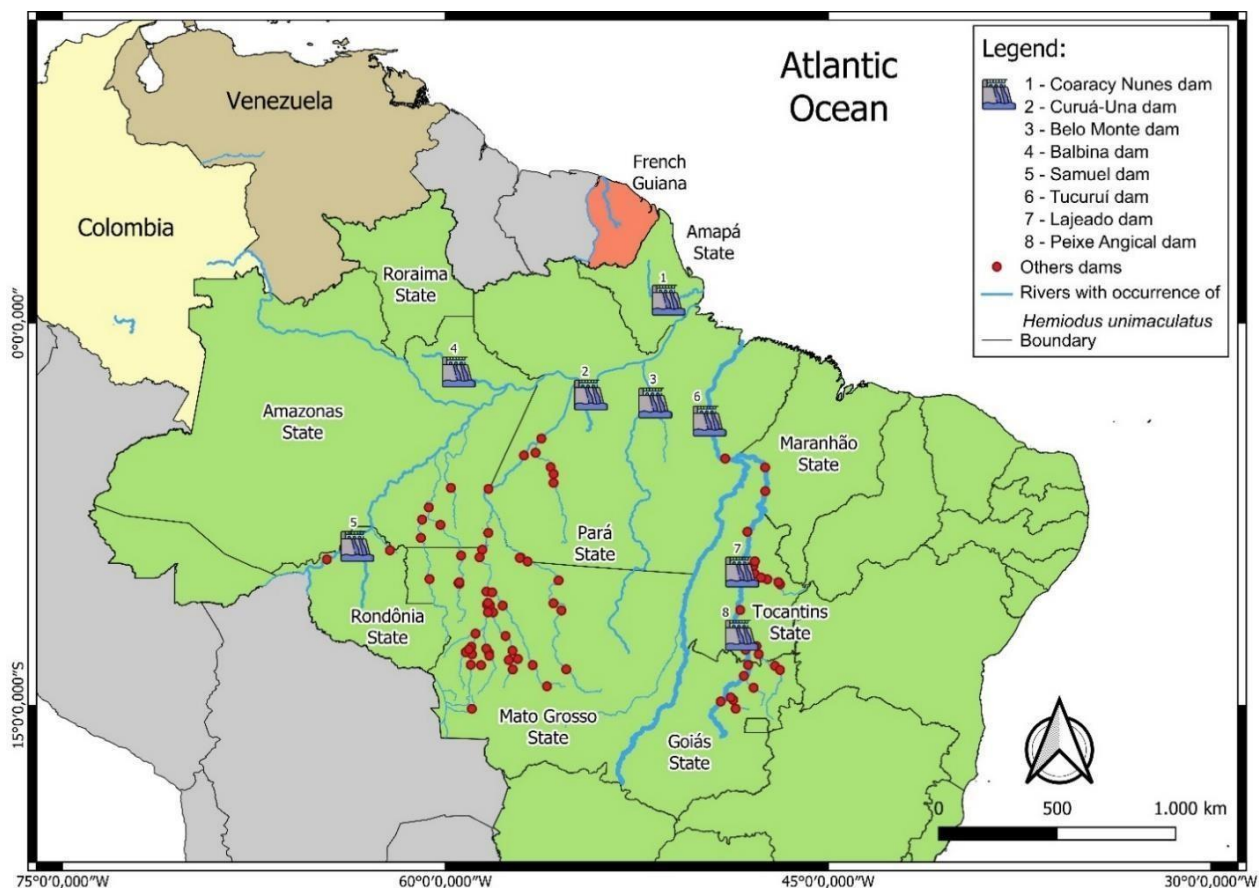


Figura 1. Distribuição geográfica de *Hemiodus unimaculatus* na Bacia Amazônica. O mapa apresenta as principais usinas hidrelétricas (1, Coaracy Nunes; 2, Curuá-Una; 3, Belo Monte; 4, Balbina; 5, Samuel; 6, Tucuruí; 7, Lajeado; 8, Peixe Angical) e outras barragens (pontos vermelhos) distribuídas na região. As linhas azuis indicam os rios com ocorrência confirmada de *H. unimaculatus*.

APÊNDICE B – Fluxograma PRISMA utilizado na revisão de literatura

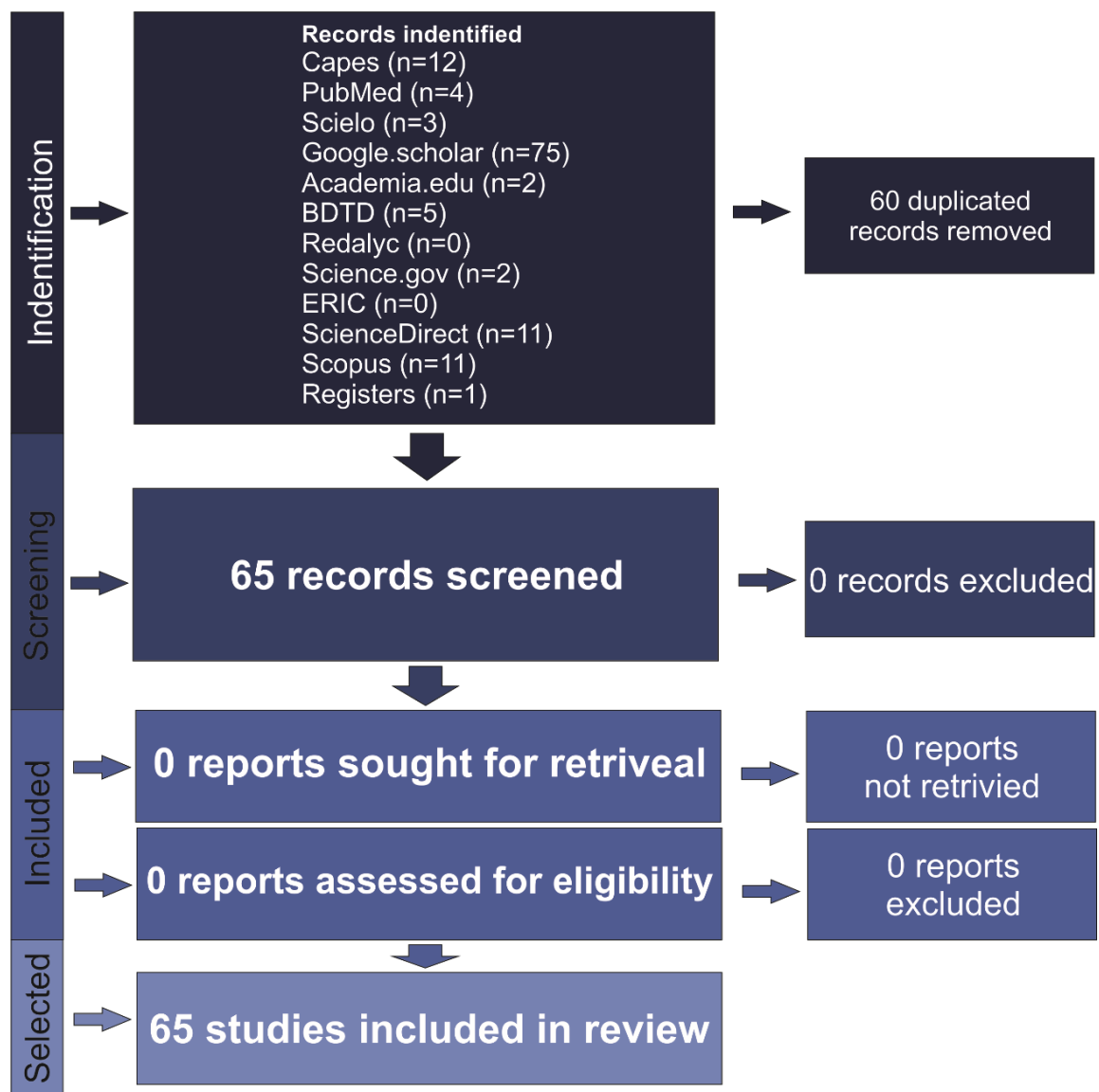


Figura 2. Fluxograma PRISMA 2020 que representa o processo de identificação, triagem, elegibilidade e inclusão dos estudos selecionados para a revisão.

