



EVOLUÇÃO DOS CUIDADOS PARENTAIS E DA PARENTALIDADE EM PEIXES  
ÓSSEOS DA SUBCLASSE ACTINOPTERYGII: UMA ABORDAGEM FILOGENÉTICA

Ana Maria de Azambuja Farinha da Conceição Pereira Crespo

Tese submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor

Doutoramento em Biologia do Comportamento

2020





EVOLUÇÃO DOS CUIDADOS PARENTAIS E DA PARENTALIDADE EM PEIXES  
ÓSSEOS DA SUBCLASSE ACTINOPTERYGII: UMA ABORDAGEM FILOGENÉTICA

Ana Maria de Azambuja Farinha da Conceição Pereira Crespo

Tese orientada por Joana Isabel Espírito Santo Robalo

MARE – Marine and Environmental Sciences Centre, ISPA – Instituto Universitário, Lisboa,  
Portugal

Tese submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor

Doutoramento em Biologia do Comportamento

2020

**2020**

Tese apresentada para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor em Biologia do Comportamento, realizada sob a orientação de Joana Isabel Espírito Santo Robalo, apresentada no ISPA – Instituto Universitário no ano de 2020

## **Agradecimentos**

Agradeço, em primeiro lugar, à Professora Joana Robalo a excelente orientação, tudo o que me ensinou para a tese e para além da tese; o imenso apoio que me deu ao longo de todo o percurso, nomeadamente em momentos mais difíceis, sem o que teria sido impossível a conclusão deste trabalho.

Estou igualmente muito grata ao André Levy, pela extrema disponibilidade que sempre teve para me ajudar com as árvores filogenéticas, por tudo o que me ensinou com a enorme generosidade que lhe é característica. Sem a ajuda dele, também não teria chegado ao final desta etapa.

Agradeço ainda à Direcção do Curso a aceitação da minha candidatura, proporcionando-me, nesta fase da vida, mais uma oportunidade para continuar a procurar conhecer mais.

Aos colegas da "toca", Ana, Carla, Sara, Cristina, Fred, Pedro, um muito obrigada pelo carinho com que me acolheram e pelo apoio que me deram, semana após semana, incitando-me a prosseguir.

Por fim, agradeço à minha família, particularmente aos meus filhos, e aos meus amigos, que sempre me apoiaram nesta caminhada.

**Palavras-chave**

Actinopterygii; Cuidados parentais; Parentalidade; Mapeamento de caracteres

**Keywords**

Actinopterygii; Parental care; Parenting; Character mapping

**Categorias de Classificação da tese**

PsycINFO Classification Categories and Codes:

2400 Animal Experimental & Comparative Psychology

2440 Social & Instinctive Behavior

2500 Physiological Psychology & Neuroscience

2510 Genetics

## Resumo

Os cuidados parentais referem-se ao investimento pós-fertilização realizado pelo(s) progenitor(es), que possibilita o aumento da sobrevivência e do sucesso reprodutor dos descendentes, enquanto a parentalidade diz respeito ao(s) sexo(s) cuidador(es). A subclasse Actinopterygii exhibe considerável diversidade de comportamentos parentais, encontrando-se igualmente presentes todas as formas de parentalidade. Os estudos filogenéticos da evolução dos cuidados parentais são escassos, assentando alguns na parentalidade, com resultados contraditórios entre estudos. A abordagem filogenética actual consiste no mapeamento de caracteres em filogenias, através da associação dos estados dos caracteres aos taxa terminais, permitindo a reconstituição histórica da evolução dos caracteres, mediante a utilização de "software" adequado (e.g., Mesquite). Foram conduzidos alguns mapeamentos de cuidados parentais e de parentalidade em filogenias aos níveis da família e do género, tal como foi mapeada a parentalidade numa filogenia da subclasse Actinopterygii, não sendo porém conhecido à escala global nenhum estudo de mapeamento de cuidados parentais.

A presente dissertação pretendeu, através do mapeamento de caracteres, testar um conjunto de hipóteses, de acordo com as quais, a guarda evoluiu da ausência de cuidados parentais e originou independentemente a incubação oral e o transporte externo de ovos, tendo a parentalidade evoluído direccionalmente através da sequência de transições «ausência de parentalidade, uniparentalidade masculina, biparentalidade, uniparentalidade feminina» (i.e., modelo "stepping-stone"). Foi recolhida e compilada informação respeitante aos cuidados parentais e à parentalidade numa base de dados compreendendo 389 famílias. Da análise da base de dados, constatou-se a presença de cuidados parentais em 23,9 % das famílias amostradas, nas quais a guarda e a uniparentalidade masculina constituíram as formas predominantes de cuidados parentais e de parentalidade, respectivamente. Os caracteres em estudo foram mapeados em três filogenias moleculares, incidindo nos seguintes taxa: coorte Osteoglossomorpha, ordem Siluriformes e subclasse Actinopterygii. Na subclasse em estudo, os cuidados parentais e a parentalidade evoluíram de ancestrais sem cuidados parentais nem parentalidade. Ao nível global, a transição do estado ancestral para a guarda, bem como a transição do estado ancestral para a uniparentalidade masculina foram as mais observadas, tendo as restantes registado ocorrências minoritárias. Relativamente à evolução dos cuidados parentais, os dados apoiaram a origem da incubação oral na guarda, ao passo que o transporte externo de ovos evoluiu da guarda e directamente do estado ancestral, sugerindo a não existência de um padrão evolutivo único. No que diz respeito à evolução da parentalidade, os dados não apoiaram o modelo stepping-stone, não tendo sido observada a sequência predita completa. Apenas foram registadas cinco a sete sequências transicionais «estado ancestral, uniparentalidade masculina, biparentalidade», não tendo sido apoiada a assunção da biparentalidade como estado intermédio entre a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina. Adicionalmente, a evolução da parentalidade revelou uma diversidade de transições entre estados superior àquela observada na evolução dos cuidados parentais, sugerindo a não existência de um padrão sequencial evolutivo único aplicável à subclasse Actinopterygii. A congruência, geralmente observada, entre estados inferidos de cuidados parentais e de parentalidade para as famílias não documentadas sugeriu o interesse do mapeamento de caracteres no fornecimento de dados relativos a estas famílias.

## Abstract

Parental care refers to the form of post-fertilization investment that enhances survival and reproductive success of caregiver's progeny, while parenting concerns the caregiver's sex. Actinopterygian fishes display considerable diversity of parental behaviors, and include all forms of parenting. Phylogenetic studies on the evolution of parental care are scarce; some of them were based on the caregiver's sex, and have produced conflicting results among studies. The current phylogenetic approach consists of mapping characters on phylogenies, by associating character states to terminal taxa, which allows the historical reconstruction of character evolution, by using appropriate software (e.g., Mesquite). Few studies tracing parental care and parenting traits on phylogenies at the family and genus level were conducted; parenting categories were traced upon a phylogeny of the subclass Actinopterygii; conversely, parental care states were not mapped at the subclass level.

The present dissertation aimed to test a suite of hypotheses, by performing character mapping. According to the aforementioned hypotheses, guarding behavior evolved from the absence of parental care and independently originated mouthbrooding and external egg carrying, whereas parenting traits experienced a directional evolution, through the transitional sequence «no parenting, uniparental male care, biparental care, uniparental female care» (i.e., stepping-stone model). Character information was retrieved and compiled into a database encompassing 389 actinopterygian families. The database analyses revealed the incidence of parental care and parenting in 23.9 % of the sampled families; also, in families displaying parental care, guarding and male-only care were recorded as prevailing forms of parental care and parenting, respectively. The study characters were traced on three molecular phylogenies concerning the following taxa: cohort Osteoglossomorpha, order Siluriformes and subclass Actinopterygii. In this subclass, parental care and parenting traits evolved from ancestors devoid of parental care or parenting. At the global level, the transition from the ancestral state to guarding, and that from the ancestral state to uniparental male care were the most observed ones, whereas the remaining transitions recorded low scores. Concerning the evolution of parental care, the data supported the evolution of mouthbrooding from guarding, whilst external egg carrying arose from both guarding and the ancestral state, which suggested the absence of a unique evolutionary pattern. Regarding the evolution of caregiver's sex, the data did not support the stepping-stone model, since the complete predicted sequence was not observed. Only five to seven transitional sequences «no parenting, uniparental male care, biparental care» were recorded; consequently, the data did not corroborate the assumption that biparental care is an intermediate state between male-only and female-only care. In addition, the evolution of caregiver's sex showed higher diversity of transitions among states than that recorded in the evolution of parental care, suggesting the absence of a unique evolutionary pattern fitting the entire subclass. The overall congruence between inferred states of parental care and parenting for undocumented families suggested the interest of character mapping, in order to provide data regarding these families.

## Índice

<b>Agradecimentos</b>	<b>i</b>
<b>Palavras-chave</b>	<b>ii</b>
<b>Keywords</b>	<b>ii</b>
<b>Resumo</b>	<b>iii</b>
<b>Abstract</b>	<b>iv</b>
<b>Índice</b>	<b>v</b>
<b>Lista de Tabelas</b>	<b>viii</b>
<b>Lista de Figuras</b>	<b>ix</b>
<b>Lista de Anexos</b>	<b>x</b>
<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>Enquadramento Teórico</b>	<b>5</b>
Capítulo 1. Cuidados Parentais e Parentalidade: Aspectos Gerais	5
Capítulo 2. Cuidados Parentais Presentes na Subclasse Actinopterygii	11
Ocultação dos ovos.	14
Guarda de ovos e/ou larvas.	14
Incubação oral e transporte externo de ovos.	16
<i>Incubação oral.</i>	16
<i>Transporte externo de ovos.</i>	17
Gestação interna.	19
Outras formas de cuidados parentais.	22
Capítulo 3. Inferência não Filogenética da Evolução dos Cuidados Parentais e	
da Parentalidade na Subclasse Actinopterygii	23
Evolução da parentalidade.	23
<i>Evolução da uniparentalidade masculina.</i>	23
<i>Grau de certeza da paternidade.</i>	24
<i>Sequência temporal da emissão de gâmetas.</i>	25
<i>Custos reprodutivos diferenciais para ambos os sexos.</i>	26

<i>Territorialidade dos machos e uniparentalidade masculina.</i>	27
<i>Diferenças entre os sexos nas taxas de gametogénese.</i>	28
<i>Evolução da biparentalidade.</i>	30
<i>Evolução da uniparentalidade feminina.</i>	31
Evolução dos cuidados parentais.	32
Capítulo 4. Inferência Filogenética da Evolução dos Cuidados Parentais e da Parentalidade na Subclasse Actinopterygii	35
Filogenias: Revisão de conceitos.	35
Estudos filogenéticos da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade.	39
Capítulo 5. Objectivos	43
<b>Métodos</b>	<b>45</b>
Base de Dados	45
Mapeamentos Efectuados	47
Coorte Osteoglossomorpha.	48
Ordem Siluriformes.	49
Subclasse Actinopterygii.	50
<b>Resultados</b>	<b>53</b>
Base de dados	53
Distribuição das categorias de cuidados parentais.	53
Distribuição das categorias de parentalidade.	54
Cuidados parentais, parentalidade e modo de fecundação.	55
Mapeamentos Efectuados	58
Coorte Osteoglossomorpha.	58
<i>Evolução dos cuidados parentais.</i>	58
<i>Evolução da parentalidade.</i>	58
Ordem Siluriformes.	60
<i>Evolução dos cuidados parentais.</i>	61
<i>Evolução da parentalidade.</i>	62
Subclasse Actinopterygii.	68
<i>Evolução dos cuidados parentais.</i>	68
<i>Evolução da parentalidade.</i>	70
<i>Evolução dos modos de fecundação.</i>	73

<b>Discussão</b>	<b>75</b>
Base de dados	75
Mapeamentos Efectuados	77
<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>89</b>

**Lista de Tabelas**

Tabela 1. Resumo dos Estilos Reprodutivos Segundo Balon (1975)	12
Tabela 2. Classificação dos Cuidados Parentais Segundo Diferentes Autores	13
Tabela 3. Distribuição dos Cuidados Parentais por Família	54
Tabela 4. Distribuição dos Tipos de Parentalidade por Família	55
Tabela 5. Distribuição dos Modos de Fecundação nas Famílias Amostradas	56
Tabela 6. Distribuição dos Modos de Fecundação nas Famílias com Cuidados Parentais e Parentalidade	56
Tabela 7. Distribuição dos Cuidados Parentais e da Parentalidade nas Famílias Exclusivamente com Fecundação Externa	57
Tabela 8. Distribuição dos Cuidados Parentais e da Parentalidade nas Famílias com Fecundação Interna e/ou Externa	57
Tabela 9. Siluriformes: Estados Inferidos nos Nodos Equívocos	63
Tabela 10. Actinopterygii: Número Total de Evoluções de Cada Categoria de Cuidados Parentais	69
Tabela 11. Actinopterygii: Número Total de Evoluções de Cada Categoria de Parentalidade	71
Tabela 12. Evolução da Uniparentalidade Feminina na Subclasse Actinopterygii: Transições Equívocas	72
Tabela 13. Ocorrência da Guarda e dos Diferentes Tipos de Parentalidade nas Famílias com Cuidados Parentais e Parentalidade: Comparação com Estudos Prévios	77

## Lista de Figuras

Figura 1. Relações filogenéticas entre peixes ósseos das subclasses Actinopterygii e Sarcopterygii	1
Figura 2. Guarda de ovos em <i>Pholis Scopoli, 1777</i> (Pholidae): Progenitor(a) enrolado(a) em torno da massa de ovos	15
Figura 3. Incubação oral pelo macho em <i>Opistognathus aurifrons</i> (Jordan & Thompson, 1905) (Opistognathidae)	17
Figura 4. Transporte externo de ovos	18
Figura 5. Possíveis transições evolutivas entre formas de cuidados parentais e de parentalidade	43
Figura 6. Transições evolutivas entre estados de cuidados parentais na coorte Osteoglossomorpha	59
Figura 7. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na coorte Osteoglossomorpha	60
Figura 8. Transições evolutivas entre estados de cuidados parentais na ordem Siluriformes	65
Figura 9. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na ordem Siluriformes	66
Figura 10. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na ordem Siluriformes, após análise conjunta de caracteres	67
Figura 11. Transições evolutivas entre estados de cuidados parentais na subclasse Actinopterygii	68
Figura 12. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na subclasse Actinopterygii	70
Figura 13. Possível transição da fecundação externa para a fecundação interna nos Actinopterygii	73

## Lista de Anexos

Anexo I. Enquadramento taxonómico das ordens amostradas segundo Nelson et al. (2016)	111
Anexo II. Enquadramento taxonómico das famílias amostradas segundo Nelson et al. (2016)	115
Anexo III. Base de dados	127
Anexo IV. Famílias com informação incompleta indicadas no Anexo III	149
Anexo V. Distribuição dos cuidados parentais e da parentalidade nas ordens amostradas	150
Anexo VI. Mapeamento dos cuidados parentais na subclasse Actinopterygii	152
Anexo VII. Mapeamento da parentalidade na subclasse Actinopterygii	157
Anexo VIII. Mapeamento dos modos de fecundação na subclasse Actinopterygii	162

## Introdução

Os peixes ósseos da subclasse Actinopterygii, ou peixes de barbatanas com raios, pertencem à classe Osteichthyes "sensu" Nelson, Grande, & Wilson (2016) (Figura 1). Esta classe, considerada monofilética (Nelson et al., 2016), engloba também a subclasse Sarcopterygii, a qual inclui os peixes ósseos com barbatanas lobadas, actualmente representados por quatro famílias e oito espécies, e os tetrápodes (Nelson et al., 2016). É de notar que a classe Osteichthyes é revestida de um significado distinto daquele que possuiu no passado: com efeito, a classe Osteichthyes sensu Nelson, 1984 (citado por Nelson, 2006) abrangia todos os peixes ósseos, pertencentes às subclasses Actinopterygii e Sarcopterygii, com exclusão dos tetrápodes, constituindo um grupo parafilético (Nelson, 2006; Nelson et al., 2016).

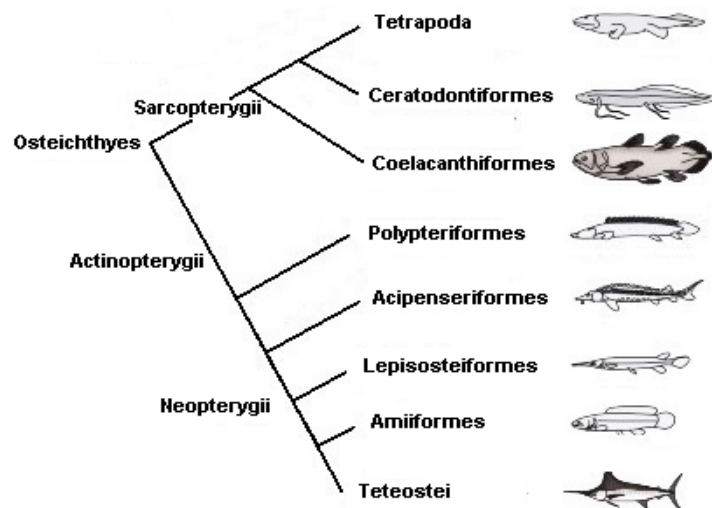


Figura 1. Relações filogenéticas entre peixes ósseos das subclasses Actinopterygii e Sarcopterygii. Adaptado, com a devida autorização, de Helfman, Collette, Facey, & Bowen (2009).

Pretende-se com o presente estudo investigar como surgiram e evoluíram os cuidados parentais e a parentalidade em peixes ósseos da subclasse Actinopterygii. A escolha da subclasse em questão justifica-se na medida em que esta é uma das mais diversificadas entre os vertebrados (Nelson et al., 2016), em termos de número de espécies, modos de reprodução, bem como ao nível das categorias de cuidados parentais e parentalidade (e.g., Almada, 1990; Blumer, 1982). A investigação da evolução dos cuidados parentais e, principalmente, da

parentalidade tem seguido duas metodologias distintas (Goodwin, Balshine-Earn, & Reynolds, 1998): (a) a inferência evolutiva a partir da análise dos custos/benefícios decorrentes do sexo do(s) progenitor(es) cuidador(es) em espécies actuais; (b) a abordagem filogenética. Os estudos prévios adoptaram maioritariamente a primeira das metodologias mencionadas (e.g., Baylis, 1981; Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985). Saliente-se que a elevada incidência de cuidados parentais dispensados apenas pelos machos suscitou o interesse pela compreensão da evolução deste tipo de parentalidade nos peixes, tendo os estudos resultantes assumido uma selecção natural diferencial para machos e fêmeas. Contudo, uma metodologia que assenta na análise das relações custo/benefício não permite a reconstituição histórica da evolução dos caracteres comportamentais (Goodwin et al., 1998), ou seja, a associação das alterações de estado com a história evolutiva dos taxa em que ocorreram (Almada & Robalo, 2008), o que apenas se torna possível mediante uma abordagem filogenética, actualmente o mapeamento de caracteres comportamentais em filogenias. Almada (1990) investigou a origem e a evolução dos cuidados parentais nos peixes ósseos, utilizando como metodologia a análise estatística das associações de cuidados parentais aos níveis da família e da ordem. De um modo geral, os estudos filogenéticos são algo escassos, alguns centram-se na evolução da parentalidade (e.g., Gittleman, 1981) e outros encontram-se restritos à família Cichlidae (e.g., Goodwin et al., 1998). Além das limitações citadas, constata-se desacordo entre estudos respeitante aos percursos evolutivos propostos (e.g., Gittleman, 1981; Mank, Promislow, & Avise, 2005).

Face ao exposto, a fim de investigar a origem e a evolução dos cuidados parentais e da parentalidade em peixes da subclasse Actinopterygii, optou-se pela abordagem filogenética contemporânea acima mencionada, ou seja, o mapeamento dos caracteres em estudo (i.e., cuidados parentais e parentalidade) em filogenias. Tanto a elevada diversidade presente na subclasse como a escassez de informação a nível da evolução dos mesmos caracteres conferem interesse e relevância ao tema em foco.

Conforme anteriormente referido, a presente dissertação assenta numa abordagem filogenética da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade em peixes ósseos da subclasse Actinopterygii. Porém, impõe-se previamente o enquadramento da temática a tratar. Para tal, os cuidados parentais, bem como a parentalidade, foram considerados como tema central, constituindo as filogenias ferramentas para o estudo desenvolvido. Por este motivo, o conjunto de capítulos de enquadramento centra-se mais em cuidados parentais e parentalidade

do que em revisões sobre filogenias. De igual modo, a abordagem teórica, no seu conjunto e de um modo geral, vai-se particularizando, sendo direccionada para o estudo desenvolvido.

Deste modo, no Capítulo 1, que pretende proporcionar um enquadramento mais amplo, são primeiramente clarificados os conceitos de cuidados parentais e de parentalidade, seguindo-se uma comparação da subclasse em estudo com outros taxa de vertebrados, incluindo vertebrados terrestres. Será ainda brevemente referida a correlação entre a presença/ausência de cuidados parentais nos Actinopterygii e outros aspectos das histórias vitais dos peixes desta subclasse. O Capítulo 2 centra-se nos tipos de cuidados parentais conhecidos nos peixes da subclasse em estudo. No Capítulo 3 procede-se a uma revisão das abordagens não filogenéticas que pretendem inferir a evolução dos cuidados parentais e, em particular, da parentalidade em peixes e constituem a maioria dos estudos prévios. No Capítulo 4 são discutidos os estudos filogenéticos da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade previamente conduzidos, após um breve enquadramento na área da filogenética. No Capítulo 5 encontram-se definidos os objectivos da presente dissertação. Por último, as designações genéricas e específicas no texto encontram-se de acordo com Fricke, Eschmeyer, & Van der Laan (2017, 2018, 2019).



## Enquadramento Teórico

### Capítulo 1. Cuidados Parentais e Parentalidade: Aspectos Gerais

A expressão «cuidados parentais» é frequentemente utilizada para designar tanto os tipos de cuidados prestados à descendência como o(s) sexo(s) do(s) progenitor(es) cuidador(es). Dado que ambos os aspectos citados, relacionados mas não sinónimos, constituirão variáveis utilizadas no presente estudo, importa clarificar a terminologia. Deste modo, os cuidados parentais dizem respeito aos comportamentos dirigidos à descendência, enquanto o termo «parentalidade» pretende designar o(s) sexo(s) do(s) progenitor(es) cuidador(es). Goodwin et al. (1998), ao contrário da maioria dos autores, separaram as duas variáveis acima citadas, tratando-as como caracteres independentes. Por outro lado, não existe, na literatura, uniformidade no conceito de cuidados parentais. Segundo a maioria dos autores, estes encontram-se incluídos no âmbito do investimento parental (Trivers, 1972), centrando-se no investimento pós-fertilização, pelo(s) progenitor(es), que permite o aumento da sobrevivência e do sucesso reprodutor dos descendentes (e.g., Sargent & Gross, 1986). Pelo contrário, Blumer (1979, 1982), na definição de cuidados parentais, substituiu a expressão «investimento pós-fertilização» por «investimento não gamético». Saliente-se que as duas expressões citadas têm diferentes implicações conceptuais. Com efeito, um investimento não gamético não é necessariamente pós-zigótico, abrangendo as actividades de construção ou preparação de locais de oviposição. Igualmente, Sargent, Taylor, & Gross (1987) assumiram integrar nos cuidados parentais os comportamentos preparatórios acima mencionados, dado que estes contribuem para o aumento da sobrevivência dos descendentes. É de referir que a inclusão dos referidos comportamentos ultrapassa o conceito de investimento parental proposto por Trivers (1972), o qual exclui as actividades relacionadas com a formação de pares. De facto, a capacidade de construção de ninhos ou de limpeza do substrato tanto pode estar sujeita a selecção sexual como aumenta a sobrevivência dos descendentes. Ainda, alguns autores (Wells, 2007), excluem a gestação interna dos comportamentos parentais. Tendo em conta as características da presente dissertação, nomeadamente a informação pesquisada, a definição adoptada será a maioritária (i.e., qualquer investimento pós-fertilização, pelo(s) progenitor(es), que possibilita o aumento da

sobrevivência e do sucesso reprodutor dos descendentes, encontrando-se incluída a gestação interna).