APÊNDICE C – Painel de gráficos sobre a crescimento, reprodução e pesca de *Hemiodus unimaculatus* na Bacia Amazônica

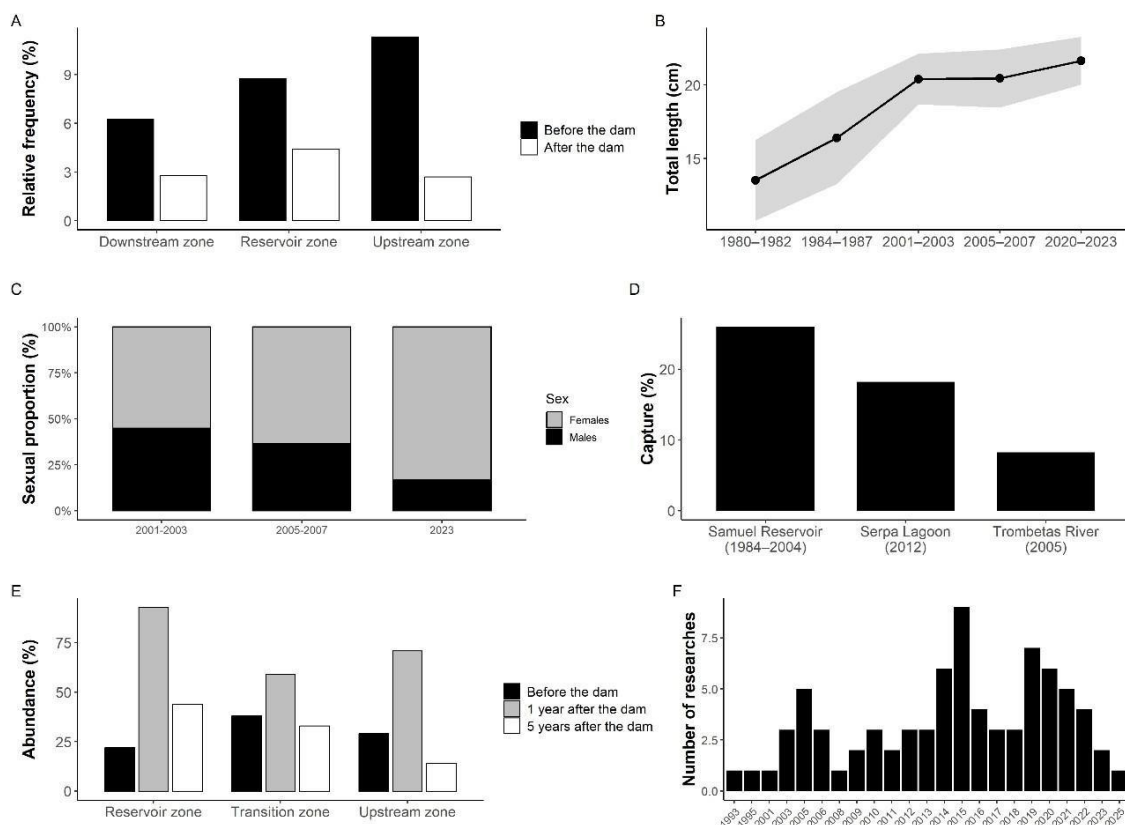


Figura 3. Figura 3. Painel de síntese das informações sobre *Hemiodus unimaculatus* disponíveis na literatura científica. (A) Frequência relativa de captura de *H. unimaculatus* antes e depois da construção de um reservatório (Rêgo, 2001); (B) Série histórica do tamanho total (cm) de *H. unimaculatus* capturados (Rêgo, 2001); (C) Série histórica da proporção sexual de *H. Unimaculatus* (Martins et al., 2018; Silva et al. (2023); (D) Proporção de captura de *H. unimaculatus* em diferentes reservatórios (Dos Santos Filho, 2013; Lin & Pellegrini, 2005; Santos et al., 2004); (E) Abundância de *H. Unimaculatus* em diferentes zonas antes e depois da construção de um reservatório (Lima et al., 2016); (F) Número anual de pesquisas realizadas com *H. unimaculatus* entre 1993 e 2025.

CAPÍTULO 2 - Espermatogênese e morfologia espermática do peixe amazônico *Hemiodus unimaculatus* na área de influência da Usina Hidrelétrica de Tucuruí

RESUMO

A espermatogênese de *Hemiodus unimaculatus* foi caracterizada com o objetivo de descrever detalhadamente o processo espermatogênico e a ultraestrutura dos espermatozoides da espécie. Os testículos apresentaram organização do tipo tubular anastomosada, padrão considerado típico e sinapomórfico entre teleósteos basais. A espermatogênese mostrou-se do tipo cística e irrestrita, com distribuição de espermatogônias ao longo de todo o epitélio germinativo. Foram identificados quatro tipos de espermatogônias, além de múltiplos estágios meióticos, indicando renovação celular contínua. O desenvolvimento das células germinativas ocorre de forma sincrônica dentro de cistos delimitados por células de Sertoli, que regulam o microambiente e garantem suporte nutricional até a liberação dos espermatozoides no lúmen tubular. Esse arranjo favorece produção massiva de gametas em ciclos curtos, característica adaptativa importante para espécies com fecundação externa. A espermiogênese foi classificada como tipo III, caracterizada por posicionamento perpendicular do flagelo em relação à cabeça e ausência de rotação nuclear. Os espermatozoides apresentam cabeça arredondada, flagelo único e longo e ausência de acrossomo, sendo classificados como aquasperm anacrosomal, padrão típico de teleósteos com fertilização externa. Não foram observadas expansões laterais flagelares (“aletas”). Esta é a primeira descrição detalhada da espermatogênese e da morfologia espermática para *H. unimaculatus* e para a família Hemiodontidae, ampliando o conhecimento comparativo sobre a biologia reprodutiva de Characiformes.

PALAVRAS-CHAVE: ciclo celular; epitélio germinativo; gônadas; histologia; ictiofauna amazônica.

1 INTRODUÇÃO

A reprodução é um dos pilares centrais para a manutenção e perpetuação das populações naturais, sendo particularmente relevante em ecossistemas aquáticos tropicais, onde a variabilidade ambiental pode exercer forte influência sobre a biologia reprodutiva das espécies

(Vazzoler, 1996; de Assis et al., 2024). Nos peixes teleósteos, a espermatogênese constitui o processo fundamental de produção dos gametas masculinos, envolvendo uma sequência altamente ordenada de eventos celulares e moleculares que ocorrem nos testículos. Essa sequência culmina na formação de espermatozoides morfologicamente maduros e funcionalmente competentes, aptos à fecundação (Nóbrega et al., 2009; Schulz et al., 2010; Siqueira-Silva et al., 2013; Rodrigues et al., 2015; Felicio et al., 2023).

A organização testicular nos teleósteos apresenta variações interespecíficas. De modo geral, o epitélio seminífero pode ser caracterizado como tubular anastomosado, cujos compartimentos germinativos se anastomosam entre si, formando uma rede contínua no testículo, que não termina em fundo cego na periferia (Grier, 1993; SiqueiraSilva et al., 2017), ou lobular, cujo epitélio germinativo não se anastomosa e termina em fundo cego na periferia testicular (Grier & Taylor, 1998; Siqueira-Silva et al., 2013). A espermatogênese comumente se desenvolve no interior de cistos sustentados por células de Sertoli (Parenti & Grier, 2004; Vigoya et al., 2025). Neste tipo, as células germinativas proliferam e se diferenciam sincronicamente até a formação de espermatozoides, que são liberados no lúmen testicular. Entretanto, uma variável, denominada semicística, pode ocorrer em algumas espécies. Na espermatogênese semicística espermátócitos ou espermátides são liberados precocemente de seus cistos para maturar e formar espermatozoides no lúmen testicular (Matta et al., 2002; Cordeiro et al., 2022).

Três tipos de arranjos espaciais de distribuição das espermatogônias no compartimento germinativo são descritos: distribuição irrestrita das espermatogônias, encontrada em táxons basais de teleósteos, como os Characiformes. Neste tipo, as espermatogônias estão espalhadas ao longo do compartimento germinativo por todo o testículo; distribuição restrita das espermatogônias, encontrado em teleósteos derivados como nas ordens Atheriniformes, Cyprinodontiformes e Beloniformes, em que as espermatogônias estão localizadas nas extremidades dos fundos cegos dos lóbulos, próximas à túnica albugínea (Grier, 1981); e uma forma intermediária, como encontrado na tilápia *Oreochromis niloticus* (Vilela et al., 2003) e no tucunaré *Cichla kelberi* (Siqueira-Silva et al., 2013), em que espermatogônias apresentam localização preferencial, mas não exclusiva, próxima à túnica albugínea. Essas variações na organização estrutural dos testículos refletem adaptações evolutivas e ecológicas, influenciando a eficiência reprodutiva em diferentes espécies.

O ciclo espermatogênico é classicamente dividido em três fases: proliferativa

(espermatoγονial), marcada pela intensa mitose de espermatoγονias; meiόtica, envolvendo a formação de espermatoγocitos primários e secundários, com redução cromossόmica; e diferenciação (espermioγόnese), na qual espermátides se desenvolvem em espermatozoides, adquirindo estrutura e motilidade características (Parenti, 2010; Vigoya et al., 2025). Todo esse processo é regulado endocrinamente pelo eixo hipotalâmico-hipofisário-gonadal (HPG), com a liberação de hormônio liberador de gonadotrofinas (GnRH) no hipotálamo, que estimula a hipófise a secretar gonadotrofinas (LH e FSH), as quais atuam diretamente nas células testiculares para promover a espermatoγόnese (Schulz & Miura, 2002; Schulz & Nόbrega, 2011). Esse controle hormonal é modulável por fatores ambientais como temperatura, fotoperíodo e qualidade da água, os quais podem sincronizar ou dessincronizar a reprodução (Migaud et al., 2010).

Em *Hemiodus unimaculatus*, espécie amplamente distribuída em sistemas de águas brancas e claras da bacia Amazônica, estudos descritivos têm evidenciado um ciclo reprodutivo sincronizado com o regime hidrolόgico regional, apresentando picos de atividade reprodutiva durante o período de cheia, o que favorece o sucesso da dispersão larval (Silva et al., 2023). As investigações histolόgicas indicam que a espermatoγόnese segue o padrão cístico típico dos teleόsteos, sem registro de desvios estruturais significativos, mas com variações das fases reprodutivas (e estágios celulares) ao longo do ano, relacionadas a fatores ambientais sazonais como temperatura e disponibilidade de alimento. Essa característica sugere que a espécie mantém um padrão reprodutivo estável, ajustando-se principalmente à sazonalidade natural de secas e cheias, característico para espécies amazônicas (Oliveira & Isaac, 2013; Silva et al., 2023).

Apesar da espermatoγόnese ser amplamente estudada em diversos grupos de teleόsteos, na família Hemiodontidae ela permanece pouco conhecida, sobretudo em ambientes impactados por barramentos. Essa lacuna limita a compreensão dos mecanismos reprodutivos e das respostas adaptativas dessas espécies às variações ambientais impostas pela regulação hidrolόgica. Nesse contexto, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a organização testicular, a espermatoγόnese, e morfologia espermática de *H. unimaculatus* na região da Usina Hidrelétrica de Tucuruí. Marabá-PA. Essa caracterização contribui para o entendimento da fisiologia reprodutiva da espécie, oferecendo subsídios para ações de manejo, conservação e monitoramento ambiental em sistemas amazônicos modificados.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Autorizações éticas

As coletas dos animais foram autorizadas pelo Instituto Chico Mendes de Proteção à Biodiversidade (ICMBio), agência brasileira de áreas protegidas, por meio do protocolo SISBIO 76321-1, e todos os procedimentos experimentais impostos aos animais foram aprovados pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Federal de Sul e Sudeste do Pará, (CEUA-UNIFESSPA, projeto número 23479.010692/2021–16, em conformidade com as diretrizes estabelecidas pelo Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal). (CONCEA). Um voucher representativo da espécie está depositado no Laboratório de Ictiologia do Grupo de Ecologia Aquática da Universidade Federal do Pará (PA), sob número de registro (GEA 778).

2.2 Coleta de dados

As coletas foram realizadas mensalmente, com auxílio de redes de emalhar de 5 cm de entrenós, utilizando o método de espera, entre outubro de 2021 e fevereiro de 2022, entre o segundo e terceiro dia da Lua Nova, período que os pescadores consideram ideal para a coleta dos animais, às margens do rio Tocantins, próximo à vila Tauiry (Fig. 1).

Os animais foram eutanasiados com choque térmico e armazenados em caixa de isopor com gelo até seu processamento. Eles tiveram seus dados biométricos aferidos (comprimento total [CT, cm] e comprimento padrão [CP, cm], além do peso corporal total [W, g] em balança analítica. Foi feita uma incisão ventro-longitudinal para coleta dos testículos, que foram fixados em solução de Karnovsky (paraformaldeído 4% e glutaraldeído 2% em tampão fosfato de Sorensen (0,1 M, pH 7,2)) por 24 h e armazenados até início do processamento histológico.

2.3 Caracterização histológica

Todo o material foi processado de acordo com protocolo padrão para análise em microscopia de luz (Cordeiro et al., 2019). Em suma, 25 amostras de testículos foram desidratadas em séries crescentes de etanol (70%, 80% e 95%, respectivamente) e submetidas ao procedimento de inclusão utilizando metacrilato glicol (Historesin, Leica). O material foi então seccionado em cortes de 3 µm em micrótomo rotativo manual (Lupetec MRP 2015) equipado com lâmina de aço (Lupetec). Os cortes foram corados com hematoxilina e eosina (HE) e

analisados ao microscópio óptico (Nikon, Eclipse). Imagens de alta resolução (4000×3000 pixels, 300 dpi) foram capturadas com câmera digital Samsung Galaxy S23 acoplada ao microscópio por adaptador universal (Optica) (Siqueira-Silva et al., 2025), e os estágios celulares foram descritos baseados em Schulz et al. (2010), Leal et al. (2009) e Rodrigues et al. (2015). A medida do diâmetro dos núcleos celulares foi realizada usando o programa ImageJ/FIJI versão 1.54m (Schindelin et al., 2012). Duzentos núcleos foram medidos para cada tipo de espermatogônia, espermatócito e espermátide. Para núcleos com morfologia não perfeitamente circular, foi adotado como critério o maior eixo nuclear, correspondente à maior extensão linear entre dois pontos opostos do contorno nuclear, a fim de evitar subestimação dimensional.

Os cortes semifinos (1-2 μm) foram obtidos em ultramicrotomo UCT (Leica Microsystems) acoplado com navalha de diamante (Diatome Histo, 6 mm). Eles foram coletados em gotas de água em lâminas de vidro previamente preparadas com polilisina. A coloração foi realizada com azul de toluidina a 0,125% em bórax a 0,25% e as imagens capturadas conforme já descrito.

2.4 Análise da espermiogênese e morfologia espermática

2.4.1 Microscopia óptica

Inicialmente, a região ventral dos machos foi limpa e seca com o auxílio de papeltoalha, para evitar a contaminação e ativação precoce dos espermatozoides. A coleta foi realizada em micropipeta de 100 μL (Olen), por pressão abdominal no sentido anteroposterior. A ponteira foi introduzida na papila urogenital e o sêmen coletado foi acondicionado em microtubos de 2 ml e conservado em isopor com gelo a 6°C.

Adicionaram-se 20 μL de sêmen fresco em lâmina histológica, em seguida, 20 μL de água destilada e 40 μL de corante Nigrosina-eosina (BOTUVITAL). Foram produzidas 12 lâminas semipermanentes, duas de cada animal, que foram vedadas com esmalte incolor e levadas ao microscópio óptico (BIOFOCUS EQUIPAMENTOS) em aumento de 400X, com câmera acoplada (EVEN) para a fotodocumentação. Foram selecionadas aleatoriamente 200 células de cada reprodutor e, com o auxílio do software ImageJ/FIJI versão 1.54m, mensurou-se o diâmetro da cabeça e o comprimento do flagelo dos espermatozoides.

2.4.2 Microscopia eletrônica de transmissão

Fragmentos transversais contendo 1 mm de espessura foram seccionados a partir da região medial dos testículos e fixados em glutaraldeído a 2,5% em tampão fosfato 0,1 M por 48 horas a 4°C. Essas amostras foram pós-fixadas e lavadas repetidamente por 2 h a 4°C em tetróxido de ósmio a 4% e desidratadas em uma série de acetona (30, 50, 70, 90, 95 e 100% de acetona por 15 min). Em seguida, foram incluídas em resina (Polybed 812). Uma série de cortes ultrafinos foi obtida utilizando um ultramicrotomo UCT (Leica), corados duplamente com acetato de uranila e citrato de chumbo, e observada em microscópio eletrônico de transmissão (JEOL) operado a 80 kV.

2.5 Análises estatísticas

Os dados obtidos por meio de medição foram analisados por testes de Kolmogorov-Smirnov e de Levene para verificação dos pressupostos de normalidade e homocedasticidade, respectivamente. Em seguida, as diferenças significativas foram investigadas por meio do teste de Kruskal-Wallis, e as diferenças entre pares foram verificadas pelo teste de Dunn. Os testes foram realizados com o auxílio do software R (v.4.3.2), com nível de significância de 5% ($p < 0,05$). Os resultados foram apresentados como média $\pm$ desvio padrão, mediana e quartil.