Na subclasse Actinopterygii, os cuidados parentais ocorrem em cerca de 20 % das famílias actualmente existentes (e.g., Mank et al., 2005). Os restantes peixes da superclasse Gnathostomata apresentam maior incidência de comportamentos parentais: estes encontram-se presentes em cerca de 57 % das espécies na classe Chondrichthyes (Compagno, 1990) e em três das quatro famílias, ou seja, sete das oito espécies de peixes da subclasse Sarcopterygii (Froese & Pauly, 2017). Tal como na subclasse Actinopterygii, nos anfíbios (Beck, 1998; Gross & Shine, 1981; Reynolds, Goodwin, & Freckleton, 2002) e répteis (Reynolds et al., 2002) a incidência de cuidados parentais é baixa. Pelo contrário, nas aves e mamíferos os cuidados parentais estendem-se a quase todas as espécies (Reynolds et al., 2002). Na subclasse Actinopterygii, os cuidados parentais compreendem uma vasta gama de comportamentos, adiante discutidos, desde a ocultação dos ovos à incubação oral e à gestação interna (Blumer, 1982; Mank et al., 2005). Os peixes dos restantes taxa acima mencionados evidenciam menor diversidade de formas de cuidados parentais. Deste modo, nas espécies ovíparas da classe Chondrichthyes, não é conhecida a presença de cuidados parentais após a oviposição (Compagno, 1990); apenas ocorre a gestação interna, mediante lecitotrofia, matrotrofia (Nelson et al., 2016), (i.e., nutrição respectivamente vitelina e de origem materna durante a gestação), bem como uma combinação de ambas (Dulvy & Reynolds, 1997), podendo verificar-se, em diversas espécies, oofagia e/ou canibalismo de embriões (Dulvy & Reynolds, 1997; Wourms, 1981), os quais constituem formas pouco especializadas de matrotrofia, adiante abordadas. Cinco das sete espécies de peixes da subclasse Sarcopterygii com cuidados parentais evidenciam guarda de ovos e as duas restantes, gestação interna (Froese & Pauly, 2017). Os anfíbios, em particular os anuros, partilham diversas formas de comportamentos parentais presentes nos peixes actinopterígeos, como a guarda e cuidados prestados aos ovos (Crump, 1996; Reynolds et al., 2002; Wells, 2007), o transporte externo de ovos (Crump, 1996; Wells, 2007) e de larvas (Crump, 1996; Reynolds et al., 2002; Wells, 2007), e a gestação interna (Crump, 1996; Reynolds et al., 2002). Nos répteis constata-se o enterramento de ovos sem guarda posterior, raramente a guarda de ovos, e a gestação interna (Clutton-Brock, 1991; Reynolds et al., 2002). Nos mamíferos, com gestação interna, e nas aves, ovíparas, os cuidados parentais envolvem principalmente a manutenção dos

descendentes aquecidos e a sua alimentação (Clutton-Brock, 1991), além da guarda dos ninhos (Bruton, 1990). Nos peixes, os cuidados parentais são divisíveis sensu Wittenberger, 1981 (citado por Almada, 1990; Sargent & Gross, 1986), ou seja, não individualizados, como sucede relativamente à alimentação das crias de aves e mamíferos; deste modo, os comportamentos dirigidos a um conjunto de ovos podem, sem um esforço adicional considerável, estender-se a um número muito superior (Almada, 1990; Sargent & Gross, 1986).

Na subclasse Actinopterygii, encontram-se presentes todas as formas de parentalidade, com predomínio da uniparentalidade masculina sobre a uniparentalidade feminina e a biparentalidade (Goodwin et al., 1998; Gross, 2005), contrariamente ao que sucede nos restantes taxa de vertebrados (Amundsen, 2003; Gross, 2005), com excepção do grupo minoritário constituído pelos peixes da subclasse Sarcopterygii (Froese & Pauly, 2017). Com efeito, segundo Gross (2005), entre as famílias da subclasse em estudo em que se registam cuidados parentais, cerca de 50 % evidencia uniparentalidade masculina, seguindo-se a uniparentalidade feminina (cerca de 30 %) e a biparentalidade (cerca de 20 %). Na classe Chondrichthyes apenas é conhecida a uniparentalidade feminina (Compagno, 1990). Nos répteis e mamíferos a uniparentalidade masculina encontra-se ausente (Reynolds et al., 2002) e é rara nas aves (Cockburn, 2006; Reynolds et al., 2002): os répteis apenas evidenciam uniparentalidade feminina; nos mamíferos predomina a uniparentalidade feminina, ocorrendo também, minoritariamente, a biparentalidade; nas aves predomina a biparentalidade (Reynolds et al., 2002). Nos anfíbios com cuidados parentais, a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina apresentam frequência semelhante (Clutton-Brock, 1991; Gross & Shine, 1981) e a biparentalidade ocorre apenas em cerca de 20 % das famílias (Gross & Shine, 1981).

Na subclasse Actinopterygii, a distribuição dos cuidados parentais e da parentalidade por família, incluindo a sua ausência, é heterogénea, existindo famílias uniformes, a par de outras que apresentam polimorfismo relativamente às variáveis citadas (Almada, 1990). Por outro lado, os cuidados parentais e a parentalidade parecem estar relacionados com factores ambientais como a latitude e o habitat. Com efeito, Qasin (1956) referiu a predominância de uniparentalidade masculina nas regiões próximas do Equador, contrastando com a ocorrência de todas as formas de parentalidade entre as espécies do Norte. Ainda, os cuidados parentais

são significativamente mais frequentes em ambientes de água doce do que em ambientes marinhos (Baylis, 1981; Blumer, 1982), o que Baylis (1981) atribuiu à maior diversidade de micro-habitats nos ecossistemas de água doce. Gebhardt (1987), não negando a influência do ambiente, constatou a maior frequência de cuidados parentais nos peixes de água doce secundários comparativamente com os peixes de água doce primários, sugerindo uma causa filogenética.

Referem-se, de seguida, alguns correlatos da presença ou ausência de cuidados parentais e de parentalidade com outros aspectos das histórias vitais. Deste modo, a uniparentalidade masculina foi significativamente correlacionada com a fecundação externa e a uniparentalidade feminina, com a fertilização interna (Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Mank et al., 2005). Os resultados do estudo conduzido por Mank et al. (2005) indicam ainda que a biparentalidade terá evoluído apenas em linhagens de peixes com fecundação externa. Os cuidados parentais encontram-se também relacionados com os tipos de ovos e sua dimensão, bem como com a dimensão das posturas. Deste modo, aos peixes com cuidados parentais está associada a presença de ovos demersais (Duarte & Alcaraz, 1989; Godinho, Lamas, & Godinho, 2010). Com efeito, os ovos pelágicos, dada a sua capacidade de dispersão, geralmente não recebem cuidados parentais (Godinho et al., 2010; Gross & Sargent, 1985). Igualmente, Godinho et al. (2010), num estudo levado a cabo em peixes tropicais de água doce, constataram que todas as espécies amostradas com cuidados parentais possuíam ovos demersais. Porém, peixes sem cuidados parentais podem apresentar ovos demersais, como é o caso, por exemplo, da família Atherinidae (Breder & Rosen, 1966; Froese & Pauly, 2017). Tem ainda sido frequentemente documentada uma correlação positiva entre a dimensão dos ovos e a presença de cuidados parentais (Gross & Sargent, 1985; Kolm & Ahnesjö, 2005; Sargent et al., 1987; Shine, 1978), a par de uma correlação negativa entre as dimensões dos ovos e as dimensões das posturas (Elgar, 1990; Kolm, Goodwin, Balshine, & Reynolds, 2006). Alguns autores (Gross & Sargent, 1985; Sargent et al., 1987; Shine, 1978) relataram uma correlação positiva entre a dimensão dos ovos e a duração dos cuidados parentais; porém, os resultados observados em ciclídeos sugerem o oposto, existindo antes uma correlação positiva entre o tamanho das posturas e a duração dos cuidados parentais (Kolm et al., 2006). De qualquer modo, espécies com cuidados parentais possuem, em geral, ovos maiores do que aquelas sem cuidados parentais (Kolm & Ahnesjö, 2005). Adicionalmente, a presença ou ausência de cuidados parentais tem sido relacionada com o

comportamento migratório, sendo que os peixes que efectuam migrações não evidenciam cuidados com os seus descendentes (Breder & Rosen, 1966; Godinho et al., 2010). Face ao exposto, alguns dos correlatos mencionados, como as características dos ovos e o comportamento migratório poderão eventualmente predizer a presença ou a ausência de cuidados parentais.



## Capítulo 2. Cuidados Parentais Presentes na Subclasse Actinopterygii

Os cuidados parentais evidenciados pelos peixes da subclasse Actinopterygii são reconhecidos desde Aristóteles (Agassiz, 1856; Blumer, 1979). Porém, a informação disponível apenas começou a ser organizada no séc. XX. Considera-se, pois, relevante, mencionar alguns trabalhos de recolha e tratamento de informação relativa aos cuidados parentais.

Breder & Rosen (1966) procederam a uma compilação exhaustiva dos dados respeitantes à reprodução dos peixes, extensivo a todas as classes actualmente existentes e abordando aspectos morfológicos, ecológicos e etológicos da reprodução por família, inclusive cuidados parentais e parentalidade, sendo que as famílias se encontravam taxonomicamente enquadradas. Posteriormente, Balon (1975), baseando-se nos estudos de Kryzhanovsky, 1948, 1949 (citados por Balon, 1975), propôs o conceito de guilda reprodutiva, resultante da classificação hierárquica dos padrões reprodutivos nos peixes, incluindo os cuidados parentais (Tabela 1). Os cuidados parentais foram categorizados e associados a factores ecológicos e ontogénicos, apresentando a mesma classificação três níveis de organização, dos quais o mais restrito corresponde à guilda reprodutiva e o mais amplo aos grandes grupos de comportamentos parentais (i.e., não-guardas, guardas e transportadores). O grupo intermédio pormenoriza os tipos de cuidados parentais (e.g., transportadores externos e internos). Convém salientar que a classificação formulada por Balon (1975) não contempla as relações filogenéticas entre os peixes, pelo que taxa muito divergentes podem enquadrar-se na mesma guilda reprodutiva, evidenciando preferencialmente evolução convergente quanto aos caracteres reprodutivos. Igualmente, a parentalidade não se encontra incluída no estudo em questão.

Blumer (1979, 1982), utilizando critérios fundamentalmente etológicos, definiu dezasseis tipos não hierarquizados de cuidados parentais, dois dos quais correspondentes a actividades pré-fertilização (i.e., a construção de ninhos e a limpeza do substrato) e os restantes a actividades pós-fertilização. Citam-se como exemplos dos últimos a ocultação dos ovos sem cuidados posteriores, a guarda de ovos e/ou larvas, o arejamento de posturas, a remoção de embriões mortos, o transporte externo de ovos, a alimentação epidérmica (i.e., a produção de um muco pela superfície do corpo que serve de alimento às larvas), a incubação oral e a gestação interna. Seis dos comportamentos definidos por Blumer (1979, 1982) podem

acompanhar a guarda de ovos e/ou larvas (e.g., remoção de embriões mortos, arejamento das posturas, transporte de ovos para outro ninho). Blumer (1982) compilou informação respeitante aos cuidados parentais, à parentalidade e ao tipo de fecundação em oitenta e nove famílias de peixes ósseos da classe Osteichthyes sensu Nelson, 1984 (citado por Almada, 1990; Nelson, 2006). O mesmo autor, organizou as famílias em grupos mutuamente exclusivos, de acordo com o(s) tipo(s) de parentalidade ocorrentes, de modo que a informação relativa a cada família apenas consta uma vez.

Tabela 1

*Resumo dos Estilos Reprodutivos Segundo Balon (1975). Tradução adaptada de Vazzoler (1996)*

Secção etológica	Grupo ecológico	Guilddia reprodutiva
A. Não-guardas	A.1 Desovam em substrato aberto	A.1.1 Pelágicos A.1.2 Fundos de rochas e cascalho, tendo larvas pelágicas A.1.3 Fundos de rochas e cascalho, tendo larvas bentónicas A.1.4 Plantas, não obrigatório A.1.5 Plantas, obrigatório A.1.6 Fundos de areia
	A.2 Ocultam a descendência	A.2.1 Em rochas e cascalho A.2.2 Em cavidades A.2.3 Em invertebrados vivos A.2.4 Em praias A.2.5 Peixes anuais
B. Guardas	B.1 Seleccionadores de substratos	B.1.1 Rochas B.1.2 Plantas B.1.3 Sobre a água B.1.4 Pelágicos
	B.2 Desovam em ninhos	B.2.1 Rochas e cascalho B.2.2 Materiais vegetais B.2.3 Areia B.2.4 Espuma B.2.5 Buracos e cavidades B.2.6 Materiais variados B.2.7 Materiais cimentados B.2.8 Anémonas

Tabela 1 (Continuação)

Secção etológica	Grupo ecológico	Guilda reprodutiva
C. Transportadores	C.1 Transportadores externos	C.1.1 Incubadores de transferência C.1.2 Incubadores na região occipital C.1.3 Incubadores orais C.1.4 Incubadores nas câmaras branquiais C.1.5 Incubadores na superfície corporal C.1.6 Incubadores em bolsas
	C.2 Transportadores internos	C.2.1 Ovi-ovovivíparos C.2.2 Ovovivíparos C.2.3 Vivíparos

Almada (1990) construiu uma base de dados referente aos cuidados parentais e à parentalidade em noventa e quatro famílias de peixes ósseos, igualmente pertencentes à classe Osteichthyes sensu Nelson, 1984 (citado por Almada, 1990; Nelson, 2006), encontrando-se as famílias taxonomicamente enquadradas até ao nível da classe. O autor em questão estabeleceu sete categorias não hierarquizadas de cuidados parentais: sem cuidados parentais; gestação interna; guarda de ovos; guarda de ovos e larvas; guarda de larvas; incubação oral; transporte externo de ovos. Na classificação de Almada (1990), a guarda de larvas encontra-se separada das restantes formas de guarda, designando um cuidado complementar que se segue a uma categoria de cuidados parentais distinta (e.g., incubação oral, gestação interna), nos taxa em que ocorre. A título de exemplo, em diversas espécies de ciclídeos, a um período de incubação oral dos ovos segue-se a guarda das larvas (Kuwamura, 1986). Os trabalhos de classificação dos cuidados parentais acima mencionados encontram-se sistematizados na Tabela 2. Serão seguidamente descritos, de modo não hierarquizado, os tipos de cuidados parentais observados nos peixes da subclasse Actinopterygii.

Tabela 2

*Classificação dos Cuidados Parentais Segundo Diferentes Autores*

Autores	Hierarquização	Parentalidade	Critérios		
			Etológicos	Ecológicos	Ontogénicos
Balon (1975)	Presente	Ausente	Presentes	Presentes	Presentes
Blumer (1982)	Ausente	Presente	Presentes	Ausentes	Ausentes
Almada (1990)	Ausente	Presente	Presentes	Ausentes	Ausentes

### **Ocultação dos ovos.**

Em linhas gerais, o grupo de comportamentos em foco engloba todos aqueles que resultam na deposição de ovos em locais escondidos, sem cuidados posteriormente dispensados pelo(s) progenitor(es). Segundo Balon (1975) e Crawford & Balon (1996), encontram-se incluídos todos os peixes que, não guardando ovos nem exibindo outros comportamentos parentais, se reproduzem em ambientes pouco expostos, por oposição àqueles que desovam em substrato ou água aberta. Deste modo, os ovos ficam escondidos em interstícios do cascalho, nas câmaras branquiais de hospedeiros como moluscos, ou em depressões escavadas pelos progenitores, a título de exemplo (Balon, 1975). Blumer (1979, 1982) referiu-se especificamente ao enterramento dos ovos (i.e., deposição dos ovos debaixo da superfície, ou o seu recobrimento com substrato). A ocultação dos ovos levanta problemas acerca de corresponder efectivamente a uma categoria de cuidados parentais, tendo em conta que estes últimos apenas são considerados como tal após a fecundação. De facto, Balon (1975) integrou no presente grupo peixes que escondem indiscriminadamente gâmetas e zigotos. Como exemplo, quanto aos peixes que desovam nas câmaras branquiais de um hospedeiro, a fecundação ocorre neste último. Ainda, a desova em substratos com intervalos entre as pedras aparenta ser mais inadvertida do que um escondimento explícito, além da falta de esclarecimento acerca de se tratar de gâmetas ou zigotos. Por outro lado, muitos salmonídeos enterram os zigotos em depressões escavadas, geralmente pelas fêmeas (Froese & Pauly, 2017). No caso de *Salmo salar* Linnaeus, 1758, os machos e também as fêmeas cobrem os zigotos com substrato (Froese & Pauly, 2017). Um estudo da observação *in loco* do comportamento reprodutor de *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856) (Salmonidae), mostrou que as fêmeas cobrem os ovos fertilizados na depressão escavada antes da desova, através de movimentos lentos da barbatana caudal (Esteve, McLennan, & Kawahara, 2009). Os dois casos citados são considerados cuidados parentais, de acordo com a definição adoptada. Em síntese, o grupo em questão engloba peixes com e sem comportamento parental.

### **Guarda de ovos e/ou larvas.**

A guarda é a categoria maioritariamente exibida pelas famílias da subclasse Actinopterygii com cuidados parentais. Almada (1990) considerou a guarda como um conjunto de cuidados com os ovos e/ou larvas, o qual integra diversas componentes, como a defesa do local de oviposição, a protecção dos descendentes com o corpo, a ventilação ou

arejamento das posturas e as actividades de limpeza. Ao contrário, Blumer (1979, 1982) definiu separadamente os comportamentos referidos por Almada (1990) e designou de guarda a componente da defesa, ou seja, os comportamentos agonísticos dirigidos a conspécíficos e/ou heterospécíficos que se aproximem do local da oviposição, conferindo à descendência protecção contra predadores. Em *Micropterus dolomieu* Lacepède, 1802 (Perciformes: Centrarchidae), com guarda paterna, os machos evidenciam três tipos de comportamentos agonísticos contra predadores de ovos: o bocejo, que consiste na abertura e alargamento da cavidade bucal, expondo as câmaras branquiais; a perseguição sem contacto físico e a perseguição acompanhada de ataque (Suski, Svec, Ludden, Phelan, & Philipp, 2003). Alternativamente, a protecção pode ser efectuada com o corpo do(s) progenitor(es), o qual se enrola em torno da massa de ovos (Figura 2), como ocorre em diversos membros da subordem Zoarcoidei (Almada, 1990; Coleman, 1999). Ainda, em algumas espécies da família Batrachoididae, o progenitor cobre a postura com o corpo (Almada, 1990). Um comportamento distinto de protecção consiste em salpicar os ovos com água. Note-se que tanto este último como o enrolamento do corpo à volta dos ovos conferem protecção contra a dessecação e ambos são frequentes quando o local de postura é intertidal (Blumer, 1979, 1982), embora não constituindo necessariamente uma adaptação específica a este tipo de ambiente (Almada & Santos, 1995). De facto, Almada & Santos (1995) mostraram que os comportamentos parentais dos taxa que ocuparam ambientes intertidais evoluíram anteriormente à referida colonização.

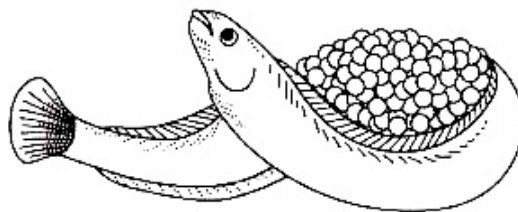


Figura 2. Guarda de ovos em *Pholis* Scopoli, 1777 (Pholidae): progenitor(a) enrolado(a) em torno da massa de ovos. Imagem recolhida de <http://www.yourarticlelibrary.com>

Conforme acima mencionado, alguns comportamentos podem, embora não obrigatoriamente, estar associados à guarda (Blumer, 1979, 1982), ou fazer parte desta (Almada, 1990). Salientam-se o arejamento das posturas e as actividades de limpeza. O

arejamento das posturas é conseguido mediante a execução de movimentos com as barbatanas peitorais, pélvicas, a barbatana anal ou a barbatana caudal junto aos locais de postura, renovando a oxigenação e removendo sedimentos (Blumer, 1979, 1982). A título de exemplo, em *Anoplarchus purpurescens* Gill, 1861 (Stichaeidae), a fêmea, enrolada em torno da massa de ovos, ventila as posturas usando a parte posterior do corpo e a barbatana caudal; ao fim de uns minutos, muda de posição e retoma o comportamento (Coleman, 1992). As actividades de limpeza, a seguir mencionadas, são realizadas com a boca do(s) progenitor(es) (Almada, 1990; Blumer, 1979, 1982). Destacam-se a limpeza dos ovos e a remoção de ovos/embriões doentes ou mortos. Outros cuidados efectuados através de manipulação oral consistem na recolha de ovos e/ou larvas que inadvertidamente caíram do local de postura e na transferência dos ovos de um ninho para outro.

Independentemente das abordagens conceptuais, a guarda de ovos e/ou larvas implica que os descendentes não estejam fisicamente ligados ao corpo do(s) progenitor(es) (Almada, 1990; Crawford & Balon, 1996) e se encontrem num espaço limitado (Almada, 1990).

### **Incubação oral e transporte externo de ovos.**

Balon (1975) estabeleceu a categoria de cuidados parentais dos transportadores, a qual subdividiu em transportadores externos e internos, tendo integrado na primeira subcategoria diferentes formas de transporte dos descendentes por um processo que não a gestação interna sensu Almada (1990). A subcategoria em questão constitui um grupo heterogéneo, podendo porém distinguir-se dois modos essenciais de transporte: a incubação oral e o transporte de ovos em diversos locais da superfície cutânea. Decidiu-se consequentemente utilizar a terminologia de Almada (1990), separando a incubação oral das restantes formas de transporte externo.

### ***Incubação oral.***

A incubação oral (Figura 3) evoluiu recorrentemente em diversas famílias da subclasse Actinopterygii (Blumer, 1982; Oppenheimer, 1970). Nesta forma de cuidados parentais, um ou ambos os progenitores incubam os ovos ou as larvas na boca ou, mais raramente, nas cavidades branquiais (e.g., Almada, 1990; Blumer, 1982); contudo, tanto quanto é conhecido, apenas as fêmeas incubam ovos nas cavidades branquiais (Almada, 1990; Balon, 1975), sendo este comportamento transversal a todos os peixes cavernícolas da família Amblyopsidae

(Almada, 1990; Balon, 1975; Froese & Pauly, 2017). Balon (1975) colocou a incubação nas cavidades branquiais numa guilda separada, tendo porém referido que esta forma de cuidados parentais evoluiu a partir da incubação oral. A incubação na cavidade bucal pode iniciar-se imediatamente a seguir à fecundação, ou apenas após a eclosão das larvas (Goodwin et al., 1998). Os ovos e/ou larvas são reposicionados rotativamente (Balon, 1981; O'Connor, Reardon, & Chapman, 2012; Oppenheimer, 1970), mediante uma série de movimentos craniais efectuados com a boca fechada e abertura opercular máxima e consequentemente acompanhados do influxo de água, embora distintos dos movimentos respiratórios (Oppenheimer & Barlow, 1968; Wassenbergh et al., 2016). Admite-se que a função deste comportamento seja a de facilitar a oxigenação dos descendentes (Oppenheimer, 1970; Oppenheimer & Barlow, 1968). Adicionalmente, de acordo com Wassenbergh et al. (2016), os movimentos em causa impedem a adesão dos ovos às brânquias, o que provocaria obstruções do fluxo de água a nível do(s) progenitor(es), comprometendo a sua oxigenação, bem como a dos descendentes. O estudo conduzido por Sin, Ling, & Lam (1994) sugeriu ainda a transmissão de anticorpos em *Oreochromis aureus* (Steindachner 1864) (Cichlidae), entre a progenitora e a descendência, durante a incubação oral.



Figura 3. Incubação oral pelo macho em *Opistognathus aurifrons* (Jordan & Thompson, 1905) (Opistognathidae). Imagem recolhida e adaptada de <http://www.dailymail.co.uk/>

### ***Transporte externo de ovos.***

Conforme anteriormente mencionado, as restantes formas de transporte externo de ovos possuem em comum o facto de estes últimos serem incubados em superfícies cutâneas (e.g., Almada, 1990), com excepção da guilda dos incubadores de transferência (Balon; 1975), que consiste no transporte dos ovos fertilizados até um local apropriado para a postura (e.g., género *Corydoras* Lacepède, 1803) (Siluriformes: Callichthyidae). A categorização

deste comportamento é discutível e subjectiva: por um lado, poderá questionar-se se ocorreu uma incubação significativa durante o percurso até ao sítio de oviposição; por outro, Riehl & Baensch, 1991 (citado por Froese & Pauly, 2017) classificaram o comportamento em questão como ocultação dos ovos. Independentemente da classificação atribuída, o comportamento exibido por *Corydoras* constituirá, no máximo, um cuidado parental muito rudimentar, distinto das outras formas de transporte externo de ovos, seguidamente abordadas. Nestas últimas, os ovos encontram-se fisicamente ligados, de forma permanente, à superfície corporal do(a) progenitor(a), através de estruturas geralmente vascularizadas, até à eclosão das larvas (e.g., Almada, 1990; Balon, 1975; Wetzel, Wourms, & Friel, 1997).

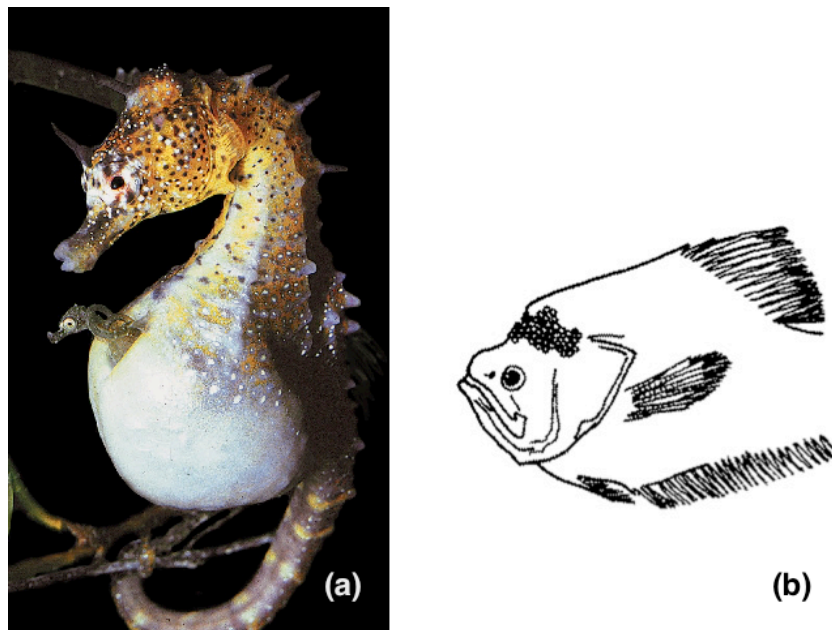


Figura 4. Transporte externo de ovos. (a) Transporte numa bolsa marsupial masculina em *Hippocampus* Rafinesque, 1810 (Syngnathidae). Imagem recolhida de <http://english.mathrubhumi.com/>; (b) transporte no gancho occipital do macho em *Kurtus* Bloch, 1786 (Kurtidae). Imagem recolhida de Balon (1975).

Os ovos podem ser incubados directamente no tegumento, ocorrendo proliferação de tecidos vascularizados que os envolvem (Almada, 1990; Wetzel et al., 1997), como é o caso do género *Pterobunocephalus* Fowler, 1943 (Siluriformes: Aspredinidae) (Friel, 1994). Em outros géneros da família Aspredinidae (Friel, 1994), bem como na família Solenostomidae (Syngnathiformes) (Wetzel et al., 1997), desenvolvem-se na pele formações pedunculares, igualmente vascularizadas, que encerram os ovos. Nos Syngnathidae (Syngnathiformes), os machos possuem estruturas de incubação, existindo considerável variabilidade quanto ao seu

grau de complexidade, desde uma simples superfície de incubação que permite o contacto dos embriões com o exterior a uma bolsa completamente fechada (i.e., bolsa marsupial masculina), como sucede no género *Hippocampus* Rafinesque, 1810 (Monteiro, Almada, & Vieira, 2005). A fêmea transfere os gâmetas para a bolsa marsupial masculina (Almada, 1990; Balon, 1975; Wetzel et al., 1997), onde ocorre a fecundação e os ovos são incubados [Figura 4 (a)]. A presença de vascularização associada ao desenvolvimento embrionário sugere o fornecimento de nutrientes e as trocas gasosas entre progenitor(a) e embriões (Wetzel et al., 1997). Conforme acima mencionado, os ovos podem ser transportados em diferentes locais da superfície corporal: na família Dactyloscopidae (Blenniiformes), os machos transportam-nos sob as barbatanas peitorais (Barlow, 1981; Hastings & Petersen, 2010); nos géneros citados da família Aspredinidae, as fêmeas esfregam o corpo nos ovos e estes aderem à superfície ventral (Balon, 1975), onde são transportados (Balon, 1975; Friel, 1994); na família Solenostomidae, as fêmeas evidenciam fusão das barbatanas pélvicas, onde são incubados os ovos. Na família Kurtidae (Kurtiformes), representada por duas espécies (Froese & Pauly, 2017; Nelson et al., 2016), os machos apresentam uma protuberância na cabeça, o gancho occipital, que transporta ovos (Almada, 1990; Balon, 1975; Berra & Humphrey, 2002; Nelson et al., 2016) [Figura 4 (b)]. A epiderme, na região do gancho occipital, encontra-se subdividida em estruturas que penetram na derme, sendo esta região muito vascularizada (Berra & Humphrey, 2002).

### **Gestação interna.**

A gestação interna, ou retenção dos ovos fertilizados em estruturas reprodutoras maternas onde são incubados (e.g., Mank et al., 2005; Wourms, 1981), evoluiu independentemente em numerosos taxa, a partir da oviparidade (e.g., Blackburn, 2015; Goodwin, Dulvy, & Reynolds, 2002; Wourms, 1981) e, entre os vertebrados, apenas se encontra ausente nas aves (e.g., Mank et al., 2005; Wourms, 1981). Apesar de, na subclasse Actinopterygii, ser representada somente por 2 - 3 % das espécies (Goodwin et al., 2002), a gestação interna evoluiu também múltiplas vezes (Blackburn, 2015; Goodwin et al., 2002; Wourms, Grove, & Lombardi, 1988), estando distribuída por diversas ordens e diferentes subséries (Nelson et al., 2016). A fecundação interna constituiu o primeiro passo que possibilitou o surgimento da gestação interna (Mank et al., 2005; Thibault & Schultz, 1978; Wourms, 1981) que na subclasse Actinopterygii é intra-ovárica, maioritariamente no lúmen

ovário (Wourms et al., 1988), podendo, porém, ser intra-folicular (Mank et al., 2005; Thibault & Schultz, 1978; Wourms, 1981); a fertilização ocorre normalmente no folículo (Almada, 1990; Wourms, 1981; Wourms et al., 1988). A retenção dos ovos pode abranger apenas o início do desenvolvimento embrionário, geralmente não mais do que a segmentação, sendo estes expelidos a seguir, como sucede com *Kryptolebias marmoratus* (Poey, 1880) (Cyprinodontiformes: Rivulidae), quando ocorrem acidentalmente fecundações internas (Balon, 1990). Casos como o apresentado não serão identificados como gestação interna, por coerência com as aves que, sendo ovíparas, põem igualmente os ovos no final da segmentação, pelo que a investigação desta fase do desenvolvimento embrionário exige a remoção dos embriões do oviduto materno (Bellairs, Lorenz, & Dunlap, 1978). Considera-se, pois, que a gestação interna consiste na retenção dos ovos no ovário materno e no consequente desenvolvimento embrionário até à expulsão de juvenis, [e.g., *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) (Flegler-Balon, 1989)], ou de larvas [e.g., *Sebastes* Cuvier, 1829 (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) (Wourms, 1991)], conforme se verifique, respectivamente, desenvolvimento directo e desenvolvimento indirecto.

O aparecimento da gestação interna implicou o desenvolvimento de relações materno-embrionárias, nomeadamente a protecção dos embriões contra as variações externas, facilitando assim a sua homeostasia (e.g. Riesch, Plath, Schlupp, & Marsh-Matthews, 2010; Wourms et al., 1988), tal como o impedimento de incompatibilidades imunológicas e as relações tróficas (e.g., Wourms et al., 1988). Estas últimas são classificadas estabelecendo-se como critério o grau de dependência dos embriões em relação à progenitora. Nas espécies lecitotróficas, obrigatoriamente com ovos ricos em vitelo, os embriões são autónomos, alimentando-se somente das reservas nutritivas contidas no ovo (e.g., Blackburn, 2015; Reznick, Mateos, & Springer, 2002; Wourms et al., 1988), tal como as espécies ovíparas (Blackburn, 2015); neste caso, as fêmeas fornecem nutrientes apenas durante a oogénese (Reznick, Meredith, & Collette, 2007; Riesch et al., 2010; Wourms, 1991). Já nas espécies matrotólicas os embriões recebem nutrientes de origem materna ao longo do seu desenvolvimento (e.g., Blackburn, 2015; Reznick et al., 2002; Wourms et al., 1988). A matrotrofia, nomeadamente a placentotrofia (i.e., nutrição embrionária via placenta), evoluiu diversas vezes, de forma recorrente, a partir da lecitotrofia (Blackburn, 2015; Reznick et al., 2002). O estudo conduzido por Reznick et al. (2002) revelou três evoluções independentes da

placenta no género *Poeciliopsis* Regan, 1913 (Poeciliidae). Apesar da distinção entre lecitotrofia e matrotrofia, estas coexistem frequentemente na mesma espécie (e.g., Reznick et al., 2002; Wourms et al., 1988), correspondendo a lecitotrofia estrita e a matrotrofia estrita a extremos de um gradiente (Blackburn, 2015; Pollux, Pires, Banet, & Reznick, 2009; Reznick et al., 2002).

Na subclasse Actinopterygii existem diversos padrões de matrotrofia, podendo ocorrer ingestão activa ou absorção pelos embriões. No primeiro caso, a oofagia, ou ingestão de oócitos ou de vitelos de ovos (e.g., Blackburn, 2015; Wourms, 1981), e a histofagia [i.e., ingestão de secreções maternas (Blackburn, 2015; Wourms et al., 1988)] estão presentes em várias famílias, não existindo, porém, certeza da ocorrência de canibalismo de embriões (Blackburn, 2015), apesar de este ter sido anteriormente associado a *Cataetix laticeps* Koefoed, 1927 (Ophidiiformes: Bythitidae) (Wourms, 1981). As formas de matrotrofia mencionadas, que apenas envolvem ingestão, são pouco especializadas em termos de estruturas maternas, sendo apenas necessário que os embriões e fetos possuam um sistema digestivo funcional (Blackburn, 2015; Wourms et al., 1988). De igual modo, a histotrofia, "per se", não exige especializações maternas, na medida em que os embriões absorvem secreções maternas através da pele ou do epitélio branquial (Blackburn, 2015; Wourms et al., 1988). Pelo contrário, a placentotrofia é a forma mais especializada de matrotrofia (e.g., Almada, 1990; Reznick et al., 2002). Convém salientar que, de facto, existem várias placentas na subclasse em estudo, estruturalmente distintas (e.g., Blackburn, 2015; Wourms, 1981), reconhecendo-se como placenta a fusão entre tecidos ováricos e fetais (Blackburn, 2015; Wourms et al., 1988), por oposição às anteriores designações de pseudo-placenta (Turner, 1940) ou análogos placentários (Wourms, 1981). Diferentes tecidos de origem embrionária podem contactar com os tecidos ováricos [e.g., saco vitelino, prolongamentos da serosa pericardial, ou do intestino posterior (Blackburn, 2015; Pollux et al., 2009; Wourms, 1981)]. A título de exemplo, na família Poeciliidae, cuja gestação é intra-folicular (Pollux et al., 2009) expansões da serosa pericardial contactam com os tecidos maternos envolvendo a cabeça do embrião (e.g., Almada, 1990; Pollux et al., 2009).

Na gestação interna relativa aos peixes da subclasse em estudo pode ocorrer superfetação, ou seja, presença simultânea de embriões em diferentes fases de desenvolvimento (e.g., Almada, 1990; Reznick et al., 2007; Wourms, 1981), o que sugere que as fêmeas armazenam esperma activo, que utilizam em fecundações posteriores (Almada,

1990). A existência de uma correlação, embora não estrita, entre matrotrofia e superfetação na família Poeciliidae levou Trexler & DeAngelis (manuscrito não publicado citado por Reznick et al., 2007) a admitir que a superfetação surgiu anteriormente à matrotrofia e facilitou o aparecimento desta última. O estudo de Reznick et al. (2007), realizado em três géneros da família Zenarchopteridae (Beloniformes), mostrou uma correlação entre as variáveis em questão apenas em dois dos géneros analisados, pelo que a hipótese supracitada não pôde ser validada.

### **Outras formas de cuidados parentais.**

Foram acima descritas as categorias de cuidados parentais mais comuns. Segue-se uma breve abordagem de formas de cuidados parentais menos representativas, ou mesmo mais raras, como a alimentação epidérmica e o parasitismo de incubação.

A alimentação epidérmica foi documentada em *Symphysodon discus* Heckel, 1840 (Cichliformes: Cichlidae) por Hildemann (1959), que observou que, após uma guarda de ovos biparental, quando as larvas adquirem capacidade locomotora, dirigem-se aos progenitores e alimentam-se de um muco segregado por células mucosas da epiderme destes últimos, perto da linha lateral. O estudo da composição do muco ao longo de um ciclo reprodutor sugeriu uma função análoga à do colostro dos mamíferos (Buckley et al., 2010). O tipo de cuidado parental descrito é pouco frequente em peixes, ocorrendo, porém, em várias espécies da família Cichlidae (Cichliformes) (Buckley et al., 2010), bem como, mais raramente, nas famílias Pomacentridae (*incertae sedis* na subsérie Ovalentaria) (Kavanagh, 1998; Noakes, 1979) e Bagridae (Siluriformes) (Kavanagh, 1998; Noakes, 1979; Noakes & Barlow, 1973; Sundara Raj, 1962), sugerindo possíveis evoluções independentes do comportamento em análise.

O parasitismo de incubação está actualmente confirmado numa única espécie, *Synodontis multipunctatus* Boulenger, 1898 (Siluriformes: Mochokidae) (Froese & Pauly, 2017): os progenitores misturam os ovos com os de ciclídeos incubadores orais maternos, principalmente dos géneros *Ophthalmotilapia* Pellegrin, 1904 e *Cyphotilapia* Regan, 1920 (Bruton, 1996); os embriões de *S. multipunctatus*, sendo maiores e de crescimento mais rápido do que os embriões dos ciclídeos, alimentam-se destes últimos (Bruton, 1996; Froese & Pauly, 2017).

### **Capítulo 3. Inferência não Filogenética da Evolução dos Cuidados Parentais e da Parentalidade na Subclasse Actinopterygii**

A maioria dos estudos contemplando a temática em questão centrou-se na evolução da parentalidade, a seguir abordada. Contrariamente, a informação respeitante à origem dos cuidados parentais (Barlow, 1964; Baylis, 1978, 1981; Loiselle, 1978) é mais escassa. A hipótese de Baylis (1981) constitui o estudo mais detalhado relativo à origem e evolução dos cuidados parentais.

#### **Evolução da parentalidade.**

Os estudos prévios procuraram maioritariamente explicar a elevada incidência de cuidados exclusivamente paternos nos peixes actinoptérgios através da análise dos custos decorrentes dos cuidados parentais para cada sexo e dos benefícios para a descendência (e.g., Baylis, 1978, 1981; Blumer, 1979; Dawkins & Carlisle, 1976; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Loiselle, 1978; Perrone & Zaret, 1979; Sargent & Gross, 1986). Dentro dos estudos citados distinguem-se duas abordagens metodológicas: (a) a formulação de hipóteses relativas aos factores selectivos presentes na evolução da parentalidade (e.g., Baylis, 1978, 1981; Blumer, 1979; Dawkins & Carlisle, 1976; Gross & Sargent, 1985; Loiselle, 1978; Perrone & Zaret, 1979; Sargent & Gross, 1986); (b) o confronto das hipóteses com os dados conhecidos (Blumer, 1979; Gross & Shine, 1981; Perrone & Zaret, 1979).

#### ***Evolução da uniparentalidade masculina.***

As diferentes hipóteses respeitantes à evolução da parentalidade derivam essencialmente do modelo de Trivers (1972), desenvolvido a partir do trabalho de Williams, 1966 (citado por Trivers, 1972). Em linhas gerais, o estudo de Trivers (1972) assume que: (a) a reprodução apresenta custos que podem comprometer a capacidade reprodutora no futuro; (b) as diferentes formas de parentalidade resultam de uma selecção natural diferencial para machos e fêmeas, a qual advém das diferenças entre os sexos, nomeadamente da anisogamia. Com efeito, Trivers (1972), com base nas diferenças entre os gâmetas femininos e masculinos relativamente à quantidade de vitelo, admitiu que as fêmeas investem consideravelmente mais do que os machos na gametogénese, tendo concluído que, como consequência, são estas que

dispensam os cuidados parentais, uma vez que terão mais a perder do que os machos se os zigotos não sobreviverem. Já para os machos, o abandono dos descendentes, designado na literatura científica de «deserção» (e.g., Baylis, 1981; Gross & Shine, 1981; Trivers, 1972), torna-se mais vantajoso, dado que lhes possibilita o acesso a novos acasalamentos. O modelo de Trivers (1972) mostra-se consistente com o padrão de parentalidade exibido pelos mamíferos, não explicando, porém, a predominância de biparentalidade nas aves, cujas fêmeas investem muito em vitelo, comparativamente com os mamíferos (Almada, 1990; Baylis, 1981). Do mesmo modo, o modelo em causa não permite explicar a prevalência de uniparentalidade masculina nos peixes ósseos (Almada, 1990; Baylis, 1981; Dawkins & Carlisle, 1976). Diferentes hipóteses não mutuamente exclusivas, algumas aplicadas à biologia dos peixes actinoptérgios, foram surgindo, entre as quais se citam: (a) o grau de certeza da paternidade; (b) a sequência temporal da emissão de gâmetas; (c) os custos reprodutivos diferenciais para ambos os sexos; (d) a influência da territorialidade dos machos no surgimento da uniparentalidade masculina; (e) as diferenças entre os sexos nas taxas de gametogénese. As hipóteses contidas nos dois primeiros itens procuram explicar as correlações, atrás mencionadas, entre fecundação externa e uniparentalidade masculina, e entre fecundação interna e uniparentalidade feminina (Ridley, 1978). Note-se que nos peixes da subclasse Actinopterygii a fertilização é maioritariamente externa (e.g., Almada, 1990; Gross & Shine, 1981).

#### *Grau de certeza da paternidade.*

Assume-se que os progenitores apenas prestam cuidados parentais aos descendentes geneticamente relacionados com eles. Trivers (1972) e, posteriormente, outros autores (Blumer, 1979; Perrone & Zaret, 1979; Ridley, 1978), que aplicaram a mesma hipótese aos peixes, defenderam que em espécies com fecundação externa o grau de certeza da paternidade é maior do que em espécies com fecundação interna, dado que no primeiro caso, as fêmeas desovam na presença do macho, ao passo que a fecundação interna implica geralmente um intervalo de tempo entre a inseminação e a oviposição ou parto. Naturalmente, a presente hipótese não se aplica às espécies em que os indivíduos desovam em grupos constituídos por mais de uma fêmea e mais de um macho. De acordo com a hipótese em causa e a título de exemplo, no género *Hippocampus* (Syngnathiformes: Syngnathidae), a certeza da paternidade será máxima, dado que os gâmetas femininos são fertilizados pelo macho na sua bolsa

marsupial (Blumer, 1979). Ainda, nas espécies com fertilização externa e mais concretamente na presença de territorialidade masculina, o progenitor aumenta o grau de certeza da paternidade, expulsando os machos conspecíficos (Perrone & Zaret, 1979), ou defendendo as áreas onde se encontram fêmeas sexualmente maduras (Baylis, 1981). A hipótese da certeza da paternidade mostra-se consistente com a incidência da uniparentalidade masculina, significativamente maior em famílias com fecundação externa do que naquelas em que a fertilização é interna (Gross & Shine, 1981; Ridley, 1978). Porém, seria previsível que nos taxa com fecundação externa a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina evoluíssem em proporções equivalentes (Ridley, 1978), e que a uniparentalidade feminina apresentasse igual incidência em ambos os modos de fertilização (Gross & Shine, 1981), o que de facto não sucede: contrariamente, observa-se que a uniparentalidade masculina apenas se encontra positivamente correlacionada com a fecundação externa, e a uniparentalidade feminina, com a fecundação interna (Gross & Shine, 1981). A hipótese em causa não é, pois, totalmente apoiada pelos dados.

De acordo com Almada (1990) e Baylis (1981), não existe fundamentação para se admitir que a certeza da paternidade é maior nas espécies com fecundação externa do que naquelas com fecundação interna. São de referir as espécies com fecundação externa, guarda exclusivamente masculina e parasitismo sexual (e.g., Gonçalves, Matos, Fagundes, & Oliveira, 2005; Modesto & Canário, 2003), em que os machos parentais guardam ovos de outros progenitores, numa percentagem que pode atingir os 30 % (DeWoody & Avise, 2001). Adicionalmente ao parasitismo sexual mencionado, o esperma, difundindo-se na água, poderá fertilizar gâmetas femininos de outros ninhos (Almada, 1990), tal como pode ocorrer o roubo de ovos de ninhos vizinhos pelos machos, a fim de atrair fêmeas (DeWoody & Avise, 2001). O grau de certeza da paternidade dependerá preferencialmente dos sistemas de acasalamento e nem sempre se encontra relacionado com a ocorrência de cuidados parentais (Almada, 1990). De facto, existem sistemas monogâmicos (e.g., algumas espécies da família Acanthuridae), no entanto sem cuidados parentais (Almada, 1990; Baylis, 1981; Froese & Pauly, 2018).