3 RESULTADOS

3.1 Espermatogênese

Em *H. unimaculatus* os testículos são órgãos pares, alongados e de coloração esbranquiçada (durante a época reprodutiva), que se estendem dorsalmente por toda a extensão da cavidade corporal e estão conectados à parede dorsal do corpo através do mesórquio. Os testículos unem-se caudalmente para formar um único ducto espermático que termina na papila urogenital. Os túbulos seminíferos são do tipo tubular anastomosado (Fig. 2a), com distribuição irrestrita de espermatogônias (Fig. 2b) e diferentes tipos de cistos de células germinativas distribuídas ao longo do epitélio seminífero.

A espermatogênese foi subdividida de acordo com o estágio das células germinativas dentro do epitélio germinativo. As características morfológicas das células germinativas permitiram a identificação de quatro tipos de espermatogônias, cinco estágios de espermatócitos e três tipos de espermátides.

3.2 Espermatogônias (Fase proliferativa)

As espermatogônias foram diferenciadas de acordo com a forma do núcleo, a condensação da cromatina, quantidade de nucléolos e tamanho celular. Os tipos encontrados são:

Espermatogônia indiferenciada tipo A* (Aund.*): são células isoladas e dispersas por todo o epitélio germinativo, mas encontradas, principalmente, próximas à túnica albugínea e aos vasos sanguíneos. Seu núcleo apresenta formato irregular e alongado, pouco basofílico e com um ou dois nucléolos bem evidenciados (Fig. 3a). O diâmetro médio é de $8,55 \pm 1,00 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatogônia indiferenciada tipo A (Aund.): também são células isoladas e dispersas por todo o epitélio germinativo, porém, são menores que as anteriores. Essas células apresentam núcleo arredondado e basófilo com diâmetro médio de $7,81 \pm 0,82$

μm (Fig. 4). Neste tipo espermatogonial, o nucléolo é bem evidenciado (Fig. 3b).

Espermatogônia diferenciada tipo A (Adiff.): diferentemente das células anteriores, as espermatogônias diferenciadas tipo A agrupam-se em duas ou mais células em um cisto. O núcleo é redondo, apresentando cromatina pouco condensada e apenas um nucléolo evidenciado (Fig. 3c). O diâmetro médio do núcleo desse tipo de espermatogônia é de $6,21 \pm 0,59 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatogônia tipo B (SpgB): essas células também se agrupam em cistos e são as últimas células germinativas a passar por divisões mitóticas durante a espermatogênese. Seu núcleo é mais redondo, mostrando um aumento na quantidade de material heterocromático espalhado e os nucléolos são bem evidenciados (Fig. 3d). O diâmetro nuclear médio desse tipo de espermatogônia é de $5,60 \pm 0,80 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

A fase meiótica, também chamada de espermatocitária, inicia-se após a diferenciação da espermatogônia B em espermatócito primário.

3.3 Fase meiótica

Nesse processo, os espermatócitos foram encontrados em diferentes estágios da meiose e foram distinguidos principalmente por suas características nucleares, como tamanho, condensação e arranjo cromossômico.

Espermatócitos em leptóteno/zigóteno (L/Z): apresentam núcleo arredondado com eurocromatina dispersa, mais clara (Fig. 3e). O diâmetro nuclear médio desse tipo de espermatócito é de $5,36 \mu\text{m} \pm 0,66 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatócitos em paquíteno (P): são menores que os leptóteno/zigóteno, apresentam núcleo mais denso e contêm cromossomos heterocromáticos se apresentando como linhas grossas da periferia para a parte central do núcleo (Fig. 3f). O diâmetro nuclear médio é de $5,22 \pm 0,66 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatócitos em diplóteno (D): são facilmente caracterizados pela identificação das cromátides que estão na extremidade do núcleo (Fig. 3g). O diâmetro nuclear médio é de $4,89 \pm 0,63 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatócitos em metáfase (M): apresentam cromossomos fortemente condensados e intensamente corados, dispostos no plano equatorial e citoplasma claro (Fig. 3h). O diâmetro nuclear médio é de $4,88 \pm 0,84 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermatócitos secundários (S): são encontrados ao término da primeira divisão meiótica e foram caracterizados por seu núcleo arredondado e cromatina densa, além de apresentarem menor diâmetro em relação aos primários (Fig. 3i). Esse tipo de espermatócito é menos frequente porque entra rapidamente na meiose II. O diâmetro nuclear médio é de $3,01 \pm 0,36 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

3.4 Espermiogênese

Após os espermatócitos secundários passarem pela segunda divisão meiótica, originam-se as espermátides, iniciando-se a fase espermiogênica, também chamada de fase de diferenciação, que nesta espécie pode ser observada em três estágios de desenvolvimento: espermátides iniciais, intermediárias e finais. Essa classificação se baseia no aumento da compactação nuclear e do espaço entre as espermátides dentro dos cistos (que reflete a eliminação de citoplasma residual e a formação de flagelo).

Espermátide inicial (St1): são menores que as espermatogônias e espermatócitos e estão comprimidas dentro dos cistos. Apresenta um núcleo mais arredondado e condensado em comparação com as células anteriores (Fig. 3j). Seu núcleo apresentou grande redução no diâmetro, medindo $2,36 \pm 0,38 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermátide intermediária (St2): são menores que as anteriores, e o núcleo é mais comprimido, arredondado (Fig. 3k). O diâmetro médio do núcleo desse tipo de espermátide é de $2,30 \pm 0,34 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

Espermátide final (St3): são as menores células da linhagem espermiogênica e, conseqüentemente, de todo o processo de espermatogênese antes do espermatozoide. Devido à

geração do flagelo e à eliminação dos resíduos citoplasmáticos, há um aumento do espaçamento entre essas células no interior dos cistos (Fig. 3l). Seu núcleo é muito condensado e o diâmetro médio é de $2,19 \pm 0,31 \mu\text{m}$ (Fig. 4).

3.5 Morfologia espermática

Os espermatozoides de *H. unimaculatus* são compostos por cabeça, peça intermediária e flagelo único (Fig. 5a). A cabeça apresentou formato predominantemente arredondado, com cromatina altamente condensada, e eletrodensa, com diâmetro médio de $2.064 \mu\text{m} \pm 0,39 \mu\text{m}$, e ausência de estruturas que sugiram a presença de acrosso. No contorno nuclear, voltado para a peça intermediária, há uma depressão mediana em posição centralizada, chamada fossa nuclear (Fig. 5c) que acomoda o flagelo único e longo (comprimento médio de $30,690 \pm 0,37 \mu\text{m}$). O flagelo estende-se posteriormente, inserido perpendicularmente em relação ao núcleo (Fig. 5a-c). Apresenta o arranjo de axonema clássico, com conformação dos microtúbulos com 9 pares periféricos e uma dupla central (9+2) (Fig. 5d). A maior parte do citoplasma se concentra na região que circunda o canal citoplasmático, formando a peça intermediária que contém mitocôndrias arredondadas, além da presença de pequenas vesículas citoplasmáticas (Fig. 5c).

4 DISCUSSÃO

A espermatogênese em *H. unimaculatus* apresentou um conjunto de características estruturais e celulares típicas de teleósteos, incluindo organização testicular do tipo tubular anastomosada, espermatogênese cística com distribuição irrestrita de espermatogônias ao longo do epitélio germinativo, diversidade de tipos de espermatogônias e estágios meióticos, além de espermatozoides com cabeça arredondada, flagelo alongado e ausência de acrosso.

Os testículos do tipo tubular anastomosado observados corroboram as descrições de Parenti & Grier (2004) e de Siqueira-Silva et al. (2019), que propõem esse tipo testicular como um caráter sinapomórfico presente nos táxons mais basais de teleósteos. A distribuição das espermatogônias ao longo de todo o epitélio germinativo, confirma a natureza irrestrita da espermatogênese em *H. unimaculatus*, e esse padrão está de acordo com a classificação proposta para este tipo de conformação testicular, semelhante ao que já foi descrito para outras espécies de Characiformes, como *Copella arnoldi* (Cordeiro et al., 2022), *Serrapinnus kriegi* (Felicio et al., 2023), e *Leporinus macrocephalus* (Muñoz et al., 2011). Ademais, a presença de quatro tipos

distintos de espermatogônias (Aund*, Aund, Adiff e SpgB) e de múltiplos estágios meióticos indica um processo contínuo de renovação celular, capaz de sustentar períodos de atividade reprodutiva. Esse é um processo bastante conservado entre as espécies de teleósteos (Nóbrega et al., 2009), como no curimatá *Prochilodus lineatus* (de Melo Dias et al., 2017), na corvina amarela *Larimichthys crocea* (Zhou et al., 2025) e na piaba *Psalidodon xavante* (de Oliveira et al., 2025).