#### *Sequência temporal da emissão de gâmetas.*

Dawkins & Carlisle (1976), autores da presente hipótese, recuperando de Trivers (1972) a ideia do cuidado parental como um sacrifício que designou de “cruel bind”, defenderam que o progenitor do sexo que primeiro emite os gâmetas deserta, não cuidando da

descendência, tarefa que fica a cargo do restante progenitor. A mesma hipótese permite explicar os cuidados exclusivamente maternos em taxa com fecundação interna. Dawkins & Carlisle (1976) consideraram que, entre os peixes, o macho é frequentemente o último a expulsar os gâmetas, dado que o esperma se dispersa facilmente na água, representando um risco de perda, no caso de as fêmeas desovarem primeiro. Contudo, a hipótese de Dawkins & Carlisle (1976) mostra-se, factualmente inexacta por dois motivos: em primeiro lugar, na maioria das espécies de peixes com fertilização externa, a emissão de gâmetas por ambos os sexos é simultânea (Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Loiselle, 1978); de igual modo, a deserção do primeiro que expulsa os gâmetas não ocorre obrigatoriamente: como exemplo, em algumas espécies da família Callichthyidae (Siluriformes), apesar de o esperma ser libertado antes dos gâmetas femininos, ocorre uniparentalidade masculina (Gross & Shine, 1981).

*Custos reprodutivos diferenciais para ambos os sexos.*

Na presente hipótese, parte-se dos pressupostos a seguir mencionados: (a) de um modo geral, não são requeridas a nenhum dos sexos especializações consideráveis para a prestação de cuidados parentais, com excepção da gestação interna (Gross & Sargent, 1985), pelo que tanto machos como fêmeas podem desempenhar as restantes formas de cuidados parentais (Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985); (b) o sexo do progenitor que dispensa os cuidados parentais, mediante a acção da selecção natural, corresponderá ao que sofre menos custos (Gross & Sargent, 1985); (c) o crescimento dos peixes continua após a maturação sexual e, nas fêmeas, a fecundidade aumenta com as dimensões corporais (Almada, 1990; Gross & Sargent, 1985; Sargent & Gross, 1986); (d) nos peixes da subclasse Actinopterygii a fertilização é maioritariamente externa. Tendo em conta as condições citadas, torna-se previsível a prevalência da uniparentalidade masculina. Por outras palavras, a uniparentalidade feminina apresenta mais custos do que a uniparentalidade masculina (Almada, 1990; Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985; Sargent & Gross, 1986). Dependendo o sucesso reprodutor feminino da quantidade de gâmetas produzidos (Almada, 1990; Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985) e sendo esta uma função do tamanho, as fêmeas, ao dispensarem cuidados parentais, limitam as oportunidades de alimentação e crescimento comprometendo, conseqüentemente, futuros episódios reprodutores (Almada, 1990; Blumer, 1979; Perrone & Zaret, 1979; Sargent & Gross, 1986), o que foi experimentalmente testado e

observado em *Sarotherodon galilaeus* (Linnaeus, 1758) (Cichliformes: Cichlidae) (Balshine-Earn, 1995). De facto, particularmente durante o período incubação oral o(s) progenitor(es) não se alimenta(m) e a guarda, na medida em que exige a permanência do(s) adulto(s) no substrato de reprodução, impõe no mínimo uma alimentação menos frequente, existindo mesmo espécies em que a alimentação é completamente suspensa (Blumer, 1979). Já para os machos, na medida em que produzem uma quantidade excedente de esperma para a fertilização dos gametas femininos (Almada, 1990; Baylis, 1981), o sucesso reprodutor depende antes da capacidade de obtenção de fêmeas para acasalamento (Almada, 1990; Baylis, 1978, 1981; Gross & Sargent, 1985; Sargent & Gross, 1986) e o custo mais elevado da uniparentalidade masculina, comparativamente com a uniparentalidade feminina, reside na perda de oportunidades de novos acasalamentos (Balshine-Earn, 1997; Gross & Sargent, 1985; Sargent & Gross, 1986). Porém, os machos territoriais de espécies com fertilização externa conseguem reduzir o custo relacionado com a capacidade de obtenção de fêmeas, uma vez que estas desovam nos territórios que os primeiros ocupam e defendem (Almada, 1990; Barlow, 1964; Baylis, 1978, 1981; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Loiselle, 1978; Ridley, 1978). Os custos temporais e energéticos associados à territorialidade são, pois, compensados pelo acesso mais fácil às fêmeas (Sargent & Gross, 1986). A hipótese em análise explica a predominância da uniparentalidade masculina na subclasse Actinopterygii, recorrendo a dados da sua biologia; porém, tal como as hipóteses precedentes, não permite explicar a origem dos cuidados parentais (Almada, 1990) ou da parentalidade.

#### *Territorialidade dos machos e uniparentalidade masculina.*

A hipótese em questão foi formulada, com base na elevada incidência de territorialidade reprodutora em machos actinoptérgios com uniparentalidade masculina (Almada, 1990; Baylis, 1978, 1981; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Ridley, 1978), aliada à correlação entre uniparentalidade masculina e poliginia sequencial (Gross & Sargent, 1985), bem como à supracitada redução dos custos dos cuidados parentais nos machos territoriais. De acordo com a mesma hipótese, os comportamentos territoriais dos machos associados à reprodução terão favorecido a evolução da uniparentalidade masculina (Barlow, 1964; Baylis, 1978, 1981; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Loiselle, 1978; Ridley, 1978), a partir de ancestrais territoriais sem cuidados parentais (Almada, 1990) e, conseqüentemente, sem parentalidade. Em espécies com fecundação externa e ovos

demersais (Baylis, 1978, 1981; Loiselle, 1978), face a condições de disponibilidade limitada de locais de desova, terão sido favorecidos os machos que conseguiam ocupar e manter um território (Almada, 1990; Baylis, 1978, 1981; Loiselle, 1978). A permanência no território permitiria aos machos continuar a garantir o acesso às fêmeas (Almada, 1990; Baylis, 1978, 1981; Loiselle, 1978), sendo favorecida a poliginia sequencial (Baylis, 1981). A defesa do local de acasalamento ter-se-ia estendido à defesa das posturas (Almada, 1990; Barlow, 1964; Baylis, 1981; Loiselle, 1978), tendo evoluído a uniparentalidade masculina, simultaneamente com a emergência da guarda.

A hipótese em causa apresenta, comparativamente com as precedentes, a vantagem de abordar a origem dos cuidados parentais, adiante discutida, e da uniparentalidade masculina a partir de ancestrais sem cuidados parentais e sem parentalidade, não explicando, contudo, cabalmente a evolução da territorialidade reprodutora preferencialmente nos machos (Almada, 1990). Ainda, de acordo com a hipótese em análise, se a territorialidade predispôs os machos para o desempenho de cuidados parentais, esta deverá ter antecedido o surgimento da uniparentalidade masculina. A correlação inegável entre territorialidade e uniparentalidade masculina não implica que a primeira tenha originado a última, podendo a territorialidade ter sido uma causa ou um efeito da emergência dos cuidados exclusivamente paternos (Ridley, 1978). A distribuição taxonómica mais ampla da territorialidade reprodutora, comparativamente com a distribuição dos cuidados exclusivamente paternos, estendendo-se a primeira a taxa sem cuidados parentais (Ah-King, Kvarnemo, & Tullberg, 2005; Gross & Sargent, 1985), levou a admitir que os comportamentos territoriais poderão ter estado na base da evolução da uniparentalidade masculina (Gross & Sargent, 1985). Mais recentemente, uma abordagem filogenética, mediante mapeamento de caracteres (Ah-King et al., 2005), mostrou que a territorialidade reprodutora precedeu a uniparentalidade masculina. Os mesmos autores concluíram ainda que a territorialidade reprodutora, por si própria, não seria suficiente para explicar a origem dos cuidados exclusivamente paternos, mas antes uma combinação entre territorialidade reprodutora e poliginia sequencial.

#### *Diferenças entre os sexos nas taxas de gametogénese.*

Os estudos de Baylis (1978, 1981), mais detalhadamente o último, explicaram a maior incidência da territorialidade reprodutora nos machos, com base nas taxas de gametogénese, diferentes para cada sexo. Com efeito, a espermatogénese é um processo mais rápido do que a

oogénese, o que resulta numa maior produção de espermatozóides do que de oócitos por unidade de tempo. A diferença mencionada relaciona-se com a anisogamia (Almada, 1990), sendo os gâmetas masculinos células pequenas, dotadas de mobilidade, e os gâmetas femininos, células volumosas e imóveis (e.g., Blumer, 1979). Dadas as diferenças entre as taxas de gametogénese citadas, a latência entre dois eventos reprodutores consecutivos é menor nos machos do que nas fêmeas. Adicionalmente, em cada episódio reprodutor, os machos produzem um número de gâmetas muito superior àquele que as fêmeas conseguem produzir, sendo esta diferença numérica mais acentuada nas espécies com fertilização externa (Baylis, 1981). Consequentemente, um macho que defende um território deixa mais descendentes do que uma fêmea no mesmo intervalo de tempo. Tendo sido favorecida a poliginia sequencial, os machos territoriais poderiam maximizar o seu potencial reprodutor. Contrariamente, para as fêmeas, na medida em que perderiam oportunidades de alimentação e crescimento, os custos da defesa do local da desova comprometeriam a fecundidade em futuros episódios reprodutores (Almada, 1990).

A taxa da espermatogénese superior à taxa da oogénese permitiu ainda prever que os machos se encontram sob selecção sexual (Almada, 1990; Baylis, 1981). Trivers (1972) explicou a incidência da selecção sexual nos machos com base no facto de as fêmeas dispensarem os cuidados parentais. Se, de acordo com Baylis (1981), a selecção sexual a que os machos actinoptérgios se encontram sujeitos se deve às diferenças das taxas de gametogénese entre os sexos, a selecção sexual antecedeu os cuidados parentais (Almada, 1990). Após a emergência destes últimos e da uniparentalidade masculina, poderá ter actuado a selecção pelas fêmeas de machos com cuidados parentais (Ridley, 1978). As evidências disponíveis, a seguir citadas, referem-se a taxa com guarda exclusivamente paterna. Deste modo, em todas as espécies com guarda paterna, verifica-se que as fêmeas não acasalam com machos sem ninho ou substrato preparado para a desova (Almada, 1990). Igualmente, em algumas espécies [e.g., *Cottus gobio* Linnaeus, 1758 (Scorpaeniformes: Cottidae)], as fêmeas preferem desovar em ninhos com ovos (Almada, 1990; Jamieson, 1995); o roubo de ovos, pelos machos sem ovos nos respectivos ninhos, para atrair fêmeas (DeWoody & Avise, 2001) constituirá um indicador desta preferência nas espécies em que ocorre. Ainda, em *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Gobiiformes: Gobiidae), foi observado que os machos evidenciam maior intensidade e maior qualidade de cuidados parentais na presença de fêmeas conspécificas do que na sua ausência (Pampoulie, Lindström, & St. Mary, 2004). A

preferência das fêmeas por machos cuidadores terá contribuído para a estabilização da uniparentalidade masculina, bem como da guarda (Almada, 1990).

### *Evolução da biparentalidade.*

Alguns estudos não filogenéticos têm admitido que, nos taxa com fertilização externa, a biparentalidade evoluiu da uniparentalidade masculina (Barlow, 1974; Gross & Sargent, 1985; Loiselle, 1978). A biparentalidade encontra-se associada a sistemas de acasalamento monogâmicos (Perrone & Zaret, 1979; Smith & Wootton, 1995) e a sua emergência implicou a participação das fêmeas nos cuidados parentais. Tal como anteriormente referido, para estas, comparativamente com os machos, os cuidados parentais apresentam custos acrescidos em termos de redução da fecundidade em futuras reproduções (e.g., Blumer, 1979; Gross & Sargent, 1985). Deste modo, o surgimento da biparentalidade poderá ter ocorrido em condições tais que, para as fêmeas, a sobrevivência dos descendentes compensaria os custos mencionados (Gross & Sargent, 1985). Estes autores, baseando-se no estudo de Shine (1978), propuseram que a selecção natural favoreceu a produção de ovos de maiores dimensões, o que aumentou o tempo de desenvolvimento embrionário e, conseqüentemente, a duração dos cuidados parentais, resultando numa maior sobrevivência dos descendentes. Em tais condições, as fêmeas terão passado a participar nos cuidados parentais. No entanto, conforme citado no Capítulo 1, a correlação positiva entre as dimensões dos ovos e a duração dos cuidados parentais não pode ser generalizada, dados os resultados obtidos com ciclídeos (Kolm et al., 2006). Foi também sugerido que a biparentalidade terá evoluído em condições de competição intensa por locais de oviposição, associada à sua escassez acentuada (Baylis, 1981; Loiselle, 1978), ou de elevados níveis de predação de ovos e/ou larvas (Loiselle, 1978), sendo vantajosa nas situações mencionadas a presença de ambos os progenitores na defesa das posturas. A biparentalidade tem sido observada em espécies com cuidados parentais que incluem a fase larvar, particularmente no caso da guarda de cardumes de larvas móveis (Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985; Grüter & Taborsky, 2004; Smith & Wootton, 1995). Com efeito, as larvas, fora do local de reprodução, encontram-se sujeitas a um risco acrescido de predação, exigindo a defesa por ambos os progenitores (Gross & Sargent, 1985; Grüter & Taborsky, 2004; Smith & Wootton, 1995).

Convém salientar que a biparentalidade não se traduz obrigatoriamente na execução dos mesmos comportamentos pelos progenitores. Como exemplo, muitas espécies de

ciclídeos com guarda biparental evidenciam divisão de tarefas: as fêmeas cuidam directamente dos ovos e embriões (Barlow, 1974; Keenleyside, 1983; Smith & Wootton, 1995), enquanto os machos defendem o território (Barlow, 1974; Keenleyside, 1983). Por outro lado, a biparentalidade, embora não frequentemente, pode ser sequencial como em algumas espécies de incubadores orais, como é o caso de *Eretmodus cyanostictus* Boulenger, 1898 (Cichliformes: Cichlidae): após um período de incubação pelas fêmeas, as larvas são transferidas para os machos, sendo incubadas por estes até ao estado juvenil (Grüter & Taborsky, 2004).

De um modo geral, a biparentalidade evolui se o sucesso dos cuidados parentais (i.e., a sobrevivência dos descendentes) efectuados pelos dois progenitores for significativamente maior do que daquele conseguido apenas por um progenitor (Grüter & Taborsky, 2004; Maynard Smith, 1977; Perrone & Zaret, 1979). Por outro lado, a probabilidade de deserção deve ser baixa, tanto para machos como para fêmeas (Grüter & Taborsky, 2004; Maynard Smith, 1977). Populações com rácios sexuais próximos da unidade e formação sincrónica de pares poderão reunir condições favoráveis à evolução da biparentalidade (Maynard Smith, 1977).

### ***Evolução da uniparentalidade feminina.***

De acordo com Gross & Sargent (1985), nos taxa com fecundação externa, a uniparentalidade feminina evoluiu da biparentalidade e, raramente, de ancestrais sem cuidados parentais e, conseqüentemente, sem parentalidade. Por outro lado, nos taxa com fecundação interna, a uniparentalidade feminina, principalmente relacionada com a gestação interna, evoluiu directamente da ausência de cuidados parentais. Será abordada, de seguida, a evolução da uniparentalidade feminina a partir da biparentalidade.

Na secção anterior, foi mencionada a associação entre biparentalidade e monogamia (e.g., Perrone & Zaret, 1979). Porém, a relação monogâmica de pares biparentais pode tornar-se instável (Gross & Sargent, 1985; Smith & Wootton, 1995): face a alterações ecológicas (e.g., relaxamento da pressão predatória, ou aumento das oportunidades de novos acasalamentos), os machos tenderão a desertar (Gross & Sargent, 1985; Smith & Wootton, 1995), dado o seu potencial reprodutor, geralmente superior ao das fêmeas (Baylis, 1981), conforme anteriormente referido. De igual modo, foi sugerido que a guarda biparental com divisão de tarefas favoreceu o abandono dos descendentes pelos machos, uma vez que as

fêmeas cuidam directamente dos ovos e embriões, enquanto os machos passam mais tempo fora do substrato de reprodução, sendo maiores as possibilidades de interacção com outras fêmeas (Townshend & Wootton, 1985). A deserção pelos machos terá possibilitado a evolução da uniparentalidade feminina (Gross & Sargent, 1985). Em *Herotilapia multispinosa* (Günther, 1867) (Cichliformes: Cichlidae), que exhibe guarda biparental com divisão de tarefas (Keenleyside, 1983) e em *Sarotherodon galilaeus* (Cichlidae), que evidencia incubação oral biparental (Balshine-Earn & Earn, 1998) foram experimentalmente manipulados os rácios sexuais; o abandono dos descendentes pelos machos foi significativamente maior com rácios enviesados para fêmeas do que nas restantes situações (i.e., rácios iguais e rácios enviesados para machos). Igualmente, um estudo filogenético da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade na família Cichlidae mostrou que a biparentalidade originou os cuidados uniparentais, maioritariamente a uniparentalidade feminina (Goodwin et al., 1998).

A evolução mais rara da uniparentalidade feminina a partir de ancestrais sem cuidados parentais, nos taxa com fertilização externa, dever-se-á aos custos dos cuidados maternos, em termos de futuras reproduções (Gross & Sargent, 1985). Os autores em questão associaram a evolução dos cuidados exclusivamente maternos, nas condições citadas, às espécies em que ocorre apenas um único evento reprodutor (i.e., espécies semélpas), não perdendo as fêmeas, conseqüentemente, futuras oportunidades de reprodução. É o caso das espécies de *Oncorhynchus* Suckley, 1861 (Salmoniformes: Salmonidae), em que as fêmeas guardam as posturas até à morte (Gross & Sargent, 1985; Smith & Wootton, 1995). Ao contrário, os cuidados maternos evoluíram facilmente nos taxa com fertilização interna (Gross & Sargent, 1985) – refira-se a forte correlação entre fecundação interna e uniparentalidade feminina, mencionada no Capítulo 1 (e.g., Gross & Shine, 1981). Na presença de fecundação interna, a uniparentalidade feminina encontra-se principalmente associada à gestação interna (Gross & Shine, 1981), o que pressupõe que esta forma de cuidados parentais tenha sido favorecida pela selecção natural, já que é exibida pela maioria dos taxa com fertilização interna (Gross & Sargent, 1985).

### **Evolução dos cuidados parentais.**

Tal como anteriormente mencionado, alguns estudos (Barlow, 1964; Baylis, 1978, 1981; Gross & Sargent, 1985; Loiselle, 1978) sugeriram que, na subclasse Actinopterygii, os cuidados parentais surgiram em machos com territorialidade reprodutora, pertencentes a taxa

com fecundação externa e ovos demersais, a partir de ancestrais territoriais sem cuidados parentais, sendo a guarda a forma exibida. Dos estudos citados destaca-se a hipótese de Baylis (1981), que explicou a origem dos cuidados parentais com base em dois tópicos: (a) a variabilidade ambiental; (b) as diferenças das taxas de gametogénese entre os sexos. Com efeito, o autor em questão, constatando a maior incidência de cuidados parentais em ambientes de água doce do que em ambientes marinhos, propôs um modelo de origem dos cuidados parentais preferencialmente em ecossistemas de água doce, os quais, dado o seu confinamento, seriam consideravelmente desfavoráveis a espécies com ovos pelágicos, não permitindo a dispersão destes últimos. De igual modo, os rios, constituindo pequenas massas de água, possuiriam maior diversidade de micro-habitats a curta distância, comparativamente com os ambientes marinhos. A variabilidade ambiental reflectir-se-ia na disponibilidade de locais propícios ao desenvolvimento de ovos demersais e à sua protecção contra predadores, tendo evoluído nos peixes a selectividade para os sítios de postura. Constituindo a disponibilidade dos locais de oviposição um factor limitante, terá evoluído a territorialidade reprodutora nos machos, devido a apresentarem maiores taxas de gametogénese do que as fêmeas, conforme acima discutido. A defesa dos territórios de desova terá passado a incluir a defesa das posturas (e.g., Baylis, 1981; Loiselle, 1978), sem um aumento significativo do repertório comportamental dos machos, mantendo-se os comportamentos agonísticos já existentes (Almada, 1990; Loiselle, 1978). Por outro lado, os comportamentos de limpeza presentes na guarda poderão ter derivado de actividades de preparação do substrato para a reprodução (Almada, 1990).

Os ambientes caracterizados por instabilidade temporal (i.e., variações bruscas das condições ambientais num curto intervalo de tempo), pelo contrário, mostrar-se-iam desfavoráveis à evolução da guarda. É o caso dos ambientes marinhos costeiros e dos estuários, sujeitos aos ciclos das marés; igualmente, nos rios podem ocorrer variações drásticas dos níveis de água, bem como da temperatura e da concentração de oxigénio (Baylis, 1981). Nas condições citadas terá sido favorecida a evolução dos diferentes tipos de transporte sensu Balon (1975), o que permitiria que os descendentes não permanecessem no mesmo local em condições adversas (Baylis, 1981). Entre as formas de transporte mencionadas, a incubação oral terá evoluído da guarda (Almada, 1990; Baylis, 1981; Goodwin et al., 1998; Oppenheimer, 1970; Rüber, Britz, Tan, Ng, & Zardoya, 2004), o que é sugerido "a priori" pelos comportamentos de manipulação oral frequentemente associados à

guarda (Almada, 1990; Oppenheimer, 1970). Deste modo, actividades como a transferência de ovos e/ou larvas para outros locais ter-se-iam intensificado até os descendentes passarem a permanecer na cavidade bucal do(s) progenitor(es) durante todo o tempo de incubação, sendo a alteração mais significativa a substituição dos movimentos de ventilação das posturas, através das barbatanas, pelos movimentos de reposicionamento rotativo na boca do(s) progenitor(es) (Oppenheimer, 1970). Adicionalmente à instabilidade temporal, foi sugerido que a escassez de sítios de oviposição, levando a uma intensa competição por estes, tal como o aumento acentuado do risco predatório para os descendentes, condições favoráveis à evolução da biparentalidade em espécies com guarda (e.g., Loisel, 1978), terão igualmente favorecido a evolução da incubação oral (Oppenheimer, 1970), pelo que a biparentalidade e a incubação oral poderão ter sido soluções evolutivas alternativas face a pressões ambientais semelhantes (i.e., escassez de locais de desova e aumento da predação). De facto, em oposição à guarda biparental, a incubação oral é maioritariamente uniparental (Oppenheimer, 1970). O transporte de ovos na superfície corporal poderá ter evoluído da guarda (Almada, 1990; Baylis, 1981), tendo igualmente conferido aos descendentes maior protecção contra predadores (Baylis, 1981). Já a gestação interna, ao contrário das restantes formas de cuidados parentais, dependeu da evolução prévia da fertilização interna, tendo evoluído de uma condição de oviparidade (e.g., Blackburn, 2015), independentemente da presença ou da ausência de outros cuidados parentais nos ancestrais. A evolução da fecundação interna foi acompanhada de adaptações morfológicas (Gross & Sargent, 1985; Mank et al., 2005) e fisiológicas (Mank et al., 2005) dos sistemas reprodutores e não só possibilitou (Gross & Sargent, 1985) como terá favorecido a retenção dos ovos no sistema reprodutor feminino (Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981). A gestação interna proporcionou aos ovos e embriões uma protecção eficaz contra predadores (Baylis, 1981), aumentando substancialmente a sobrevivência dos descendentes (Gross & Sargent, 1985). Às fêmeas, nas formas matrotóxicas, permitiu um menor investimento na oogénese mediante a redução da quantidade de vitelo dos oócitos (Wourms, 1981).

## **Capítulo 4. Inferência Filogenética da Evolução dos Cuidados Parentais e da Parentalidade na Subclasse Actinopterygii**

A abordagem filogenética actual da evolução de caracteres comportamentais consiste na associação dos estados destes últimos a filogenias (i.e., mapeamento de caracteres) (Almada & Robalo, 2008), possibilitando a reconstituição histórica da evolução dos comportamentos (Almada & Robalo, 2008; Goodwin et al., 1998). Deste modo, a fiabilidade das filogenias revela-se essencial à compreensão da evolução dos caracteres mapeados. Face ao exposto, o presente capítulo inicia-se com uma revisão sucinta relativa a filogenias, particularmente de peixes actinoptérgios, após o que será abordada a temática em foco.

### **Filogenias: Revisão de conceitos.**

De um modo geral, as filogenias são representações em árvore que traduzem as relações evolutivas entre organismos (Page & Holmes, 1998), sob a assunção de que todos os seres vivos possuem uma origem comum (Darwin, 1859). As árvores filogenéticas ou topologias consistem em nodos, que se ramificam em braços, representando o nodo mais basal o ancestral comum, os nodos intermédios, hipotéticos ancestrais intermédios, e os nodos terminais os taxa em análise, também designados taxa terminais (Page & Holmes, 1998). A fim de determinar o ancestral comum, bem como os estados ancestrais, torna-se necessário atribuir uma raiz à árvore, sendo, para o efeito, seleccionada pelo menos uma espécie como “outgroup” ou grupo irmão, que representa o grupo taxonómico filogeneticamente mais próximo do grupo em análise (Vandamme, 2009). Numa topologia completamente resolvida, com excepção dos nodos terminais, cada nodo liga-se a dois braços (i.e., ocorre obrigatoriamente bifurcação), não existindo politomias (i.e., multifurcação de nodos) (Page & Holmes, 1998). As filogenias, nomeadamente aquelas de base molecular, são inferidas com recurso a diversos métodos, dos quais se citam a Máxima Parcimónia, a Máxima Verosimilhança (Page & Holmes, 1998; Vandamme, 2009) e a Inferência Bayesiana (Huelsenbeck, Ronquist, Nielsen, & Bollback, 2001). A Máxima Parcimónia infere as topologias que requerem o menor número de passos evolutivos (Page & Holmes, 1998), ao passo que a Máxima Verosimilhança, analisando a probabilidade das sequências dados os parâmetros fornecidos (e.g., modelos evolutivos), escolhe a melhor árvore, ou seja, aquela em

que a probabilidade em questão é máxima (Vandamme, 2009). A Inferência Bayesiana analisa as probabilidades das topologias, dadas as sequências (i.e., probabilidades posteriores) (Huelsenbeck et al., 2001). Ao contrário da Máxima Parcimónia, tanto a Máxima Verosimilhança como a Inferência Bayesiana requerem a especificação do(s) modelo(s) evolutivo(s) (Van de Peer, 2009). Tendo em conta os caracteres utilizados na inferência de uma dada filogenia, consideram-se o estado ancestral, (i.e., estado primitivo ou plesiomorfia) e os estados derivados (i.e., apomorfias), resultantes de evolução divergente, sendo que as apomorfias partilhadas constituem as sinapomorfias (Page & Holmes, 1998). As classificações filéticas (e.g., Greenwood, Rosen, Weitzman, & Myers, 1966; Nelson, 2006) assentam nas relações filogenéticas entre taxa. Anteriormente ao advento da biologia molecular e ao seu desenvolvimento, as relações filogenéticas eram estabelecidas com base em caracteres morfológicos, correspondendo as árvores resultantes a cladogramas, uma vez que não eram considerados, na sua construção, o tempo de evolução nem as dimensões dos braços (Page & Holmes, 1998). Refiram-se, nos peixes, as classificações propostas para níveis taxonómicos amplos (e.g., Greenwood et al., 1966; Nelson, 2006) ou para níveis taxonómicos intermédios (e.g., Greenfield, Winterbottom, & Collette, 2008). Porém, nas filogenias com base exclusivamente morfológica é frequentemente encontrado um elevado grau de homoplasia (Greenfield et al., 2008). A homoplasia ou evolução de estados semelhantes em taxa filogeneticamente pouco relacionados encontra-se associada a evolução convergente ou a evolução paralela (Page & Holmes, 1998). Com o desenvolvimento da biologia molecular, surgiram as primeiras filogenias baseadas em caracteres moleculares, inicialmente proteínas, dado que estas foram as primeiras moléculas cujas unidades estruturais (i.e., aminoácidos) foram analisadas (Felsenstein, 1996). Só com o desenvolvimento das técnicas de amplificação de genes (i.e., PCR, do inglês “polymerase chain reaction”) o ADN passou a ser largamente utilizado na análise filogenética, através da sequenciação de genes (Stepien & Kocher, 1997). Paralelamente, diversas filogenias combinam dados morfológicos e moleculares (e.g., Goodwin et al., 1998; Mank et al., 2005).

As filogenias exclusivamente baseadas em ADN mitocondrial foram amplamente utilizadas em animais (Blier, Dufresne, & Burton, 2001). Com efeito, o ADN mitocondrial encontra-se facilmente disponível, devido ao maior número de cópias comparativamente com o ADN nuclear, o que se relaciona com a abundância de mitocôndrias nas células metabolicamente activas (Gupta, Bhardwaj, Sharma, Pal, & Kumar, 2015). Adicionalmente, o

genoma mitocondrial (i.e., mitogenoma) é pequeno (Gupta et al., 2015), haplóide, de origem predominantemente materna e aparentemente não recombinante (Gupta et al., 2015; Stepien & Kocher, 1997), devendo-se a sua evolução preferencialmente a mutações (Gupta et al., 2015). Nos animais, ao contrário das plantas (Galtier, 2011), a taxa de substituição de nucleótidos do ADN mitocondrial é superior àquela que ocorre no ADN nuclear (Blier et al., 2001; Gupta et al., 2015; Stepien & Kocher, 1997), devido à deficiência de mecanismos de reparação de ADN (Ballard & Dean, 2001); conseqüentemente, o uso de ADN mitocondrial revela-se vantajoso na inferência filogenética em níveis taxonómicos intermédios e baixos (Gupta et al., 2015; Stepien & Kocher, 1997). O genoma mitocondrial inclui uma região codificante, que é transcrita, e uma região não codificante, a região controlo, reguladora da replicação e da transcrição (Taanman, 1999); nos vertebrados, a região transcrita compreende 37 genes, 13 dos quais codificam cadeias polipeptídicas de proteínas que participam na fosforilação oxidativa, 22 especificam moléculas de ARN de transferência e os dois restantes, ARN ribossómico (subunidades 12S e 16S) (Blier et al., 2001; Gupta et al., 2015; Taanman, 1999). A região controlo apresenta uma taxa de mutação superior à dos genes codificantes (Gupta et al., 2015), pelo que esta região se mostra mais adequada a estudos populacionais e a filogenias que não ultrapassem o nível do género (Stepien & Kocher, 1997); em níveis taxonómicos mais amplos, a evolução rápida conduz à saturação (i.e., ocorrência de todas as substituições possíveis de nucleótidos) (Stepien & Kocher, 1997), da qual pode resultar homoplasia (Rubinoff & Holland, 2005), não permitindo determinar com precisão as relações filogenéticas entre os taxa em análise (Stepien & Kocher, 1997). Os genes da região transcrita não apresentam, de igual modo, a mesma taxa de evolução: os genes codificantes de cadeias polipeptídicas evidenciam diferentes taxas de substituição (Blier et al., 2001); os genes do ARN ribossómico (i.e., genes das subunidades 12S e 16S) mostram ser os mais conservados, em particular o gene da subunidade 16S, motivo pelo qual os dois genes citados constituem marcadores adequados a filogenias profundas (Stepien & Kocher, 1997).

Muitas filogenias foram inferidas através da sequenciação de um único gene mitocondrial (e.g., citocromo b: Doadrio & Domínguez, 2004; subunidade 2 da NADH desidrogenase – ND2: Klett & Meyer, 2002; subunidade 12S: Stepien, Dillon, Brooks, Chase, & Hubers, 1997). Contudo, a inferência filogenética proveniente de apenas um ou poucos genes mitocondriais revela-se insuficiente para determinar com precisão a reconstituição da história evolutiva dos taxa (Pollock, Eisen, Doggett, & Cummings, 2000; Zardoya & Meyer,

1996), ao passo que o aumento do número de genes utilizados confere um maior grau de informação que resulta em filogenias mais fiáveis (Pollock et al., 2000). Nos teleósteos [i.e., subdivisão Teleostei sensu Nelson et al. (2016)], os mitogenomas, com exclusão da região controlo, mostraram constituir marcadores adequados a filogenias profundas (Inoue, Miya, Tsukamoto, & Nishida, 2001; Miya, Kawaguchi, & Nishida, 2001; Miya & Nishida, 2000), tendo permitido apoiar relações filogenéticas previamente estabelecidas com base morfológica (e.g., Miya & Nishida, 2000), bem como testar hipóteses filogenéticas controversas (e.g., Inoue et al., 2001) ou mesmo rejeitar a monofilia e/ou a posição filogenética de taxa reconhecidos (Miya, Satoh, & Nishida, 2005; e.g., Miya et al., 2003). Todavia, dado que o ADN mitocondrial não representa o genoma inteiro, a análise filogenética requer a inclusão de informação proveniente de genes nucleares (Betancur-R. et al., 2013), o que foi possível após o desenvolvimento de diversos marcadores nucleares (e.g., Li, Ortí, Zhang, & Lu, 2007). Na inferência de uma filogenia profunda, os genes nucleares utilizados devem ser preferencialmente exões, uma vez que os intrões, com maior taxa de mutação, sofrem saturação (Li et al., 2007). Igualmente, de acordo com os mesmos autores, devem ser seleccionados genes ortólogos, ou seja, genes homólogos, cuja evolução resultou de eventos de especiação (Huynen & Bork, 1998), traduzindo a história evolutiva das espécies (Huynen & Bork, 1998; Li et al., 2007), ao contrário dos genes parálogos (i.e., genes homólogos, que experimentaram duplicações anteriores à especiação), os quais podem tornar pouco clara a história evolutiva dos taxa (Li et al., 2007). Face ao exposto, as filogenias passaram a incluir um número crescente de genes nucleares. A título de exemplo, no estudo de Li et al. (2007) foram utilizados 10 exões nucleares; já a filogenia da subclasse Actinopterygii, conduzida por Betancur-R. et al. (2013) baseou-se em 21 marcadores: um gene mitocondrial e 20 genes nucleares, maioritariamente exões. Mais recentemente, com o aumento da disponibilidade de genomas completos e com o desenvolvimento das técnicas de obtenção de transcriptomas [i.e., total de ARN de uma célula, transcrito dos genes activos, posteriormente convertido em ADN complementar via transcrição reversa (Wang, Gerstein, & Snyder, 2009)], uma filogenia da mesma subclasse envolveu 1 105 exões ortólogos, provenientes de transcriptomas e de genomas de um total de 303 espécies de peixes actinoptérgios (Hughes et al., 2018).

### **Estudos filogenéticos da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade.**

Vários autores estudaram as transições entre estados de cuidados parentais e de parentalidade nos peixes actinoptérgios, procurando um ou mais percursos evolutivos que permitissem explicar a evolução dos caracteres citados. Tal como mencionado no Capítulo 3, foi sugerido que, nos taxa com fertilização externa, a guarda evoluiu da ausência de cuidados parentais e terá originado formas de cuidados parentais mais especializadas, como a incubação oral e o transporte externo de ovos, mostrando-se mais evidente a relação da guarda com a primeira do que com a última (e.g., Baylis, 1981). Outros estudos não filogenéticos (e.g., Barlow, 1974; Gross & Sargent, 1985) sugeriram padrões de transições sequenciais para explicar a evolução da parentalidade. Barlow (1974), com base nos comportamentos reprodutores dos ciclídeos e nas formas de parentalidade que ocorrem nesta família, e tendo em conta que a uniparentalidade masculina constitui o estado prevalente nos peixes ósseos, propôs uma progressão de estados de parentalidade a partir da uniparentalidade masculina, traduzida pela sequência «uniparentalidade masculina, biparentalidade, biparentalidade com divisão de tarefas, uniparentalidade feminina». Gross & Sargent (1985), baseando-se nas relações custo/benefício abordadas no Capítulo 3, inferiram para os taxa com fertilização externa a sequência de transições «ausência de cuidados parentais, cuidados exclusivamente paternos, cuidados biparentais, cuidados exclusivamente maternos», como principal percurso evolutivo, e a transição menos frequente «ausência de cuidados parentais, cuidados exclusivamente maternos» para espécies semélpas. Os mesmos autores, relativamente aos taxa com fecundação interna, propuseram a transição «ausência de cuidados parentais, cuidados exclusivamente maternos», correspondendo estes últimos em larga maioria à gestação interna.

O primeiro estudo filogenético da evolução da parentalidade em peixes actinoptérgios foi conduzido por Gittleman (1981) numa pequena amostra, conforme o próprio autor reconheceu. Gittleman (1981), recorrendo à literatura, identificou transições aos níveis da família e do género, determinou a sua direccionalidade, através de uma metodologia utilizada na inferência histórica de sequências de fósseis, e concluiu que o percurso evolutivo mais provável nos peixes com fecundação externa terá ocorrido através da sequência evolutiva «ausência de cuidados parentais, cuidados exclusivamente paternos, cuidados biparentais, cuidados exclusivamente maternos», diversas vezes referida como modelo “stepping-stone” (e.g., Mank et al., 2005), pelo facto de a evolução da parentalidade apresentar

direccionalidade, ocorrendo através de passos sequenciais intermédios, da ausência de parentalidade para a uniparentalidade feminina. Refira-se que Gittleman (1981) identificou transições em taxa comportamentalmente muito variáveis, cujo sentido não foi possível determinar, as quais foram conseqüentemente excluídas da sua análise. Almada (1990) estudou a origem e a evolução dos cuidados parentais em 87 famílias de peixes ósseos [classe Osteichthyes sensu Nelson, 1984 (citado por Almada, 1990; Nelson, 2006)], 84 das quais pertencentes à subclasse Actinopterygii e as restantes à subclasse Sarcopterygii. Para tal, o autor recorreu a análises estatísticas das associações dos cuidados parentais, incluindo a sua ausência, aos níveis intra-familiar e intra-ordinal, tendo sido utilizadas todas as famílias em que pelo menos uma espécie apresentasse cuidados parentais. É de referir que cada categoria de cuidado parental continha o tipo de parentalidade (e.g., guarda de ovos pelo macho), permitindo que ambas as componentes fossem separadamente descritas nos resultados. O autor concluiu que, em termos de parentalidade, a sequência evolutiva proposta por Gittleman (1981) terá sido aquela que ocorreu na maioria das linhagens, embora não excluindo a possibilidade de outros caminhos evolutivos, como a evolução da uniparentalidade feminina a partir da ausência de cuidados parentais e de parentalidade, originando a biparentalidade, ou a transição directa dos cuidados exclusivamente paternos para os cuidados exclusivamente maternos. Almada (1990) constatou que os episódios de evolução da parentalidade foram mais frequentes do que os de evolução dos cuidados parentais, ou seja, foram observadas diversas transições em que apenas variava o sexo cuidador, mantendo-se o comportamento parental. Ainda de acordo com Almada (1990), a ausência de cuidados parentais mostrou ser a condição ancestral na maioria das linhagens, a partir da qual evoluiu a guarda, que originou recorrentemente a incubação oral. O transporte externo de ovos revelou uma origem incerta, podendo no entanto ter evoluído da guarda ou da ausência de cuidados parentais. A gestação interna não mostrou qualquer relação com as outras formas de cuidados parentais, sendo possível que a sua evolução tenha ocorrido directamente da ausência de cuidados parentais.

No trabalho de Goodwin et al. (1998), os cuidados parentais e a parentalidade foram tratados como caracteres distintos e mapeados numa super-árvore que incluiu 89 % dos géneros da família Cichlidae; os ciclídeos exibem guarda e incubação oral, sendo as formas de parentalidade predominantes a biparentalidade e a uniparentalidade feminina. Relativamente aos cuidados parentais, os autores concluíram que a guarda constitui o estado ancestral e originou diversas vezes a incubação oral (i.e., evoluções independentes). No que

diz respeito à parentalidade, a biparentalidade mostrou ser o estado ancestral e originou recorrentemente a uniparentalidade, predominantemente a uniparentalidade feminina. Tal como Almada (1990), estes autores constataram a ocorrência de maior número de transições entre estados de parentalidade do que de cuidados parentais tendo a primeira revelado maior instabilidade evolutiva do que a última. Klett & Meyer (2002), através de uma metodologia idêntica, embora utilizando filogenias de ciclídeos mais recentes para a construção da super-árvore, corroboraram os percursos evolutivos propostos por Goodwin et al. (1998). Rüber et al. (2004) estudaram a evolução da incubação oral no género *Betta* Bleeker, 1849 (Anabantiformes: Osphronemidae), em que esta forma de cuidado parental coexiste com a guarda, sendo ambas desempenhadas pelos machos. A metodologia foi idêntica àquela descrita nos estudos com ciclídeos. Contudo, os resultados foram inconclusivos, não tendo sido possível determinar o estado ancestral, o que os autores atribuíram a um número elevado de transições evolutivas no género em causa. Outro estudo de mapeamento de caracteres (Goodwin et al., 2002) mostrou que a gestação interna evoluiu recorrentemente a partir da oviparidade nos peixes da subclasse Actinopterygii, não tendo sido registadas reversões ao estado ancestral.

Mank et al. (2005) investigaram a origem e a evolução da parentalidade na subclasse Actinopterygii, bem como a sua relação com o tipo de fertilização. Para o efeito, a parentalidade e o modo de fertilização foram mapeados numa super-árvore incluindo 228 famílias. A ausência de parentalidade foi inferida como estado ancestral, tal como nos estudos filogenéticos prévios (Almada, 1990; Gittleman, 1981) não restritos a grupos taxonómicos em que todos os seus representantes evidenciam cuidados parentais. No entanto, a evolução da parentalidade mostrou resultados surpreendentes: a partir do estado ancestral evoluíram independentemente a uniparentalidade masculina, a uniparentalidade feminina e a biparentalidade, tendo sido observadas algumas reversões da uniparentalidade masculina ao estado ancestral. Nos taxa com fecundação externa evoluíram principalmente a uniparentalidade masculina e os poucos casos existentes de biparentalidade, tendo sido rara a evolução da uniparentalidade feminina, a qual evoluiu predominantemente nos taxa com fecundação interna. Os resultados do estudo em análise não apoiaram a existência de transições sequenciais entre formas de parentalidade, pelo que se mostraram inconsistentes com o modelo stepping-stone.

De um modo geral, os estudos filogenéticos constataram a labilidade evolutiva dos caracteres em análise; particularmente, os trabalhos de mapeamento de caracteres citados registaram a ocorrência de múltiplas origens ou mesmo de reversões de estado, o que se revela consistente com outros trabalhos contemplando a evolução de caracteres comportamentais (e.g., Almada & Robalo, 2008).

## Capítulo 5. Objectivos

Conforme anteriormente mencionado, com a presente dissertação, pretende-se conhecer a origem e a evolução dos cuidados parentais e da parentalidade na subclasse Actinopterygii. Para o efeito, formulam-se os objectivos a seguir descritos.

1. Proceder a uma revisão actualizada da distribuição dos cuidados parentais e da parentalidade nas famílias de peixes Actinopterygii, expressa através de uma base de dados construída a partir da base de dados de Almada (1990).

2. Avaliar, através de mapeamento de caracteres, as transições evolutivas entre os vários estados de cuidados parentais e de parentalidade, a fim de testar hipóteses que se referem preferencialmente aos taxa que evidenciam cuidados parentais que podem ser desempenhados por qualquer dos sexos, uma vez que é relativamente a estes que as transições evolutivas respeitantes aos cuidados parentais e à parentalidade se encontram menos esclarecidas. Já a evolução da gestação interna de um estado de oviparidade, independentemente das restantes categorias de cuidados parentais, terá sido condicionada pela evolução anterior da fecundação interna.

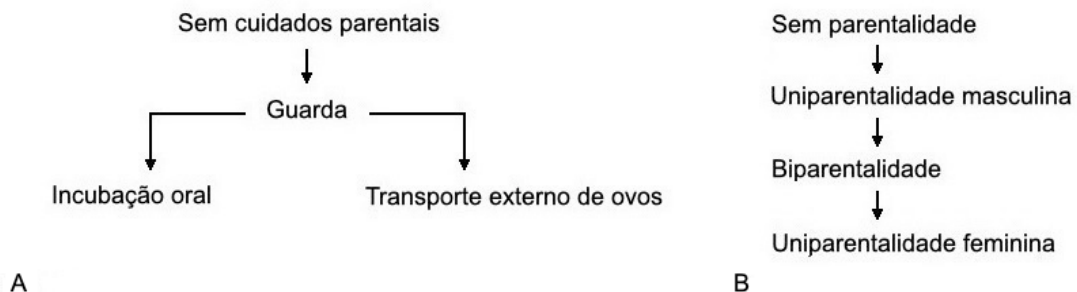


Figura 5. Possíveis transições evolutivas entre formas de cuidados parentais e de parentalidade. A – cuidados parentais; B – parentalidade.

De acordo com a maioria dos estudos prévios, os cuidados parentais e a parentalidade evoluíram de uma condição ancestral de ausência de cuidados parentais e de parentalidade. Por um lado, a guarda originou formas mais especializadas de cuidados parentais e, por outro, no decurso da evolução da parentalidade, a biparentalidade constituiu um passo evolutivo intermédio entre a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina. Deste modo, foram formuladas especificamente as hipóteses a seguir indicadas. Relativamente à evolução

dos cuidados parentais: (a) a guarda evoluiu da ausência de cuidados parentais; (b) a guarda de ovos e/ou larvas originou a incubação oral; (c) o transporte externo de ovos evoluiu da guarda; no que respeita à evolução da parentalidade, terão ocorrido sequencialmente as seguintes transições: (d) a uniparentalidade masculina evoluiu da ausência de parentalidade; (e) a uniparentalidade masculina originou a biparentalidade; (f) a uniparentalidade feminina evoluiu da biparentalidade. As hipóteses supracitadas podem ser sistematizadas segundo os esquemas A e B da Figura 5.

## Métodos

A presente secção engloba dois aspectos distintos: (a) a construção de uma base de dados, a partir da base de dados de Almada (1990), com a finalidade de cumprir o objectivo 1; (b) os mapeamentos de cuidados parentais e parentalidade efectuados em filogenias com base em dados moleculares, a fim de testar as hipóteses expressas no objectivo 2.