A espermatogênese cística de *H. unimaculatus*, em que células germinativas se desenvolvem de forma sincrônica dentro de cada cisto, sustentadas por células de Sertoli, até a formação de espermatozoides viáveis e funcionais que são liberados no lúmen testicular, também é um padrão amplamente característico e disseminado em peixes teleósteos, como os lambaris *Astyanax altiparanae* (Rodrigues et al., 2015), *Astyanax bimaculatus* (Cordeiro et al., 2019) e a espécie marinha *Larimichthys crocea* (Zhou et al., 2025). Esse tipo de espermatogênese é considerado altamente eficiente, pois garante a sincronia no desenvolvimento das células germinativas, que são nutridas pelas células de Sertoli, dentro de cada cisto (Batlouni et al., 2009; Siqueira-Silva et al., 2019). As células de Sertoli regulam o microambiente cístico e controlam a produção e liberação coordenada dos espermatozoides. Esse arranjo permite uma produção massiva de gametas em ciclos curtos, característica crucial para espécies com fecundação externa, em que é necessário liberar grandes quantidades de espermatozoides para aumentar as chances de fertilização no ambiente aquático. Além disso, a compartimentalização em cistos reduz a competição por recursos entre estágios distintos de desenvolvimento celular, assegurando a maturação ordenada, evitando interferências entre células germinativas imaturas e maduras (Grier, 1981). Em termos evolutivos, essa organização testicular é vista como um fator determinante do sucesso reprodutivo dos teleósteos, que representam o grupo mais diverso de vertebrados aquáticos.

Do ponto de vista da espermiogênese, o espermatozoide de *H. unimaculatus* pode ser classificado como tipo III. Esta classificação leva em consideração o posicionamento perpendicular do flagelo em relação a cabeça, com ausência de rotação nuclear (Quaggio-Grassiotto & Oliveira, 2008; Siqueira-Silva et al., 2024). Esse tipo de espermatozoide é o mais raro entre os teleósteos, sendo descrito pela primeira vez apenas nos anos 2000 para o Siluriformes *Sorubim lima* (Quaggio-Grassiotto & Carvalho, 2000), e, posteriormente, em 2008 por Quaggio-Grassiotto & Oliveira, em *Pimelodus maculatus* e *Pseudoplatystoma fasciatum*.

Todas pertencentes à família Pimelodidae. Embora, Gusmão-Pompiani et al. (2009) destacarem o espermatozoide do tipo I como típico da ordem Characiformes, espécies da família Lebiasinidae apresentaram o tipo II (Santana et al., 2013), salientando a variabilidade de formas que os peixes com fertilização externa apresentam, incluindo um tipo intermediário entre os espermatozoides do tipo I e II, cuja rotação nuclear é iniciada, mas não finalizada, sendo definida como incompleta (Burns et al., 2009). Quagio-Grassiotto & Oliveira (2008), ressaltam ainda, a falta de dados sobre a espermiogênese e os espermatozoides de muitas famílias de Siluriformes, dificultando o entendimento sobre a espermiogênese nessa ordem. Da mesma forma, a falta de informações e descrições morfológicas da espermiogênese e espermatozoides da família Hemiodontidae limita as discussões sobre esse tipo para a espécie. Essa variação sugere diversidade morfofuncional dentro da ordem e indica que os padrões de espermiogênese podem carregar caracteres filogenéticos relevantes (Jamieson 1991).

A cabeça arredondada e flagelo longo são características similares às descrições em espécies como os Characiformes *Astyanax altiparanae* (Dos Santos et al., 2016), *Moenkhausia oligolepis* (Rodrigues et al., 2020), *Brycon orbignyanus* (Murgas et al., 2017), *Paracheirodon axelrodi* (Mirande et al., 2022), sendo consideradas típicas de espécies com fertilização externa (Mattei, 1991). A presença de um único flagelo, associada à ausência de acrossoma caracteriza o espermatozoide de *H. unimaculatus* como espermatozoide do tipo básico predominante entre teleósteos, conhecido como espermatozoide aquasperm anacrosomal único (Jamieson, 1991). A ausência de acrossomo em *H. unimaculatus* não compromete a penetração no oócito, visto que a ativação espermática ocorre imediatamente após o contato com a água e a fecundação ocorre em ambiente aquático, não dependente de mecanismos enzimáticos de digestão, mas sim da motilidade flagelar e de interações eletrostáticas com a micrópila do oócito. Essa conformação estrutural é considerada uma adaptação evolutiva que favorece a produção de espermatozoides altamente eficientes, capazes de apresentar motilidade rápida e direcionada, maximizando a chance de fertilização em ambientes externos e de alta diluição.

O comprimento do flagelo pode variar dependendo do comportamento e a estratégia reprodutiva da espécie. Flagelos longos (como em *H. unimaculatus*) podem otimizar deslocamento e potencialmente aumentar o sucesso reprodutivo, especialmente em cenários de competição espermática (Siqueira-Silva et al., 2024; Taborsky, 1998). Em algumas espécies, expansões laterais denominadas “aletas” podem estar presentes (Jamieson, 1991; Mattei, 1991),

como em ciclídeos, a exemplo de *Cichla kelberi* (de Siqueira-Silva et al., 2012). Entretanto, tais estruturas não foram observadas em *H. unimaculatus*, indicando padrão morfológico basal.

A identificação detalhada dos estágios celulares, da morfologia espermática e a quantificação de suas dimensões oferecem subsídios valiosos para o monitoramento reprodutivo e para a detecção precoce de distúrbios gonadais causados por fatores antrópicos, como poluição química, alteração térmica e eutrofização. Além disso, esses dados podem ser incorporados em programas de reprodução artificial e manejo de estoques, aumentando a eficiência de repovoamentos e a conservação da espécie.

5 CONCLUSÃO

Esta é a primeira descrição detalhada da espermatogênese e da morfologia espermática para *Hemiodus unimaculatus* e para a família Hemiodontidae, ampliando o conhecimento comparativo sobre a biologia reprodutiva de Characiformes e oferecendo base morfofuncional para futuras investigações filogenéticas, ecofisiológicas e aplicadas.

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, Elizabeth P. et al. Fragmentation of Andes-to-Amazon connectivity by hydropower dams. **Science Advances**, v. 4, n. 1, p. eaa01642, 2018.
- BATLOUNI, Sérgio Ricardo; NÓBREGA, R. H.; FRANÇA, L. R. Cell junctions in fish seminiferous epithelium. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 35, n. 1, p. 207-217, 2009.
- BURNS, John R.; QUAGIO-GRASSIOTTO, Irani; JAMIESON, Barrie G. M. Ultrastructure of spermatozoa: Ostariophysi. In: JAMIESON, Barrie G. M. (ed.). **Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes)**. Boca Raton: CRC Press, 2009. p. 287-388.
- CORDEIRO, J. G.; MAXIMINO, C.; SIQUEIRA-SILVA, D. H. Histological staining of fish gonadal tissue. **Protocols**, 2019.
- CORDEIRO, J. G. et al. Reproductive biology of the Amazonian amphibian fish the splash tetra *Copella arnoldi* with emphasis to histological characterization. **Acta Zoologica**, 2022.
- CORDEIRO, J. G. et al. Reproductive cycle of the tetra *Astyanax bimaculatus* (Characiformes: Characidae) collected in Amazonian streams. **Zygote**, v. 28, n. 1, p. 37-44, 2020.
- DE ASSIS, Thara Santiago et al. Influence of environmental factors on reproduction of the invasive Gulf toadfish *Opsanus beta* (Teleostei: Batrachoididae) in a subtropical estuary. **Discover Environment**, v. 2, n. 1, p. 7, 2024.

DE MELO DIAS, Gisele Cristiane et al. Spermatogonia, germline cells, and testicular organization in the characiform *Prochilodus lineatus* studied using histological, stereological, and morphometric approaches. **The Anatomical Record**, v. 300, n. 3, p. 589-599, 2017.

DE MÉRONA, Bernard; MENDES DOS SANTOS, Geraldo; GONÇALVES DE ALMEIDA, Raimunda. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. **Environmental Biology of Fishes**, v. 60, n. 4, p. 375-392, 2001.

DE SIQUEIRA-SILVA, D. H. et al. Ultrastructural analysis of spermiogenesis in the neotropical cichlid *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 (Perciformes: Cichlidae). **Journal of Applied Ichthyology**, v. 28, n. 6, p. 878-882, 2012.