### Base de Dados

Foi efectuada uma pesquisa exaustiva de informação referente aos caracteres em estudo (i.e., cuidados parentais e parentalidade) no maior número possível de famílias actualmente existentes da subclasse Actinopterygii, com recurso ao Fishbase (Froese & Pauly, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b, 2014, 2017, 2018) e às publicações disponíveis em revistas científicas e livros. As diferentes famílias foram pesquisadas ao nível da espécie recorrendo ao Fishbase (Froese & Pauly, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b, 2014, 2017, 2018, 2019) e a artigos de revistas científicas (e.g., Britz, 2004), bem como ao nível do género (e.g., Winemiller, Agostinho, & Caramaschi, 2008) e ao nível familiar (e.g., Esguícero & Arcifa, 2010). A composição genérica e específica das famílias respeitou a classificação de Nelson et al. (2016). Igualmente, procedeu-se ao enquadramento taxonómico das ordens (Anexo I) e das famílias (Anexo II) segundo Nelson et al. (2016). A categorização e a terminologia dos cuidados parentais foram baseadas em Almada (1990). Com efeito, foram definidas categorias de cuidados parentais não hierarquizadas, não se tendo procedido porém à discriminação dos diferentes tipos de guarda, uma vez que, relativamente a muitas taxa, não era fornecida informação respeitante ao(s) estado(s) de desenvolvimento sobre os quais incidia a referida guarda. Consequentemente, as formas de guarda estabelecidas por Almada (1990) foram aglutinadas numa só categoria. Deste modo, foram consideradas as seguintes categorias de cuidados parentais: sem cuidados parentais; guarda, dirigida esta aos ovos e/ou às larvas; incubação oral; transporte externo de ovos; gestação interna. Relativamente à ocultação dos ovos, constataram-se comportamentos muito diversos, desde o enterrar explícito, como em muitos salmonídeos, ao expelir os ovos que caíam nos intervalos das pedras do fundo dos rios. Principalmente, tal como referido no Capítulo 2, esta categoria tanto abrange peixes que escondem zigotos como aqueles que ocultam gâmetas, encontrando-se o último

comportamento fora do âmbito da definição de cuidados parentais adoptada (i.e., investimento pós-fertilização). Por motivos de uniformização e dado que o comportamento em questão constitui uma forma muito rudimentar de cuidado parental, considerando as espécies que ocultam os zigotos, incluiu-se a ocultação dos ovos na ausência de cuidados parentais, constituindo de facto a categoria «sem cuidados parentais» a guilda reprodutiva dos «não-guardas», sensu Balon (1975).

Os tipos de parentalidade foram classificados de acordo com a seguinte terminologia: sem parentalidade, coincidente com a ausência de cuidados parentais; uniparentalidade masculina; uniparentalidade feminina; biparentalidade; parentalidade desconhecida, esta última no caso da presença de cuidados parentais, mas desconhecimento do(s) sexo(s) do(s) progenitor(es) cuidador(es). As famílias foram consideradas polimórficas para cada carácter, no caso de apresentarem mais do que um estado, desde que ocorrendo numa percentagem mínima de 20 %, a fim de prevenir a sobrevalorização em casos isolados de cuidados parentais e parentalidade. As proporções relativas entre os estados de cada carácter foram obtidas através da pesquisa das famílias ao nível da espécie, quando possível. Com efeito, constatou-se que na maioria das famílias a informação por espécie era escassa ou mesmo omissa. Deste modo, para as famílias com uma cobertura de espécies inferior a 5 % e sem informação adicional a um nível taxonómico superior, os caracteres em causa foram considerados desconhecidos. Relativamente às famílias com uma amostragem de espécies incompleta, foram combinados os dados por espécie com informação a um nível taxonómico superior (e.g., Serrasalminidae, Characidae). As famílias classificadas como não-guardas e como guardas (Froese & Pauly, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b, 2014, 2017, 2018, 2019), sem informação adicional, foram consideradas respectivamente sem cuidados parentais e guardas com parentalidade desconhecida. Para as famílias cujas proporções relativas de estados não puderam ser avaliadas, pelos motivos acima mencionados, foi seguida a informação proveniente da literatura disponível.

Adicionalmente, e tendo em conta as correlações entre parentalidade e tipo de fertilização anteriormente citadas, procurou-se para cada família informação acerca do modo de fecundação (i.e., fecundação externa versus fecundação interna), tendo-se considerado que a fecundação interna ocorre no interior do corpo da fêmea e a fecundação externa, fora do corpo da fêmea. Para o efeito, recorreu-se ao Fishbase (Froese & Pauly, 2017, 2018, 2019) e à literatura científica disponível (e.g., Hastings & Petersen, 2010; Mank et al., 2005). Tal como

em relação aos cuidados parentais e à parentalidade, as famílias foram classificadas como polimórficas, desde que o segundo estado ocorresse numa percentagem mínima de 20 %, quando foi possível conhecer as proporções relativas dos estados.

### **Mapeamentos Efectuados**

No âmbito do objectivo 2, anteriormente mencionado, foram formuladas hipóteses relativas às transições evolutivas entre estados de cuidados parentais e entre estados de parentalidade, a serem testadas através de mapeamentos em filogenias moleculares. Os taxa seleccionados para cada mapeamento, obedecendo ao critério geral da variabilidade comportamental respeitante aos caracteres em análise, foram os seguintes: coorte Osteoglossomorpha; ordem Siluriformes; subclasse Actinopterygii. Na coorte Osteoglossomorpha, o repertório comportamental exibido, incluindo a ausência de cuidados parentais, a guarda e a incubação oral e, relativamente à parentalidade, a ausência de parentalidade e a presença de uniparentalidade masculina e uniparentalidade feminina, embora a última com uma incidência inferior a 20 % na família em que ocorre, permitiriam testar as hipóteses (a), (b) e (d), bem como investigar a origem da uniparentalidade feminina. A fim de testar todas as hipóteses formuladas, foi seleccionada a ordem Siluriformes, dada a presença de todas as categorias de cuidados parentais previamente definidas, com excepção da gestação interna, e de todos os tipos de parentalidade. O conhecimento das transições evolutivas a uma escala global, através do mapeamento da subclasse Actinopterygii, possibilitaria a detecção de padrões evolutivos predominantes. Os estudos efectuados na coorte Osteoglossomorpha constituem abordagens preliminares da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade em peixes actinoptérgios. A seguir descrevem-se os métodos gerais aplicados aos taxa mencionados. As especificidades poderão ser encontradas nas respectivas subsecções.

As filogenias para mapeamento foram obtidas de dois modos: adaptação de filogenias existentes e construção de filogenias de mitogenomas depositados no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Para a construção das mito-filogenias, foi excluída a região controlo, devido à sua extrema variabilidade, e os 37 genes constituintes dos mitogenomas (13 genes codificantes de proteínas ou subunidades proteicas, dois genes de

ARN ribossômico e 22 genes dos ARN de transferência) foram separados com o BioEdit versão 7.1.3 (Hall, 2011), alinhados independentemente, com o ClustalX versão 2.1 (Larkin et al., 2007) e com o T-Coffee (Di Tommaso et al., 2011), e concatenados no Mesquite versão 2.75 (Maddison & Maddison, 2011). As sequências concatenadas foram analisadas pelo método da Máxima Parcimônia, mediante utilização do PAUP\* 4.0 (Swofford, 2002), ou por Inferência Bayesiana, com o MrBayes versão 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Recorrendo à informação compilada na base de dados, as categorias de cuidados parentais e de parentalidade foram mapeadas nas filogenias dos Osteoglossomorpha e dos Siluriformes com o Mesquite versão 2.75 (Maddison & Maddison, 2011) e, na filogenia da subclasse Actinopterygii, com o Mesquite versão 3.6 (Maddison & Maddison, 2018), tendo sido utilizados em todos os mapeamentos o método da reconstituição parcimoniosa de estados ancestrais. Os mapeamentos foram realizados nas árvores melhor resolvidas (i.e., aquelas que apresentavam menor número de politomias). Os caracteres foram tratados como variáveis categóricas, com estados não ordenados. Para cada carácter analisado foram contadas visualmente as transições evolutivas entre estados. Quando foram observados nodos equívocos (i.e., ambíguos), ou seja, nodos que inferiam mais do que um estado, procedeu-se à análise conjunta dos caracteres, a fim de resolver ou minimizar as ambiguidades. Para tal, partiu-se do pressuposto de que a presença e a ausência de cuidados parentais correspondem a presença e a ausência de parentalidade, respectivamente.

### **Coorte Osteoglossomorpha.**

A coorte Osteoglossomorpha, abrange duas ordens e seis famílias. Adicionalmente à variabilidade comportamental acima referida, a disponibilidade de informação respeitante aos cuidados parentais e à parentalidade por espécie permitiu associar as categorias de cuidados parentais e de parentalidade directamente às espécies utilizadas; apenas para *Chitala blanci* (d'Aubenton, 1965) (Notopteridae), não existia informação relativa à parentalidade (Froese & Pauly, 2012b). Foram utilizados mitogenomas de 25 espécies representando todas as famílias do táxon em estudo. Os outgroups seleccionados, pertencentes à coorte Elopomorpha, de acordo com Inoue et al. (2001), foram os seguintes: *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel, 1846 (Anguillidae) e *Conger myriaster* (Brevoort, 1856) (Congridae). Os genes dos mitogenomas foram alinhados independentemente, com o ClustalX versão 2.1 (Larkin et al., 2007). As sequências concatenadas (16 033 pares de bases) foram analisadas pelo método da

Máxima Parcimónia, mediante utilização do PAUP\* 4.0 (Swofford, 2002), tendo sido utilizada uma estratégia de busca heurística com adição gradual aleatória, sob a assunção da monofilia da coorte Elopomorpha (Inoue, Miya, Tsukamoto, & Nishida, 2004). Foram realizadas análises de “bootstrap” (100 replicados) para avaliar a robustez dos braços das árvores obtidas (Felsenstein, 1985).

### **Ordem Siluriformes.**

A ordem Siluriformes inclui 40 famílias, sendo os cuidados parentais e a parentalidade desconhecidos para 16 delas. As 24 famílias com informação, pelo menos parcial, relativa aos caracteres em questão, mostraram que os Siluriformes constituem a mais diversificada das ordens amostradas. Foram recolhidos do GenBank os mitogenomas de 29 espécies de Siluriformes, compreendendo 29 famílias e dois mitogenomas de Characiformes, utilizados como outgroups: *Chalceus macrolepidotus* (Characiformes: Characidae) e *Phenacogrammus interruptus* (Characiformes: Alestidae). Cada espécie representou, pois, uma família, pelo que os cuidados parentais e a parentalidade foram associados às famílias. Os outgroups foram escolhidos de acordo com Jondeung, Sangthong, & Zardoya (2007). Com efeito, apesar de a ordem Gymnotiformes ser tradicionalmente aceite como grupo mais próximo dos Siluriformes, com base morfológica, os dados moleculares revelaram-se inconclusivos (Crampton & Hopkins, 2005). Adicionalmente, o estudo filogenético conduzido por (Li, Lu, & Ortí, 2008) permitiu identificar a ordem Characiformes como o táxon filogeneticamente mais próximo dos Siluriformes.

Os genes constituintes dos mitogenomas foram alinhados independentemente, com o T-Coffee (Di Tommaso et al., 2011). Os alinhamentos foram editados, através da remoção de fragmentos com os valores mais baixos do índice de avaliação do T-Coffee Core. As sequências concatenados (15 412 pares de bases) foram analisadas por Inferência Bayesiana. Para o efeito, foram efectuadas 13 partições segundo um critério funcional: onze partições para os 13 genes codificantes de proteínas ou subunidades proteicas (os dois genes da subunidade 4 da NADH desidrogenase foram incluídos numa única partição, bem como os dois genes da ATP sintase); uma partição para os genes de ARN ribossómico; uma partição para os genes dos ARN de transferência. As análises Bayesianas foram efectuadas com o MrBayes versão 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003), mediante acesso ao Cipres Science Gateway (Miller, Pfeiffer, & Schwartz, 2010), sob a assunção do modelo GTR+ $\Gamma$ . As

probabilidades posteriores foram determinadas a partir de duas corridas independentes de 10 milhões de gerações de simulações da Markov chain Monte Carlo (MCMC), com uma frequência de amostragem de 1.000 e um “burn-in” de 4 000.

### **Subclasse Actinopterygii.**

A subclasse Actinopterygii compreende três infraclases, 67 ordens e 474 famílias reconhecidas por Nelson et al. (2016), sendo a subclasse Sarcopterygii o táxon filogeneticamente mais próximo (Nelson et al., 2016). Foi utilizada uma super-árvore (Betancur-R. et al., 2017), construída a partir de filogenias de base molecular (Arcila et al., 2017; Betancur-R., Orti, & Pyron, 2015; Longo et al., 2017; Sanciango, Carpenter, & Betancur-R., 2016; Stout, Tan, Lemmon, Lemmon, & Armbruster, 2016). A filogenia em questão, inferida por Máxima Verosimilhança e abrangendo 1 982 espécies da subclasse em estudo e 10 outgroups, foi recolhida de <https://static-content.springer.com/>. A árvore foi editada no Mesquite versão 3.6 (Maddison & Maddison, 2018), procedendo-se à aglutinação das espécies agrupadas de uma mesma família num único táxon terminal, o que resultou num total de 402 taxa terminais de peixes Actinopterygii. As famílias não monofiléticas detectadas foram designadas pela respectiva nomenclatura, seguida de um número (e.g., Grammatidae 1, Grammatidae 2). A composição genérica das famílias respeitou a classificação de Nelson et al. (2016), por motivos de coerência com a base de dados. Dos outgroups da árvore original constavam dois representantes da classe Chondrichthyes (Rajidae e Callorhynchidae) e oito espécies da subclasse Sarcopterygii, quatro dos quais pertencentes às famílias de peixes da mesma subclasse (i.e., Latimeriidae, Neoceratodontidae, Protopteridae e Lepidosirenidae) e as restantes à infraclasse Tetrapoda sensu Nelson et al. (2016) [Pipidae (Amphibia), Didelphidae (Mammalia), Muridae (Mammalia) e Hominidae (Mammalia)]. Dos outgroups mencionados foram excluídos os mamíferos, uma vez que, além da gestação interna, estes evidenciam cuidados parentais não divisíveis, como a alimentação dos descendentes (e.g., Patris & Baudoin, 2000), não comparáveis com os comportamentos parentais presentes nos peixes. A filogenia editada incluiu, pois, um total de 409 taxa terminais. Adicionalmente aos cuidados parentais e à parentalidade, procedeu-se ao mapeamento dos modos de fecundação, dadas as correlações entre parentalidade e tipo de fertilização documentadas em estudos prévios (e.g., Mank et al., 2005). A informação respeitante aos três caracteres citados para as famílias de outgroups, bem como para a família Polynemidae (Actinopterygii), reconhecida

por Nelson (2006) mas omitida por Nelson et al. (2016), foi recolhida das fontes a seguir indicadas: Rajidae e Callorhynchidae (Nelson et al., 2016); famílias de peixes Sarcopterygii (Almada, 1990; Froese & Pauly, 2017); Pipidae (Crump, 1996); Polynemidae (Froese & Pauly, 2018; Jan, 2000). Foi igualmente recolhida informação respeitante ao tipo de fertilização na família Lepidogalaxiidae (Pusey & Stewart, 1989), não documentada em termos de cuidados parentais ou parentalidade.

A ambiguidade de diversos nodos não permitiu o conhecimento do número exacto de evoluções, tendo sido, no entanto, possível a determinação dos números mínimos e máximos de transições. Nos nodos equívocos procedeu-se à análise conjunta dos caracteres, do modo acima descrito, adicionando o pressuposto de que os nodos que inferem inequivocamente o estado de fecundação externa excluem a gestação interna dos cuidados parentais. As transições a partir de ancestrais directos inferindo pelo menos dois estados foram consideradas equívocas. Uma vez que o foco da presente dissertação assenta preferencialmente nos taxa com cuidados parentais que podem ser desempenhados por qualquer dos sexos, a determinação do número de evoluções da uniparentalidade feminina excluiu os casos em que esta forma de parentalidade se encontra exclusivamente associada à gestação interna.



## Resultados

### Base de dados

A base de dados (Anexo III) incluiu 389 famílias de peixes actinoptérgios, ou seja, 82,1 % das 474 famílias reconhecidas por Nelson et al., (2016), pertencentes a 66 ordens (Anexo II). Ficaram ausentes uma ordem monotípica (Lepidogalaxiiformes) e 85 famílias relativamente às quais não se encontrou informação conforme os critérios anteriormente explicitados. A família Grammatidae foi excluída do estudo da distribuição das categorias de cuidados parentais, devido à incerteza respeitante aos cuidados evidenciados: incubação oral (Almada, 1990; Gasparini, Floeter, Ferreira, & Sazima, 2005) ou guarda de ovos (Asoh & Yoshikawa, 1996; Leite, Pereira, Sanches, Moura, & Hostim-Silva, 2018). Todavia, o reconhecimento da uniparentalidade exclusivamente masculina (Almada, 1990; Asoh & Yoshikawa, 1996; DeMartini & Sikkell, 2006; Gasparini et al., 2005; Leite et al., 2018; Mooi, 1990) permitiu que a mesma família fosse incluída na análise da distribuição da parentalidade.

### Distribuição das categorias de cuidados parentais.

Das 389 famílias amostradas, 296 mostraram não dispensar quaisquer cuidados parentais (i.e., 76,1 %), encontrando-se estes presentes em 93 famílias (i.e., 23,9 %) e identificados em 92 famílias que serão objecto de análise na presente secção. Observou-se que todas as famílias se integravam em apenas uma ou, no máximo, duas categorias de cuidados parentais, tendo-se registado a ocorrência de 24 famílias polimórficas (i.e., 26,1 % das famílias com cuidados parentais identificados), das quais 14 evidenciaram ausência de cuidados parentais e uma forma de cuidado parental. A distribuição dos cuidados parentais nas famílias presentes na base de dados encontra-se expressa na Tabela 3. A análise da Tabela 3 permitiu salientar a predominância da guarda sobre os restantes comportamentos parentais. Cinquenta e uma famílias com cuidados parentais (i.e., 55,4 %) exibiram a guarda como única forma de cuidado parental, num total de 72 famílias em que a guarda ocorreu (i.e., 78,3 %). Nas famílias polimórficas, a guarda apareceu associada quer às restantes formas de cuidados parentais, quer à ausência de cuidados parentais. Contrariamente, a incubação oral apenas se mostrou associada à guarda e o transporte externo de ovos, à guarda e à gestação interna. Esta última apenas não se encontrou associada à incubação oral.

Ao nível ordinal (Anexo V), constatou-se a presença de cuidados parentais em 25 das 66 ordens amostradas. Das 41 ordens caracterizadas pela ausência de cuidados parentais, 34 encontravam-se completamente representadas a nível familiar, abrangendo os Aulopiformes, os Gadiformes e os Pleuronectiformes mais de 10 famílias cada. Entre as ordens com cuidados parentais, destacaram-se cinco, comportamentalmente uniformes, evidenciando guarda (Polypteriformes, Amiiiformes, Batrachoidiformes, Gobiiformes e Gobiesociformes), das quais a ordem Gobiiformes engloba mais do que uma família. Por outro lado, a ordem Siluriformes apresentou a maior diversidade de categorias de cuidados parentais, apenas com ausência de gestação interna.

Tabela 3

*Distribuição dos Cuidados Parentais por Família*

		Nº de famílias (%)			
		G	IO	TE	GI
Nº de famílias (%)	SC	12 (13,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	2 (2,2)
	G	51 (55,4)	4 (4,3)	2 (2,2)	3 (3,3)
	IO	---	5 (5,4)	0 (0,0)	0 (0,0)
	TE	---	---	5 (5,4)	1 (1,1)
	GI	---	---	---	7 (7,6)

Nota: Entre parênteses encontram-se as percentagens em que ocorrem as associações das categorias de cuidados parentais. Legenda: SC – sem cuidados parentais; G – guarda; IO – incubação oral; TE – transporte externo de ovos; GI – gestação interna.

### **Distribuição das categorias de parentalidade.**

A parentalidade foi encontrada em 93 famílias (i.e., 23,9 % do total das famílias amostradas), tendo o polimorfismo abrangido 29 famílias (i.e., 31,2 % das famílias com presença de parentalidade). Uma família registou uniparentalidade masculina, uniparentalidade feminina e biparentalidade. Adicionalmente, seis famílias apresentaram parentalidade desconhecida. A observação da Tabela 4, que representa a distribuição das categorias de parentalidade por família, permitiu salientar a prevalência da uniparentalidade masculina relativamente às restantes categorias de parentalidade. Com efeito, 43 famílias evidenciaram uniparentalidade masculina, como categoria única, tendo esta forma de parentalidade ocorrido num total de 66 famílias (i.e., 71,0 %). A uniparentalidade feminina foi exibida por 13 famílias não polimórficas e registada num total de 27 famílias (i.e., 29,0 %). Já

a biparentalidade ocorreu num total de 12 famílias (i.e., 12,9 %), 10 das quais polimórficas. Face ao exposto, os cuidados uniparentais registaram maior representação do que os cuidados biparentais, com predomínio da uniparentalidade masculina.

A parentalidade ocorreu em 25 ordens (Anexo V) e a sua diversidade variou entre a uniformidade em seis ordens e a presença de uniparentalidade masculina, uniparentalidade feminina e biparentalidade em três ordens (e.g., Siluriformes), as quais apresentaram adicionalmente a ausência de parentalidade. Nas seis ordens não polimórficas citadas, apenas se constatou uniparentalidade masculina (e.g., Gobiiformes); ao contrário, a uniparentalidade feminina e a biparentalidade foram somente encontradas em associação com outras categorias de parentalidade, incluindo a sua ausência.

Tabela 4

*Distribuição dos Tipos de Parentalidade por Família*

Parentalidade	Nº de famílias	Percentagem (%)
M	43	46,2
F	13	14,0
B	2	2,2
M, SP	9	9,7
M, F	6	6,5
M, F, SP	1	1,1
M, B	5	5,4
M, B, SP	1	1,1
F, SP	3	3,2
F, B	3	3,2
M, F, B	1	1,1
(?)	6	6,5
Total	94	100

Legenda: SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina; B – biparentalidade; (?) – parentalidade desconhecida.

### **Cuidados parentais, parentalidade e modo de fecundação.**

Em 361 das 389 famílias em análise (i.e., 92,8 %) foram obtidos dados totais ou parciais respeitantes ao modo de fecundação (Tabela 5), tendo sido registada a fertilização externa num total de 352 famílias (i.e., 97,5 % das famílias documentadas). Já a fecundação interna ocorreu num total de 21 famílias (i.e., 5,8 %), pelo que foi possível salientar o

predomínio da fecundação externa na subclasse Actinopterygii. Noventa e duas das 93 famílias com cuidados parentais encontravam-se documentadas relativamente ao modo de fertilização (Tabela 6). A fecundação externa ocorreu num total de 84 famílias (i.e., 91,3 %) e a fecundação interna foi registada num total de 16 famílias (i.e., 17,4 %). Igualmente, a fecundação externa mostrou-se prevalente nas famílias com cuidados parentais e parentalidade.

Tabela 5

*Distribuição dos Modos de Fecundação nas Famílias Amostradas*

Modo de fecundação	Nº de famílias	Percentagem (%)
Fecundação exclusivamente externa	340	94,2
Fecundação exclusivamente interna	9	2,5
Fecundação externa e fecundação interna	12	3,3
Total	361	100

Tabela 6

*Distribuição dos Modos de Fecundação nas Famílias com Cuidados Parentais e Parentalidade*

Modo de fecundação	Nº de famílias	Percentagem (%)
Fecundação exclusivamente externa	76	82,6
Fecundação exclusivamente interna	8	8,7
Fecundação externa e fecundação interna	8	8,7
Total	92	100

As 76 famílias apenas com fecundação externa incluíram a família Grammatidae, cuja incerteza relativa à categoria de cuidado parental desempenhada já foi mencionada. Nas 75 famílias com cuidados parentais identificados, a guarda revelou-se a forma de cuidado parental maioritariamente exibida (Tabela 7), tendo ocorrido num total de 65 famílias (i.e., 86,7 %). Pôde também observar-se que a incubação oral se restringiu a este grupo de famílias. De igual modo, a uniparentalidade masculina foi a forma de parentalidade predominante, tendo esta sido registada num total de 60 famílias (i.e., 78,9 %). Já nas famílias com presença, pelo menos parcial, de fecundação interna, assistiu-se ao predomínio da gestação interna sobre as restantes categorias de cuidados parentais (Tabela 8), tendo sido a primeira constatada num total de 13 famílias (i.e., 81,3 %), ao passo que a guarda foi exibida ao todo por seis famílias (i.e., 37,5 %). No que diz respeito à parentalidade, foi possível salientar a

prevalência da uniparentalidade feminina, que ocorreu num total de 13 famílias (i.e., 81,3 %), enquanto a uniparentalidade masculina se mostrou, ao todo, em cinco famílias (i.e., 31,3 %).

Tabela 7

*Distribuição dos Cuidados Parentais e da Parentalidade nas Famílias Exclusivamente com Fecundação Externa*

Cuidados parentais			Parentalidade		
Estados	Nº de famílias	Percentagem (%)	Estados	Nº de famílias	Percentagem (%)
G	46	61,3	M	41	53,9
IO	5	6,7	F	5	6,6
TE	5	6,7	B	2	2,6
G, SC	13	17,3	M, SP	9	11,8
G, IO	4	5,3	M, F	4	5,3
G, TE	2	2,7	M, F, SP	1	1,3
Total	75	100	M, B	3	3,9
			M, B, SP	2	2,6
			F, SP	1	1,3
			F, B	3	3,9
			(?)	5	6,6
			Total	76	100

Tabela 8

*Distribuição dos Cuidados Parentais e da Parentalidade nas Famílias com Fecundação Interna e/ou Externa*

Cuidados parentais			Parentalidade		
Estados	Nº de famílias	Percentagem (%)	Estados	Nº de famílias	Percentagem (%)
G	3	18,8	M	1	6,3
GI	7	43,8	F	8	50,0
G, GI	3	18,8	B	2	2,6
TE, GI	1	6,3	M, F	2	12,5
GI, SC	2	12,5	M, B	1	6,3
Total	16	100	F, SP	2	12,5
			M, F, B	1	6,3
			(?)	1	6,3
			Total	16	100

Legenda (Tabelas 7 e 8): SC – sem cuidados parentais; G – guarda; IO – incubação oral; TE – transporte externo de ovos; GI – gestação interna; SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina; B – biparentalidade; (?) – parentalidade desconhecida.

## Mapeamentos Efectuados

### **Coorte Osteoglossomorpha.**

A mito-filogenia mapeada foi inferida a partir de 37 genes (13 genes codificantes de proteínas ou subunidades proteicas, 2 genes de ARN ribossómico e 22 genes dos ARN de transferência), concatenados numa sequência de 16 033 pares de bases, analisada pelo método da Máxima Parcimónia. Seleccionou-se para mapeamento a árvore de consenso.

### ***Evolução dos cuidados parentais.***

A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de quatro passos evolutivos. A topologia não revelou ambiguidades (Figura 6), sendo aparente a ausência de cuidados parentais como estado ancestral, a partir do qual evoluiu a guarda, comportamento que, por sua vez, originou uma vez a incubação oral no clade incluindo *Osteoglossum* Cuvier, 1829 (Osteoglossidae) e *Scleropages* Günther, 1864 (Osteoglossidae). A guarda evoluiu duas vezes da ausência de cuidados parentais: uma primeira, a partir do ancestral e uma segunda, na família Mormyridae. De facto, foi detectada uma reversão da guarda ao estado ancestral na família em questão e uma evolução subsequente do mesmo comportamento em *Pollimyrus adspersus* (Günther, 1866), pelo que os dados sugerem alguma instabilidade evolutiva. Em síntese, na coorte Osteoglossomorpha, a guarda terá evoluído da ausência de cuidados parentais e originado a incubação oral.

### ***Evolução da parentalidade.***

A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de quatro passos evolutivos. Do mesmo modo, não foram registadas ambiguidades no mapeamento (Figura 7) e a ausência de parentalidade mostrou-se como estado ancestral, do qual evoluiu a uniparentalidade masculina que, por sua vez, terá originado a uniparentalidade feminina uma única vez, em *Scleropages leichardti* Günther, 1864 (Osteoglossidae). A uniparentalidade masculina surgiu duas vezes, a partir da ausência de parentalidade: uma primeira, a partir do ancestral e uma segunda na família Mormyridae. Com efeito, a perda secundária de cuidados parentais nesta família foi acompanhada de uma perda secundária de parentalidade, tendo ocorrido uma evolução posterior da uniparentalidade masculina em *Pollimyrus adspersus*. Consequentemente, a mesma labilidade foi observada na evolução da parentalidade. Em

síntese, na coorte Osteoglossomorpha, a evolução da uniparentalidade masculina da ausência de parentalidade foi a transição maioritariamente detectada; foi adicionalmente observada uma evolução da uniparentalidade feminina a partir da uniparentalidade masculina.

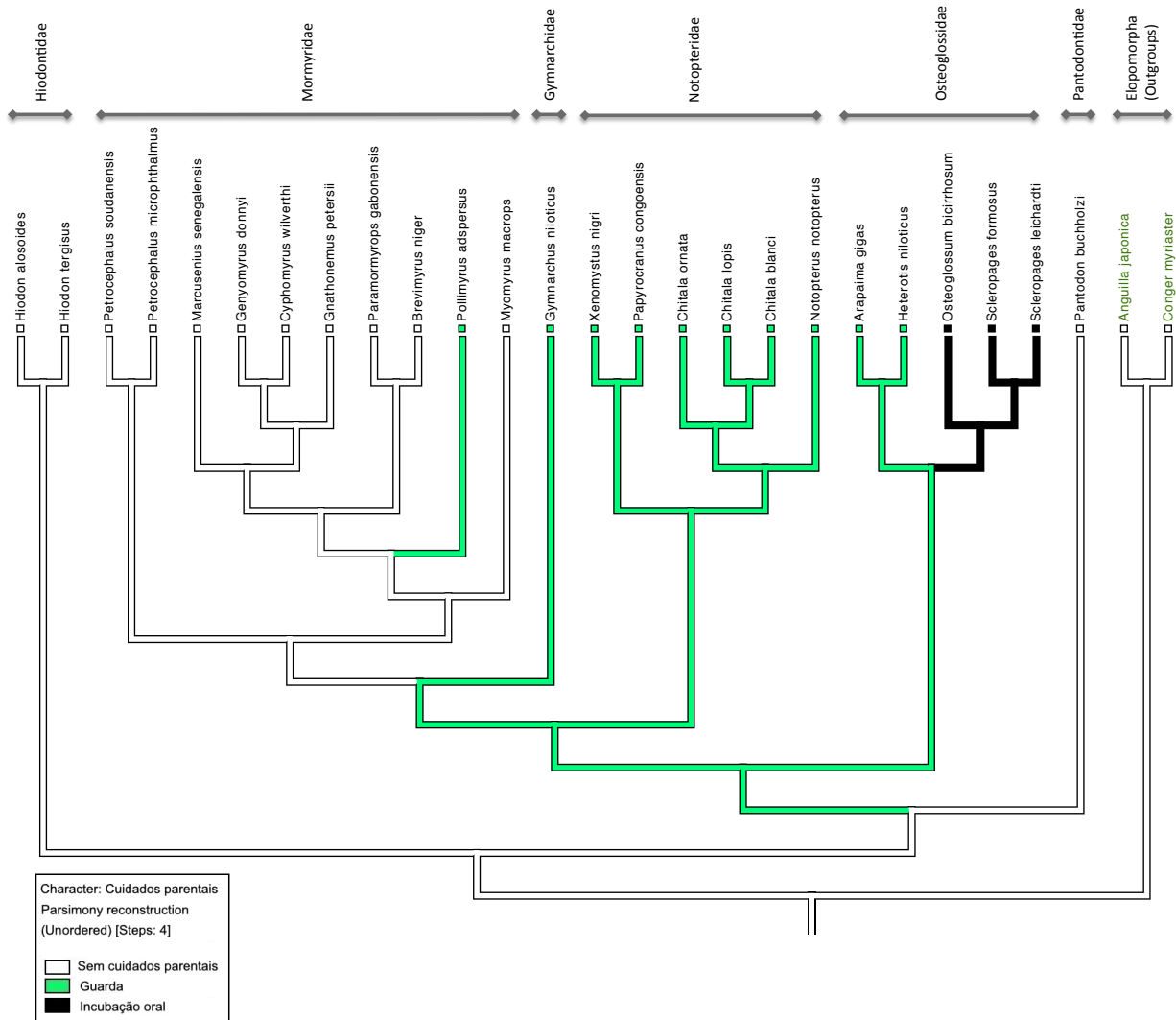


Figura 6. Transições evolutivas entre estados de cuidados parentais na coorte Osteoglossomorpha. NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a presença de informação relativa ao carácter em análise.

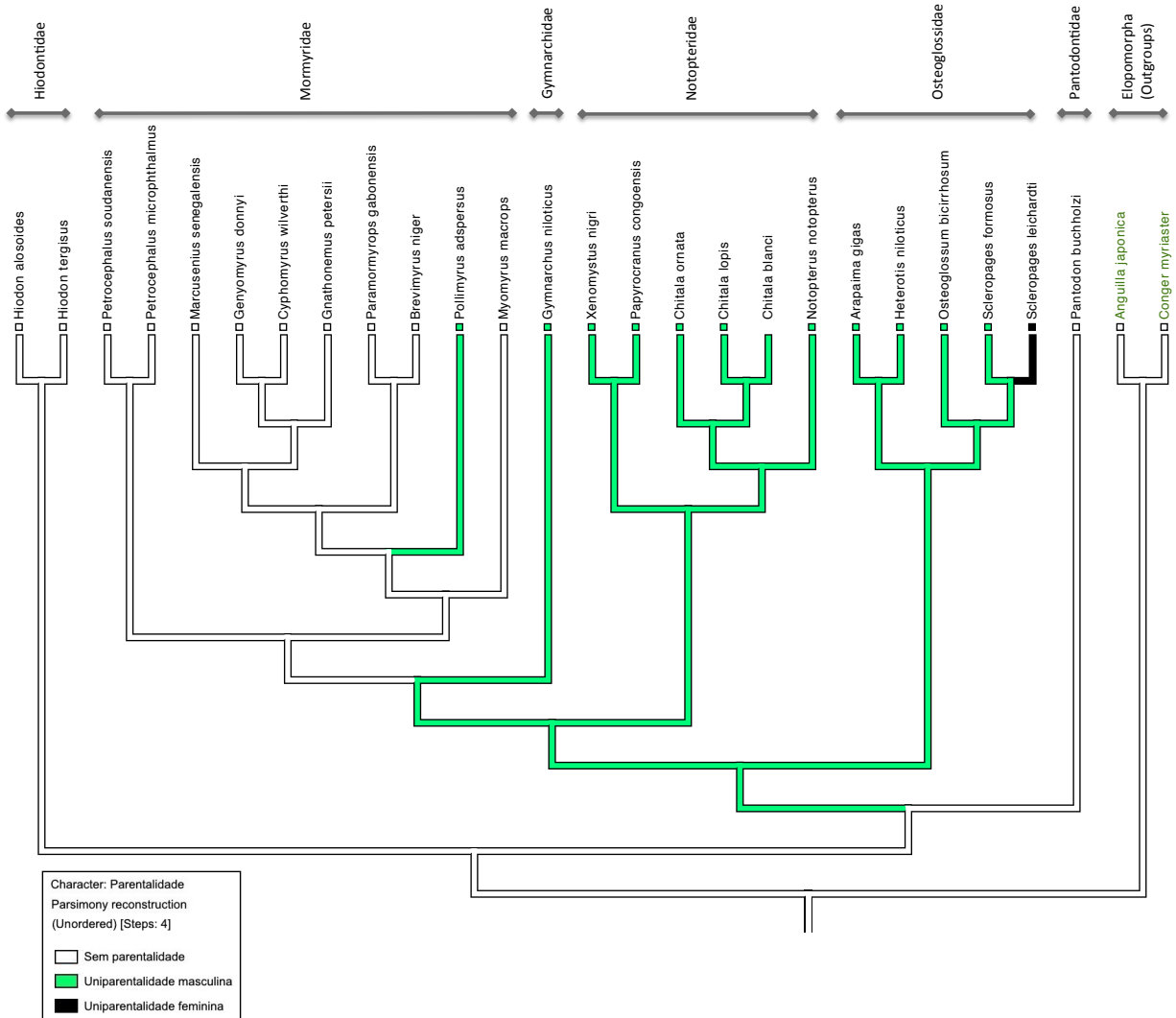


Figura 7. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na coorte Osteoglossomorpha. NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a presença de informação relativa ao carácter em análise.

### Ordem Siluriformes.

A mito-filogenia mapeada foi inferida a partir de 37 genes (13 genes codificantes de proteínas ou subunidades proteicas, dois genes de ARN ribossômico e 22 genes dos ARN de transferência), concatenados numa sequência de 15 412 pares de bases, com utilização da Inferência Bayesiana. A topologia revelou politomias, tal como em estudos filogenéticos prévios (Jondeung et al., 2007; Sullivan, Lundberg, & Hardman, 2006).

### ***Evolução dos cuidados parentais.***

Não foi encontrada qualquer informação relativa a oito de um total de 29 famílias (Figura 8). Três famílias (Clariidae, Siluridae e Amblycipitidae) apresentaram uma cobertura inferior a 15 % das espécies, com informação restrita a um género. Na família Aspredinidae foram cobertas 38,5 % das espécies, com informação conhecida apenas em quatro géneros. A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de 12 passos evolutivos. Dezasete famílias exibiram um único estado, maioritariamente a ausência de cuidados parentais (sete famílias) e a guarda (sete famílias). Duas famílias evidenciaram incubação oral e a restante, transporte externo de ovos. Registaram-se quatro famílias polimórficas, duas das quais apresentaram ausência de cuidados parentais e guarda, e as restantes, guarda e transporte externo de ovos. Destas últimas, apenas foi possível conhecer a proporção entre estados nos Loricariidae (Covain & Fisch-Muller, 2007; Sabaj, Armbruster, & Page, 1999), sendo a guarda o estado prevalente e o transporte externo de ovos menos frequente. A reconstituição de estados ancestrais mostrou cinco nodos ambíguos (nodos 4, 5, 46, 50 e 51) que inferiram os estados equívocos sem cuidados parentais/guarda.

Os dados apoiaram a ausência de cuidados parentais como estado ancestral, o qual originou a guarda uma a duas vezes: a) uma única evolução a partir do nodo 4; (b) uma evolução a partir do nodo 5 ou do nodo 6 e a restante nos Loricariidae, a partir dos nodos 50 ou 51. O transporte externo de ovos evoluiu três vezes nos Siluriformes, uma vez do estado ambíguo sem cuidados parentais/guarda (Loricariidae) e duas vezes da guarda (Bagridae e Aspredinidae). A guarda originou a incubação oral duas vezes (Ariidae e Malapteruridae). Foi possível constatar que a ausência de cuidados parentais resultou maioritariamente de reversões da guarda ao estado ancestral. Com efeito, os dados apoiaram a ocorrência de cinco eventos inequívocos de perda secundária de cuidados parentais: um no clade incluindo as famílias Claroteidae, Schilbeidae e Mochokidae, três respectivamente nos Pangasiidae, Siluridae e Clariidae, e um na família Pimelodidae ou no seu ancestral. No caso de a guarda ter evoluído uma única vez nos Siluriformes, poderá ter ocorrido uma reversão adicional na família Astroblepidae. De salientar que a reconstrução histórica dos estados dos cuidados parentais inferiu como guardas quatro das oito famílias sem informação respeitante ao carácter em questão (e.g., Erethistidae). Para três famílias (e.g., Cetopsidae) foi inferido o estado ambíguo sem cuidados parentais/guarda e para a família Auchenoglanididae a ausência de cuidados parentais.

Apesar das limitações mencionadas, foi possível observar a evolução da guarda a partir da ausência de cuidados parentais, bem como origens independentes da incubação oral na guarda. Adicionalmente, duas das três evoluções do transporte externo de ovos tiveram origem inequívoca na guarda. Esta última mostrou ser o estado maioritariamente inferido, a partir do qual outros sofreram evoluções independentes, (i.e., incubação oral e reversões ao estado ancestral).

### ***Evolução da parentalidade.***

Para 11 famílias não foi encontrada informação respeitante ao carácter em análise (Figura 9), mais três famílias do que aquelas não documentadas em termos de cuidados parentais. Adicionalmente, ocorreram as limitações relacionadas com a cobertura das famílias, descritas para os cuidados parentais. A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de 11 passos evolutivos. Catorze famílias exibiram um único estado, maioritariamente a ausência de parentalidade (sete famílias), seguindo-se a uniparentalidade masculina (quatro famílias). Duas famílias evidenciaram uniparentalidade feminina e a restante, biparentalidade. Quatro famílias mostraram polimorfismo, duas apresentando uniparentalidade masculina e uniparentalidade feminina (Amblycipitidae e Bagridae) e as restantes, ausência de parentalidade e uniparentalidade masculina (Siluridae e Clariidae). Os estados ancestrais da maioria das famílias revelaram-se equívocos e a reconstituição da história da evolução da parentalidade mostrou um aumento considerável de ambiguidade comparativamente com a evolução dos cuidados parentais, pelo que a análise isolada da Figura 9 impossibilitou uma compreensão cabal da evolução da parentalidade, nomeadamente a determinação do estado prevalente, do número exacto de evoluções da uniparentalidade masculina e da uniparentalidade feminina, bem como a averiguação do número de reversões. Efectivamente, foram observados 18 nodos ambíguos, 14 dos quais inferindo dois estados [i.e., sem parentalidade/uniparentalidade masculina (12 nodos) e uniparentalidade masculina/uniparentalidade feminina (dois nodos)] e os restantes, três estados (i.e., sem parentalidade/uniparentalidade masculina/uniparentalidade feminina). Dada a abundância de estados equívocos acima descritos, procedeu-se à análise conjunta da evolução dos dois caracteres em estudo, o que permitiu resolver seis das 18 ambiguidades encontradas, bem como esclarecer a origem da uniparentalidade feminina e da biparentalidade e localizar as reversões, embora mantendo-se o desconhecimento do estado predominante e

do número de evoluções da uniparentalidade masculina e da uniparentalidade feminina. Para o efeito, partiu-se do pressuposto de que nos nodos que inferiram inequivocamente a presença de cuidados parentais, a parentalidade deveria, do mesmo modo, encontrar-se presente. A Tabela 9 mostra as inferências para os 18 nodos em questão, em termos de cuidados parentais e parentalidade, bem como os estados de parentalidade inferidos após análise de ambos os caracteres; a Figura 10, obtida por edição gráfica da Figura 9, representa a evolução da parentalidade resultante da análise conjunta dos caracteres em questão.

Tabela 9

*Siluriformes: Estados Inferidos nos Nodos Equívocos*

Nodos	Cuidados parentais	Parentalidade	
	Inferência original	Inferência original	Inferência após análise dos dois caracteres
4 e 5	SC/G	SP/M	Sem alteração
6	G	SP/M	M
7 a 9	G	SP/M/F	M/F
17	G	SP/M/F	M/F
20 a 22	G	SP/M	M
27 a 29	G	M/F	Sem alteração
40 e 43	G	SP/M	M
46	SC/G	SP/M	Sem alteração
50 e 51	SC/G	SP/M	Sem alteração

Legenda: SC – sem cuidados parentais; G – guarda. SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina.

Apesar das limitações enumeradas, os dados apoiaram a ausência de parentalidade como condição ancestral, da qual evoluiu pelo menos uma vez a uniparentalidade masculina, possivelmente a partir do nodo 4. A uniparentalidade feminina terá evoluído igualmente no mínimo uma vez a partir do nodo 7, da uniparentalidade masculina. Não foi observada qualquer transição entre biparentalidade e uniparentalidade feminina ou vice-versa; conseqüentemente, foi excluída a hipótese de, nos Siluriformes, a uniparentalidade feminina ter evoluído da biparentalidade. Esta última surgiu uma única vez, na família Heteropneustidae, de ancestrais com uniparentalidade masculina. À semelhança do que foi observado relativamente à evolução dos cuidados parentais, a ausência de parentalidade deveu-se maioritariamente a perdas secundárias de parentalidade, tendo sido constatadas

cinco reversões inequívocas da uniparentalidade masculina ao estado ancestral nas mesmas famílias em que ocorreram perdas de cuidados parentais, além de uma possível sexta reversão na família *Astroblepidae*, caso a uniparentalidade masculina tenha evoluído uma única vez.

Ainda, a abundância de nodos equívocos dificultou a predição de uma forma de parentalidade para a maioria das famílias sem informação relativa ao carácter em análise. De acordo com a observação da Figura 10, apenas para quatro famílias foi inferido um único estado: sem parentalidade (*Auchenoglanididae*); uniparentalidade masculina (*Cranoglanididae* e *Chacidae*); uniparentalidade feminina (*Auchenipteridae*). Para as restantes sete famílias foram inferidos os estados equívocos uniparentalidade masculina/uniparentalidade feminina (e.g., *Erethistidae*, *Sisoridae*) e sem parentalidade/uniparentalidade masculina (e.g., *Cetopsidae*, *Trichomycteridae*).

Em síntese, nos Siluriformes, a ausência de parentalidade originou a uniparentalidade masculina, da qual evoluíram independentemente a uniparentalidade feminina e a biparentalidade.