DE SIQUEIRA-SILVA, Diógenes Henrique; DA SILVA RODRIGUES, Maira; NÓBREGA, Rafael Henrique. Testis structure, spermatogonial niche and Sertoli cell efficiency in Neotropical fish. **General and Comparative Endocrinology**, v. 273, p. 218-226, 2019.

DE OLIVEIRA, Sergio Marcelino et al. Testicular morphology of the teleost fish *Psalidodon xavante* (Garutti & Venere, 2009): insights from light and transmission electron microscopy. **Zoomorphology**, v. 144, n. 3, p. 1-10, 2025.

DOS SANTOS, Matheus Pereira et al. Morphology of gametes, post-fertilization events and the effect of temperature on the embryonic development of *Astyanax altiparanae* (Teleostei, Characidae). **Zygote**, v. 24, n. 6, p. 795-807, 2016.

FELICIO, G. R. et al. Gonadal characterization of the Amazonian fish *Serrapinnus kriegi* (Characidae: Cheirodontinae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 83, p. e249158, 2023.

GRIER, Harry J. Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. **American Zoologist**, v. 21, n. 2, p. 345-357, 1981.

JAMIESON, Barrie G. M.; LEUNG, L. K.-P. **Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa: with a survey of lophophorate, echinoderm and protochordate sperm and an account of gamete cryopreservation**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

LATRUBESSE, Edgardo M. et al. Damming the rivers of the Amazon basin. **Nature**, v. 546, n. 7658, p. 363-369, 2017.

LEAL, M. C. et al. Histological and stereological evaluation of zebrafish (*Danio rerio*) spermatogenesis with an emphasis on spermatogonial generations. **Biology of Reproduction**, v. 81, n. 1, p. 177-187, 2009.

MARTINS, J. C. et al. Spatial and temporal variation in the population structure of the halftooth, *Hemiodus unimaculatus*, in the Tucuruí reservoir on the lower Tocantins River in eastern Brazilian Amazonia. **Boletim do Instituto de Pesca**, p. e336-e336, 2018.

MATTEI, X. **Spermiogenèse comparée des poissons**. In: Comparative spermatology. 1970.

MATTEI, Xavier. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implications in fishes. **Canadian Journal of Zoology**, v. 69, n. 12, p. 3038-3055, 1991.

MIGAUD, Hervé; DAVIE, Andrew; TAYLOR, J. F. Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 1, p. 27-68, 2010.

MUÑOZ, Mario Esteban et al. Testicular structure and description of the seminal pathway in *Leporinus macrocephalus* (Anostomidae, Teleostei). **Micron**, v. 42, n. 8, p. 892-897, 2011.

MIRANDE, Juan Marcos et al. Sperm phylogeny of Characidae (Teleostei, Characiformes). **Zoologica Scripta**, v. 52, n. 2, p. 117-135, 2023.

MURGAS, Luis David Solis et al. Ultrastructural and morphometric analysis of gametes in neotropical teleost fishes. **Journal of Fisheries Sciences**, v. 1, p. 56-61, 2017.

NÓBREGA, R. H.; BATLOUNI, S. R.; FRANÇA, L. R. An overview of functional and stereological evaluation of spermatogenesis and germ cell transplantation in fish. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 35, n. 1, p. 197-206, 2009.

OLIVEIRA, A. G.; ISAAC, V. J. Floodplain fish assemblages in the Amazon estuary: relationship to habitat characteristics. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, n. 2, p. 361-373, 2013.

PARENTI, Lynne R.; GRIER, Harry J. Evolution and phylogeny of gonad morphology in bony fishes. **Integrative and Comparative Biology**, v. 44, n. 5, p. 333-348, 2004.

PARENTI, Lynne R. **Reproductive Biology and Phylogeny of Fishes (Agnathans and Bony Fishes)**. Enfield: Science Publishers, 2010.

QUAGIO-GRASSIOTTO, I.; CARVALHO, E. D. Ultrastructure of *Sorubim lima* (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) spermiogenesis. **Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology**, v. 32, n. 4, p. 629-633, 2000.

QUAGIO-GRASSIOTTO, Irani; OLIVEIRA, Claudio. Sperm ultrastructure and a new type of spermiogenesis in two species of Pimelodidae, with a comparative review of sperm ultrastructure in Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi). **Zoologischer Anzeiger**, v. 247, n. 1, p. 55-66, 2008.

GUSMÃO-POMPIANI, Priscila et al. Spermiogenesis and spermatozoa ultrastructure in the Serrasalminae (Ostariophysi: Characiformes) with further evidence on the relationships of the piranhas and pacus. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, n. 3, p. 385-394, 2009.

RODRIGUES, Jeane et al. Seminal characterization of the Amazonian fire-eye tetra *Moenkhausia oligolepis* (Günther, 1864). **Zygote**, v. 28, n. 6, p. 453-458, 2020.

RODRIGUES, M. D. S. et al. Spermatogenesis in the yellowtail tetra *Astyanax altiparanae*: a histological analysis with emphasis on spermatogonial and spermatid types. **Boletim do Instituto**

de Pesca, p. 697-705, 2015.

SANTANA, Júlio César de O. et al. Sperm characteristics as additional evidence of close relationship between Lebiasina and Piabucina (Characiformes: Lebiasinidae: Lebiasininae). **Neotropical Ichthyology**, v. 11, p. 573-579, 2013.

SCHINDELIN, Johannes et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 676-682, 2012.

SCHULZ, Rüdiger W.; MIURA, Takeshi. Spermatogenesis and its endocrine regulation. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 26, n. 1, p. 43-56, 2002.

SCHULZ, R. W. et al. Spermatogenesis in fish. **General and Comparative Endocrinology**, v. 165, n. 3, p. 390-411, 2010.

SIQUEIRA-SILVA, Diógenes Henrique de et al. Reproductive cycle of the Neotropical cichlid yellow peacock bass *Cichla kelberi*: a novel pattern of testicular development. **Neotropical Ichthyology**, v. 11, p. 587-596, 2013.

SIQUEIRA-SILVA, Diógenes H. et al. Gonads and gametes of South American Neotropical species. In: **Cryobiology for South American Neotropical Fish Species**. CRC Press, 2024. p. 96-117.

SIQUEIRA-SILVA, Diógenes et al. Alternative protocol for the histological preparation of animal tissues. **Tissue and Cell**, v. 95, p. 102841, 2025.

TABORSKY, Michael. Sperm competition in fish: bourgeois males and parasitic spawning. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 13, n. 6, p. 222-227, 1998.

VAZZOLER, A. E. A. M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: Universidade Estadual de Maringá, 1996.

VIGOYA, Angel Andrés Arias et al. Structural and functional insights into spermatogenesis and Sertoli cell plasticity in adult common carp (*Cyprinus carpio*). **Theriogenology**, p. 117574, 2025.

VILELA, D. A. R. et al. Spermatogenesis in teleost: insights from the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) model. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 28, n. 1, p. 187-190, 2003.

VILLAMARÍN, Francisco et al. Temporal uncoupling between energy acquisition and allocation to reproduction in a herbivorous-detritivorous fish. **PLoS One**, v. 11, n. 3, p. e0150082, 2016.

ZHOU, Y. et al. Morphological characterization of spermatogenesis and spermatogonial stem cells in *Larimichthys crocea*, a seasonal breeding teleost. **Biology of Reproduction**, v. 112, n. 6, p. 1185-1199, 2025.

APÊNDICE A – Mapa dos pontos de coleta de *Hemiodus unimaculatus*

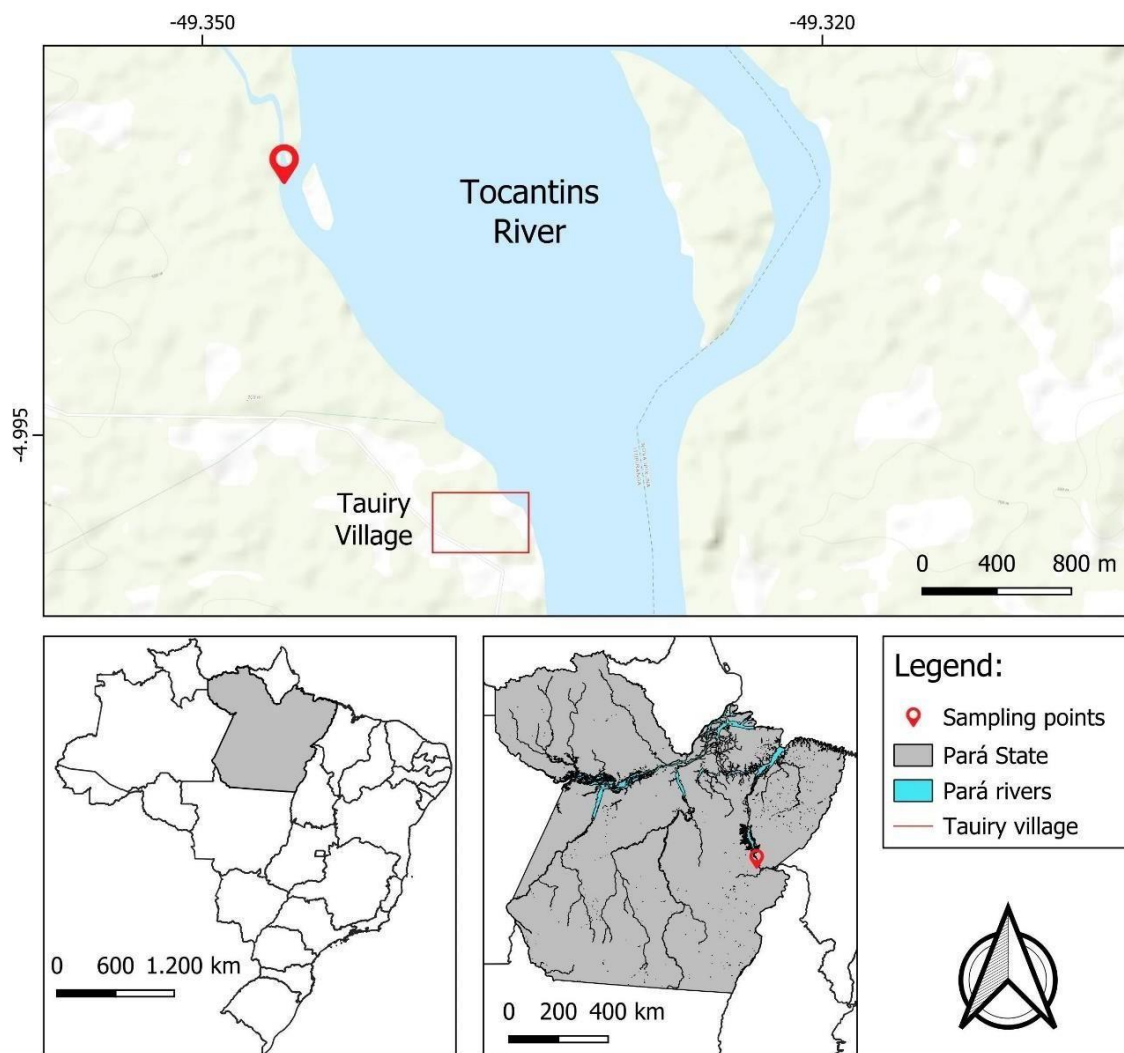


Figura 1. Área dos pontos de coleta dos espécimes de *Hemiodus unimaculatus* no Rio Tocantins - PA.

APÊNDICE B – Histologia dos túbulos seminíferos de *Hemiodus unimaculatus*

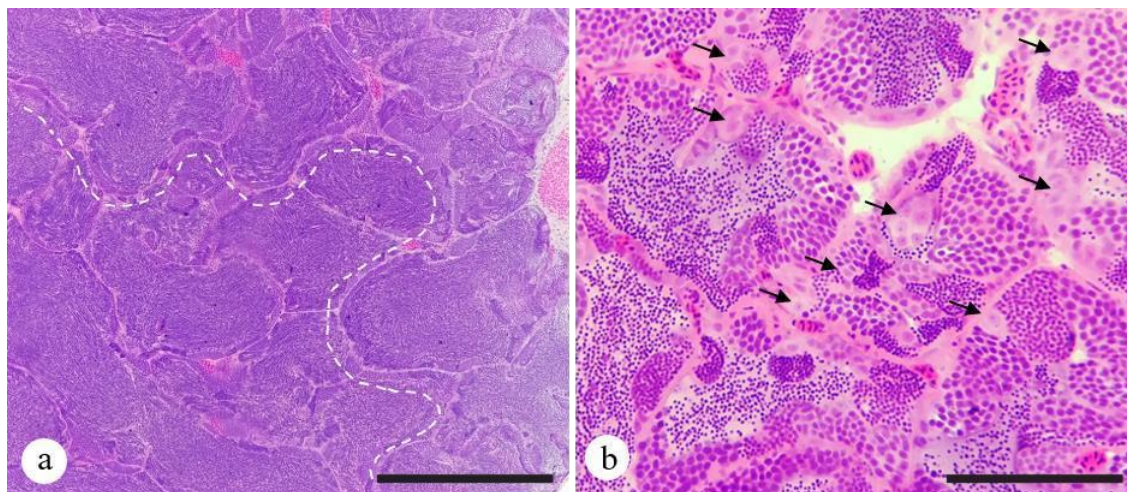


Figura 2. Túbulos seminíferos do tipo tubular anastomosado, as linhas tracejadas mostram as anastomoses do compartimento germinativo (a) e distribuição irrestrita das espermatogônias (seta) no epitélio germinativo (b) de *Hemiodus unimaculatus*. Coloração: Hematoxilina e eosina. Barras de escala= a: 50 μm ; b:100 μm .

APÊNDICE C – Observação das células germinativas de *Hemiodus unimaculatus*

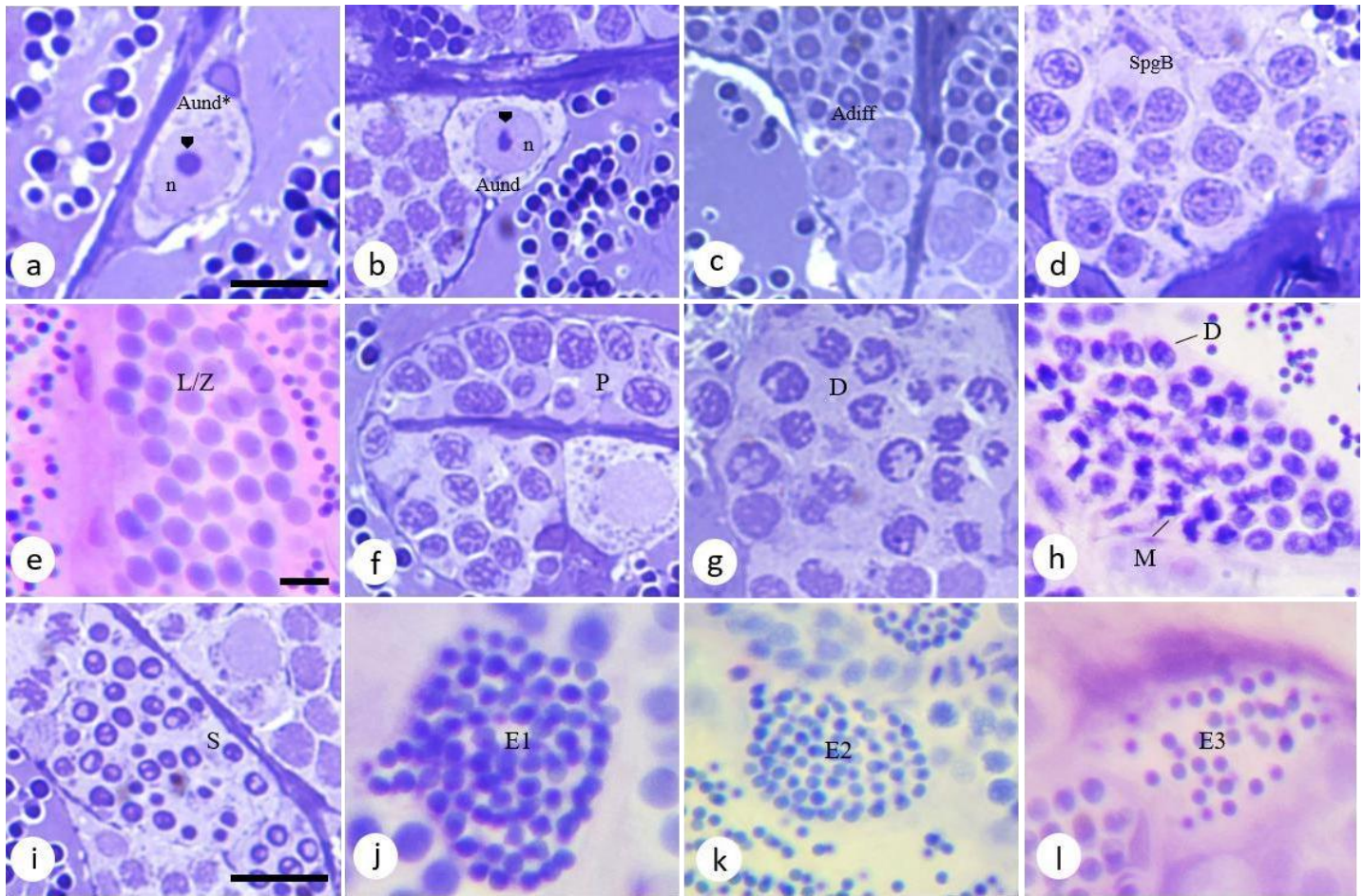


Figura 3. Diferentes estágios de células germinativas observados durante a espermatogênese em *Hemiodus unimaculatus*: a) espermatogônia indiferenciada tipo A* (Aund.*); b) espermatogônia indiferenciada tipo A (Aund.); c) espermatogônias diferenciadas tipo A (Adiff.); d) espermatogônias tipo B (SpgB); e-h) espermatócitos primários na transição de leptóteno para zigóteno (L/Z), paquíteno (P), diplóteno (D), figuras meióticas da primeira divisão meiótica (M); i) espermatócitos secundários; j-l) espermátides nos estágios inicial (E1), intermediário (E2) e final (E3) do desenvolvimento. N, núcleo; cabeça de seta, nucléolo. Coloração: Azul de Toluidina. Barras de escala = a-d: 10 µm; e-h: 5 µm; i-l: 10 µm.

APÊNDICE D – Diâmetro das células reprodutivas de *Hemiodus unimaculatus*

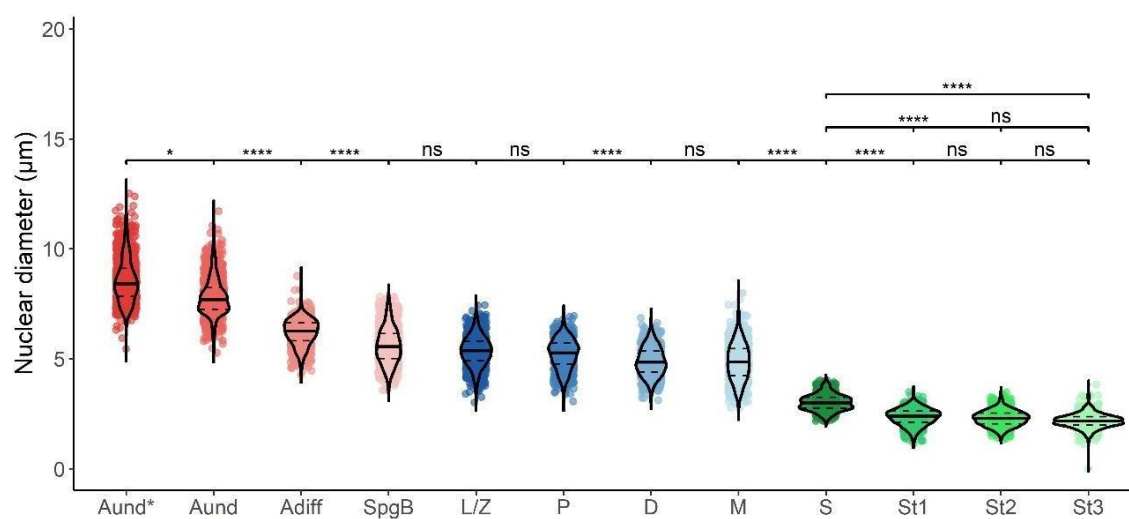


Figura 4. Gráficos de violino mostrando o diâmetro nuclear de células espermatogênicas em diferentes estágios de desenvolvimento na espermatogênese de *Hemiodus unimaculatus*. A mediana (linha preta contínua) e o quartil (linha preta pontilhada) são indicados para cada tipo celular.

APÊNDICE E – Microscopia do espermatozoide de *Hemiodus unimaculatus*

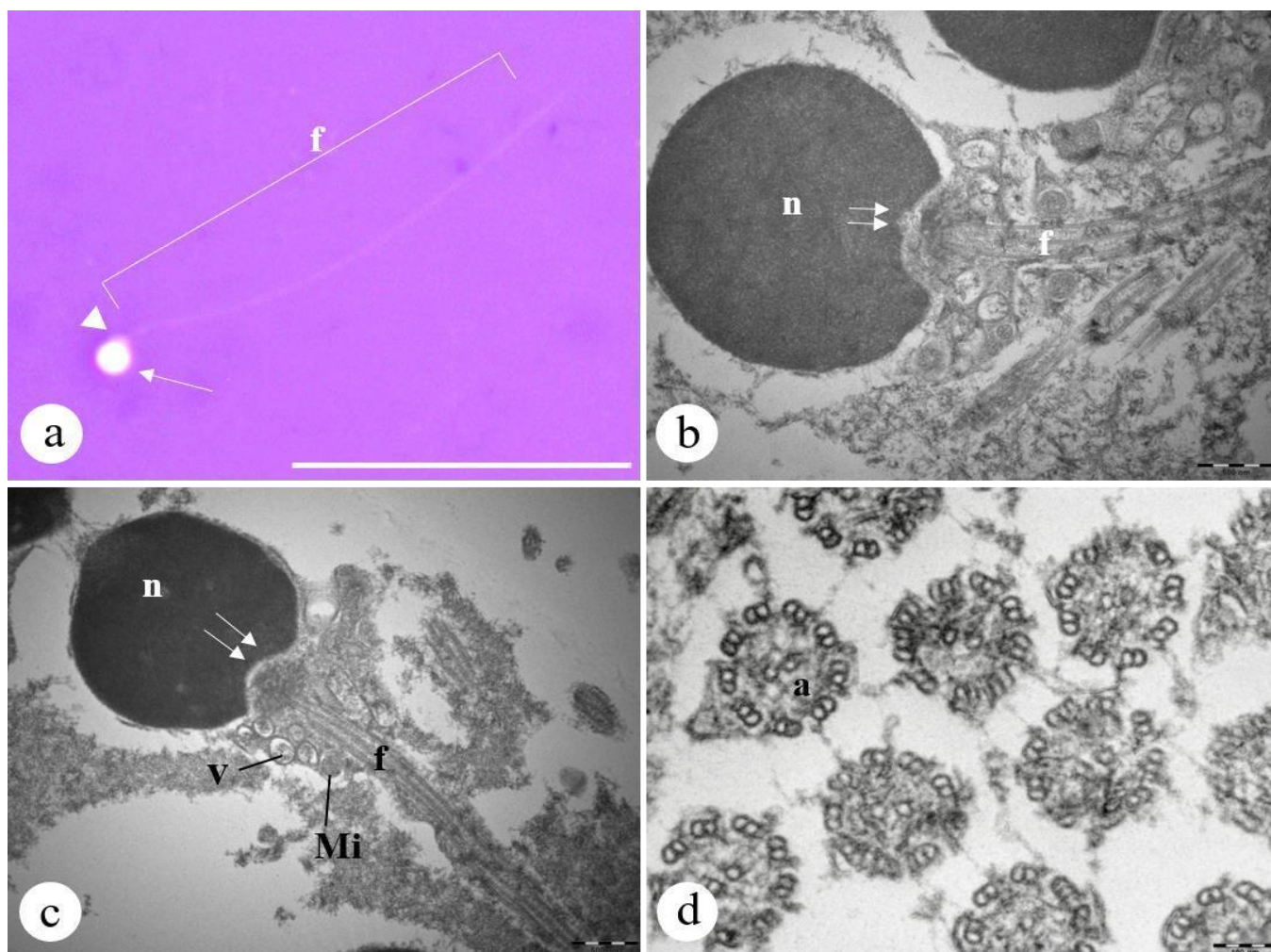


Figura 5. Espermatozoide de *Hemiodus unimaculatus* em microscopia de luz (a) e eletrônica de transmissão (b-d). (a) Vista geral da célula evidenciando a cabeça (seta) e o longo flagelo (f). (b) Ultraestrutura da espermatíde final, evidenciando núcleo (n) com cromatina densamente condensada e fossa nuclear (setas duplas) posicionada centralmente em sua base. (c) Ultraestrutura de espermatozoide contendo núcleo com cromatina densamente condensada, fossa nuclear (setas duplas), peça intermediária contendo mitocôndrias (Mi) e vesículas citoplasmáticas (v). (d) Secção transversal do flagelo, evidenciando a clássica conformação dos microtúbulos com 9 pares periféricos e uma dupla central. Cabeça de seta, peça intermediária, f, flagelo, a, axonema. Coloração (a): eosina nigrosina. Barra de escala: a: 25 µm; b, c: 500nm; d: 100nm.