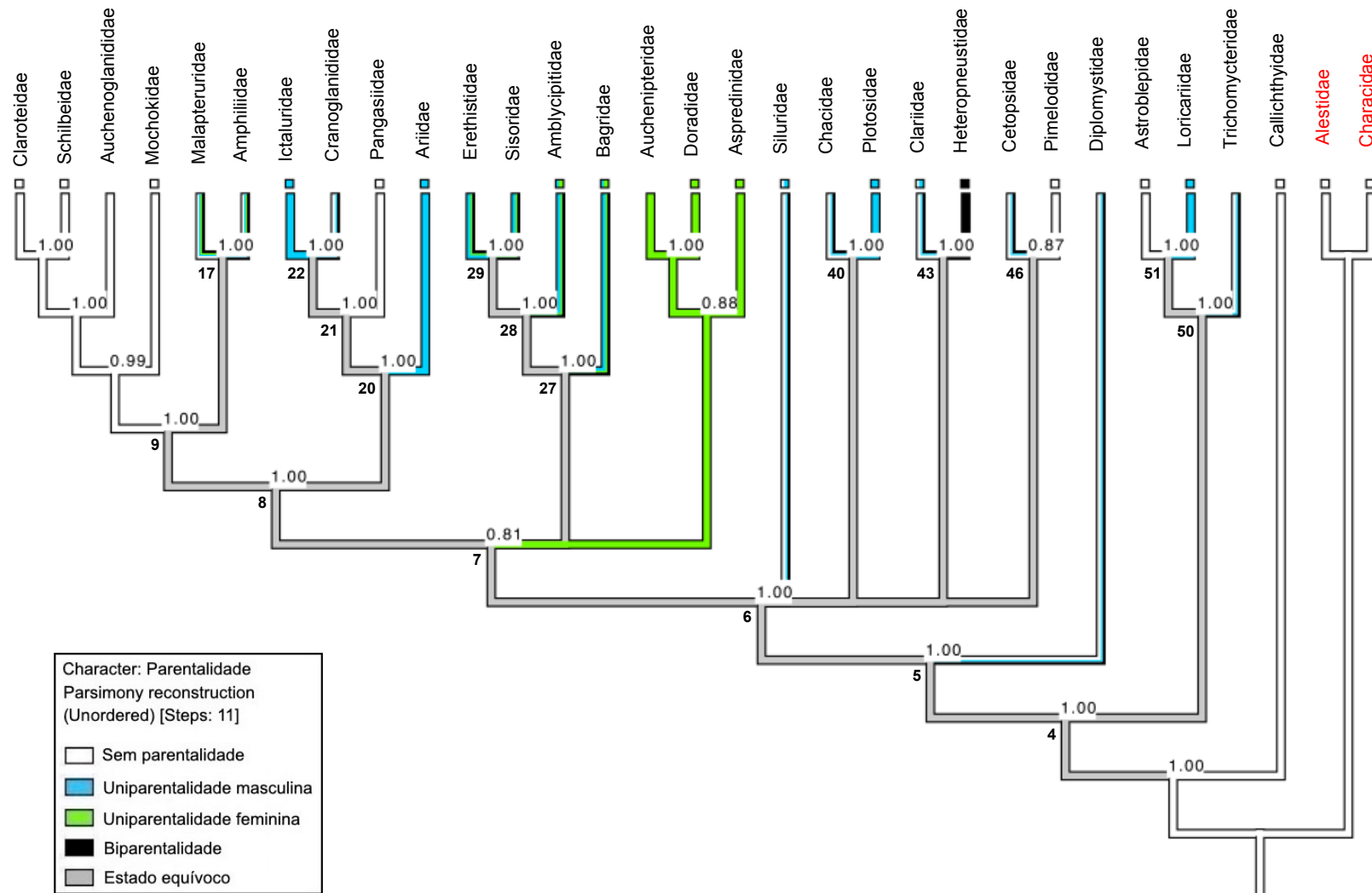


Figura 9. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na ordem Siluriformes. NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a existência de informação relativa ao carácter em análise. Na árvore, obtida por Inferência Bayesiana, encontram-se representadas as probabilidades posteriores, como valores de suporte. Os números indicados a negrito identificam os nodos que se mostraram equívocos na análise da evolução dos cuidados parentais e/ou da parentalidade.

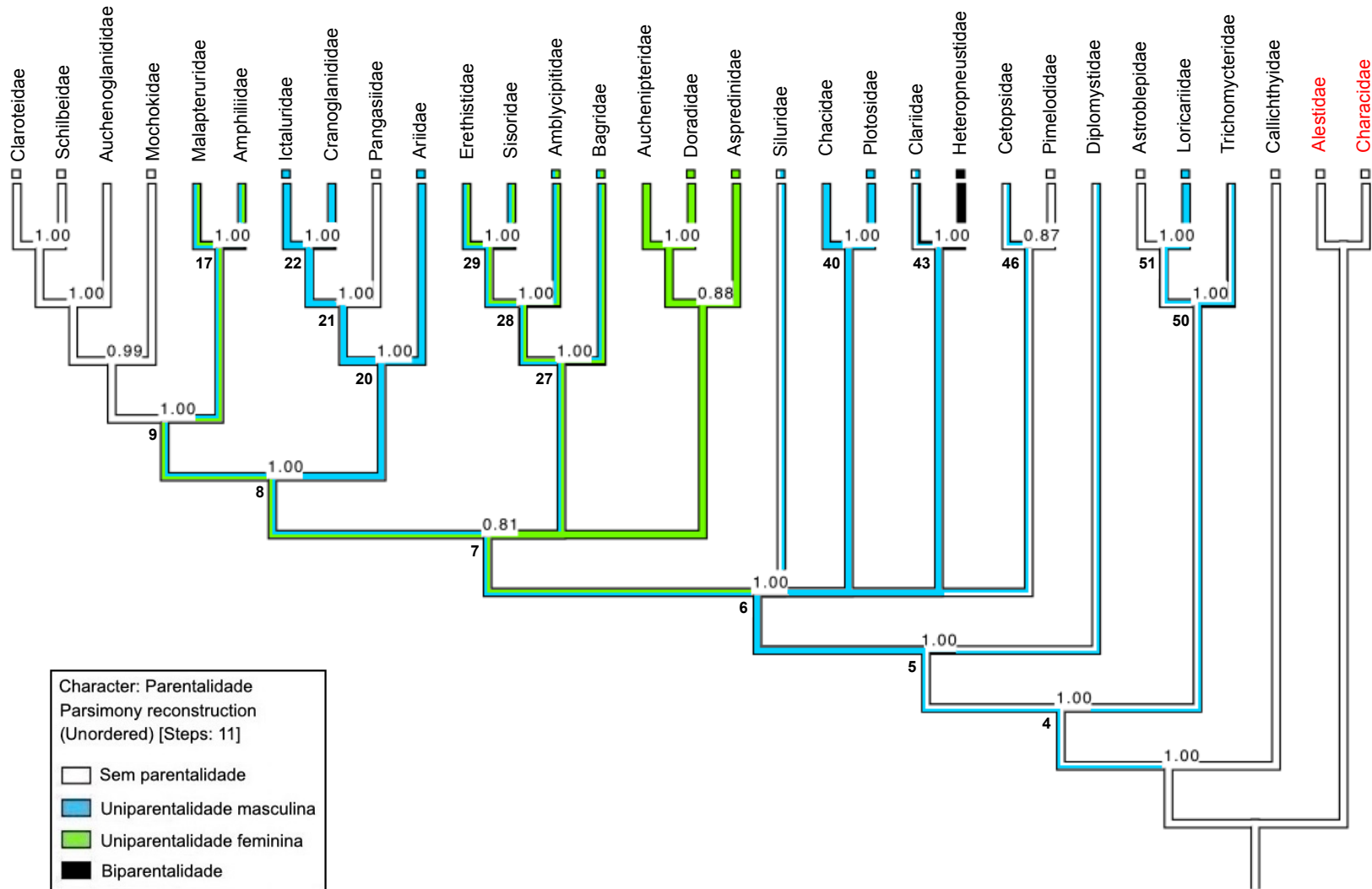


Figura 10. Transições evolutivas entre estados de parentalidade na ordem Siluriformes, após análise conjunta de caracteres. NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a existência de informação relativa ao carácter em análise. Na árvore, obtida por Inferência Bayesiana, encontram-se representadas as probabilidades posteriores, como valores de suporte. Os números indicados a negrito identificam os nodos que se mostraram equivocados na análise da evolução dos cuidados parentais e/ou da parentalidade.

### Subclasse Actinopterygii.

A filogenia mapeada incluiu sete outgroups, acima mencionados, e 402 taxa terminais de peixes Actinopterygii representando 378 famílias, 23 das quais não monofiléticas. Betancur-R. et al. (2017), não tendo classificado as famílias de acordo com Nelson et al. (2016), detectaram a não monofilia de 16 famílias. A diferença dos números de famílias não monofiléticas entre estudos deveu-se ao surgimento de novas famílias, não reconhecidas ou omitidas por Nelson et al. (2016). A topologia revelou-se completamente resolvida.

### *Evolução dos cuidados parentais.*

Não foi encontrada qualquer informação relativa a 50 das 378 famílias presentes na filogenia (Anexo VI), tendo sido adicionalmente incluída a família Grammatidae que, dada a incerteza respeitante à forma de cuidado paterno dispensada, tal como acima mencionado, foi tratada como não documentada relativamente aos cuidados parentais, o que fez um total de 51 famílias (i.e., 53 taxa terminais, sendo duas famílias não monofiléticas). A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de 72 passos evolutivos. A Figura 11 representa as transições observadas, incluindo as transições equívocas e na Tabela 10 encontram-se os números de evoluções registados para cada categoria de cuidados parentais.

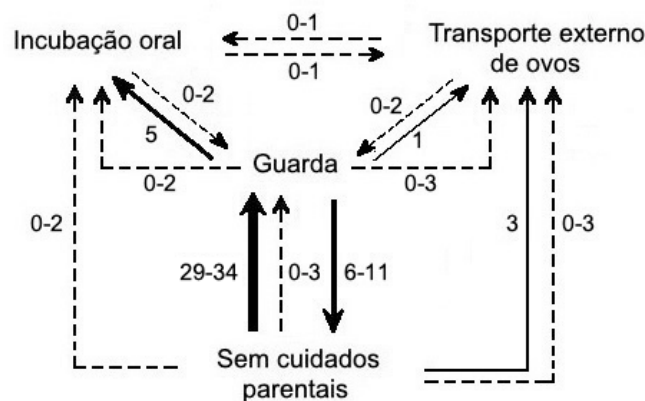


Figura 11. Transições evolutivas entre estados de cuidados parentais. A espessura das setas relaciona-se com o número de transições observadas. As setas a tracejado indicam transições equívocas, as quais poderão ou não ter ocorrido.

Os dados apoiaram a ausência de cuidados parentais como estado ancestral, do qual ocorreram inequivocamente 29 a 34 evoluções da guarda, tendo sido esta a transição

maioritariamente observada. De facto, a filogenia mapeada mostrou uma vasta maioria de taxa terminais sem cuidados parentais, de que evoluíram algumas famílias ou grupos de famílias com cuidados parentais, em particular a guarda. A guarda originou a incubação oral cinco vezes e o transporte externo de ovos uma única vez, na família Dactyloscopidae (Blenniiformes). O transporte externo evoluiu três vezes directamente do estado ancestral, uma das quais na família Adrianichthyidae (Beloniformes), uma outra nas famílias Syngnathidae e Solenostomidae (Syngnathiformes) e uma terceira evolução na família Loricariidae (Siluriformes), juntamente com a guarda. Na verdade, para o ancestral directo dos Adrianichthyidae foi inferido o estado ambíguo sem cuidados parentais/gestação interna. Contudo, para o mesmo ancestral foi inferida fecundação externa, o que possibilitou a exclusão da gestação interna, resolvendo-se deste modo a ambiguidade relativa aos cuidados parentais. A gestação interna evoluiu 10 a 11 vezes na subclasse Actinopterygii, tanto em linhagens sem cuidados parentais como em linhagens com outros cuidados parentais. Foram ainda observadas seis a 11 perdas secundárias de cuidados parentais, correspondentes a reversões da guarda ao estado ancestral.

Tabela 10

*Actinopterygii: Número Total de Evoluções de Cada Categoria de Cuidados Parentais*

Cuidados parentais	Número de evoluções	
	Total	A partir de estados equívocos
Guarda	32-37	3
Incubação oral	7	2
Transporte externo de ovos	7	3
Gestação interna	10-11	---

Para a maioria das famílias não documentadas relativamente aos cuidados parentais, foi inferida a ausência de cuidados parentais (i.e., 36 taxa terminais, correspondentes a 35 famílias, sendo a família Percophidae não monofilética). Dos restantes 17 taxa terminais (i.e., 16 famílias), oito foram inferidos como guardas; para oito taxa terminais foi inferido o estado ambíguo sem cuidados parentais/guarda e para um último o estado ambíguo sem cuidados parentais/guarda/transporte externo. Para a família Grammatidae, não monofilética, foram inferidos a guarda e o estado equívoco sem cuidados parentais/guarda. Uma vez que a família em questão exhibe uniparentalidade masculina, o estado evidenciado deverá ser a guarda.

Deste modo, na subclasse Actinopterygii a evolução da guarda a partir da ausência de cuidados parentais foi a transição maioritariamente detectada. A guarda originou recorrentemente a incubação oral. O transporte externo de ovos mostrou duas origens distintas (i.e., a ausência de cuidados parentais e a guarda). Todas as reversões ao estado ancestral registadas foram provenientes da guarda.

### *Evolução da parentalidade.*

Não foi encontrada informação relativa ao carácter em análise para as mesmas 50 famílias não documentadas em termos de cuidados parentais (Anexo VII). Adicionalmente, para as famílias Rhamphichthyidae (Gymnotiformes), Auchenipteridae (Siluriformes), Hepsetidae e Hemiodontidae (Characiformes), classificadas como guardas, não foi conhecido o sexo cuidador, o que fez um total de 54 famílias e 55 taxa terminais. A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de 76 passos evolutivos. A Figura 12 diz respeito às transições detectadas, incluindo as transições equívocas e a Tabela 11 contém os números de evoluções de cada categoria de parentalidade.

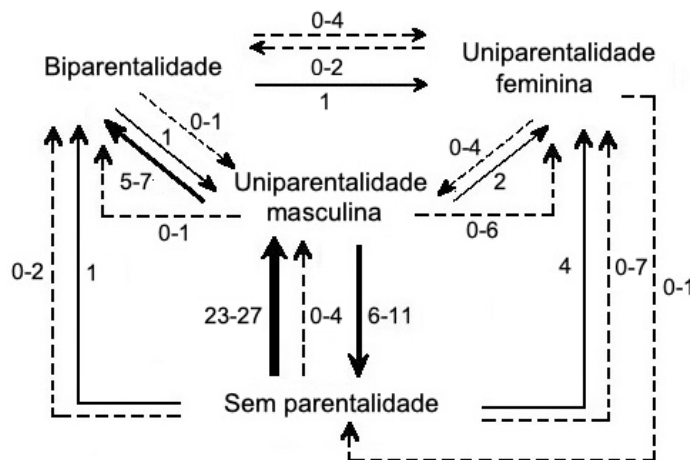


Figura 12. Transições evolutivas entre estados de parentalidade. A espessura das setas relaciona-se com o número de transições observadas. As setas a tracejado indicam transições equívocas, as quais poderão ou não ter ocorrido.

Os dados apoiaram a ausência de parentalidade como condição ancestral, da qual evoluiu inequivocamente a uniparentalidade masculina 23 a 27 vezes, constituindo esta a transição maioritariamente detectada. Com efeito, a filogenia mapeada permitiu observar uma grande maioria de taxa terminais sem parentalidade, dos quais evoluíram algumas famílias ou grupos de famílias principalmente com uniparentalidade masculina. Na família Percidae

(Perciformes), a uniparentalidade feminina evoluiu juntamente com a uniparentalidade masculina, tanto quanto foi possível observar ao nível da subclasse. O estado ancestral originou ainda a uniparentalidade feminina, quatro vezes, e a biparentalidade, uma vez, no ancestral das famílias Monacanthidae e Balistidae. Da biparentalidade evoluíram independentemente a uniparentalidade masculina, uma vez, na família Monacanthidae, e a uniparentalidade feminina, uma vez, na família Balistidae. A uniparentalidade masculina originou a biparentalidade, cinco a sete vezes, e a uniparentalidade feminina, duas vezes. Esta última registou um total de 23 a 25 evoluções, oito a nove das quais exclusivamente associadas à gestação interna. A observação da Tabela 11 permitiu constatar que, na evolução da uniparentalidade feminina, ao contrário das restantes formas de parentalidade, cerca de metade das transições observadas foram equívocas, encontrando-se estas especificadas na Tabela 12.

Às perdas secundárias de cuidados parentais acima referidas corresponderam perdas secundárias de parentalidade, tendo sido observadas seis a 11 reversões da uniparentalidade masculina ao estado ancestral e uma possível reversão da uniparentalidade feminina à ausência de parentalidade. Com efeito, nas famílias Bathydraconidae e Channichthyidae, pertencentes ao clade Nototheniidae 1 a Nototheniidae 2 (Anexo VII), poderá ter ocorrido uma perda de parentalidade, embora a ambiguidade dos nodos não tenha possibilitado averiguar de forma conclusiva a reversão em causa; caso esta tenha ocorrido, tanto a uniparentalidade masculina como a uniparentalidade feminina reverteram ao estado ancestral no clade em análise.

Tabela 11

*Actinopterygii: Número Total de Evoluções de Cada Categoria de Parentalidade*

Parentalidade	Número de evoluções	
	Total	A partir de estados equívocos
Uniparentalidade masculina	27-32	3-4
Uniparentalidade feminina	14-15	7-8
Biparentalidade	8-10	2

Nota: Os números de evoluções da uniparentalidade feminina excluem aquela exclusivamente associada à gestação interna.

Tabela 12

*Evolução da Uniparentalidade Feminina na Subclasse Actinopterygii: Transições Equívocas*

Família	Nº de evoluções	Estados inferidos no ancestral mais recente
Bagridae	1	SP/M/F
Amblyopsidae	1	SP/F/B
Cichlidae	1	SP/M/F/B
Pholidae	1	M/B
Zoarcidae	1	M/B
Nototheniidae 1 e Nototheniidae 2	1-2	SP/M/F
Solenostomidae	1	SP/M/F

Legenda: SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina; B – biparentalidade.

Para a maioria das famílias sem informação relativa ao carácter em análise, foi predita a ausência de parentalidade (i.e., 40 taxa terminais correspondentes a 39 famílias). Note-se, porém, que três das quatro famílias classificadas como guardas com desconhecimento do sexo cuidador (i.e., Rhamphichthyidae, Hepsetidae e Hemiodontidae) foram também inferidas como não exibindo parentalidade, tendo estes constituído os únicos casos constatados de incongruência de resultados entre cuidados parentais e parentalidade. Para as restantes 15 famílias foram inferidas a uniparentalidade masculina (seis famílias), a uniparentalidade feminina (uma família) e os estados equívocos sem parentalidade/uniparentalidade masculina (duas famílias), sem parentalidade/uniparentalidade masculina/uniparentalidade feminina (cinco famílias) e todos os estados de parentalidade simultaneamente (uma família).

Face ao exposto, ao nível da subclasse Actinopterygii, a transição mais observada foi a evolução da uniparentalidade masculina do estado ancestral (i.e., sem parentalidade). De igual modo, foi possível constatar evoluções independentes da biparentalidade a partir da uniparentalidade masculina, bem como uma transição da biparentalidade para a uniparentalidade feminina. De salientar que a biparentalidade mostrou origens distintas (i.e., da uniparentalidade masculina e do estado ancestral), tal como a uniparentalidade feminina (i.e., directamente do estado ancestral, da uniparentalidade masculina e da biparentalidade). A uniparentalidade masculina, adicionalmente ao padrão evolutivo maioritariamente exibido, revelou uma segunda origem na biparentalidade. Todas as reversões ao estado ancestral ocorridas envolveram a uniparentalidade masculina.

### *Evolução dos modos de fecundação.*

Para 72 famílias, três das quais não monofiléticas (i.e., 81 taxa terminais), não foram conhecidos os modos de fecundação (Anexo VIII). Relativamente às famílias para as quais existia informação, a maioria evidenciou fecundação externa (i.e., 289 famílias correspondentes a 306 taxa terminais), versus seis famílias (sete taxa terminais) com fecundação exclusivamente interna e 11 famílias (i.e., 14 taxa terminais) polimórficas. A reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais envolveu um total de 23 passos evolutivos.

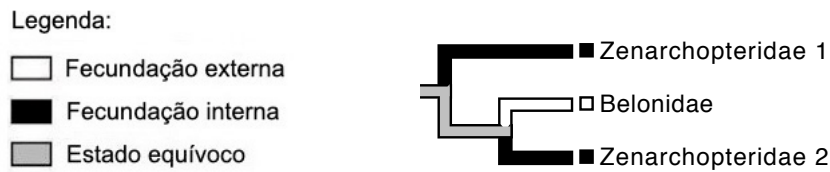


Figura 13. Possível transição da fecundação externa para a fecundação interna nos Actinopterygii.

Apesar da prevalência de taxa terminais com fecundação externa, o estado ancestral da subclasse Actinopterygii mostrou-se ambíguo, impossibilitando a sua determinação. Foram detectadas 20 a 21 transições da fecundação externa para a fecundação interna, das quais 10 a 11 encontraram-se associadas a evoluções da gestação interna (i.e., 50,0 % a 52,4 %). Das 10 evoluções não relacionadas com a gestação interna, seis ocorreram em taxa sem cuidados parentais nem parentalidade, três em famílias com guarda e a restante na família Lepidogalaxiidae, não documentada relativamente aos cuidados parentais e à parentalidade. Das famílias com guarda citadas: uma evidenciou uniparentalidade masculina; uma exibiu uniparentalidade masculina e biparentalidade; para a restante não foi conhecido o sexo cuidador. Foi ainda observada uma possível transição da fecundação interna para a fecundação externa, embora não conclusiva devido à ambiguidade dos nodos (Figura 13). De acordo com a figura em questão, a fecundação interna poderá ter evoluído uma ou duas vezes na família Zenarchopteridae, não monofilética; caso a fecundação interna tenha evoluído uma única vez, a fecundação externa nos Belonidae terá tido origem num ancestral com fecundação interna. Para todas as famílias não documentadas relativamente aos modos de fecundação, foi inferida a fertilização externa.



## Discussão

### Base de dados

A análise da base de dados, que integrou 389 famílias, actualmente existentes, de peixes da subclasse Actinopterygii [i.e., 82,1 % das famílias reconhecidas por Nelson et al. (2016)], permitiu salientar a incidência de cuidados parentais e de parentalidade em 23,9 % das famílias amostradas, um valor intermédio entre os 20 %, segundo Blumer (1979, 1982), e os 31 % registados por Mank et al. (2005). Este valor foi estimado por defeito, uma vez que existem famílias em que ocorrem cuidados parentais, no entanto com uma frequência muito baixa; por outras palavras, os cuidados parentais constituem a excepção, como por exemplo nas famílias Mormyridae (Osteoglossiformes) (Kirschbaum & Schugardt, 2002) e Sternopygidae (Gymnotiformes) (Almada, 1990). Ainda, as 17 espécies que integram a subfamília Callichthyinae (Siluriformes: Callichthyidae) (Nelson et al., 2016) exibem guarda pelo macho (Mol, 1993), o que corresponde a 8,4 % das 202 espécies da família Callichthyidae (Nelson et al., 2016). Recorde-se que, na construção da base de dados, para cada família, os estados de cuidados parentais e de parentalidade apenas foram considerados, desde que ocorrendo, no mínimo, em 20 % das espécies. Adicionalmente, tal como referido e justificado nos Métodos, a ocultação dos ovos foi incluída na ausência de cuidados parentais. Apesar das discrepâncias de valores estimados entre estudos, tornou-se aparente a ocorrência de cuidados parentais e de parentalidade numa minoria de famílias de peixes actinoptérgios. Adicionalmente, a distribuição dos cuidados parentais e da parentalidade nas famílias e ordens mostrou-se heterogénea, tal como constatado por Almada (1990), ocorrendo ordens inteiras constituídas por um elevado número de famílias sem cuidados parentais (e.g., Gadiformes), a par de algumas ordens com uma diversidade considerável de formas de cuidados parentais e parentalidade (e.g., Siluriformes). Considerando as famílias com cuidados parentais e parentalidade, os resultados mostraram-se globalmente consistentes com a informação obtida em estudos prévios (e.g., Almada, 1990, para os cuidados parentais; Almada, 1990; Gross, 2005, para a parentalidade). Com efeito, os dados apoiaram a predominância da guarda sobre as restantes formas de cuidados parentais, bem como a prevalência da uniparentalidade masculina sobre as outras formas de parentalidade. Na Tabela 13 encontram-se expressos em percentagens, considerando as famílias com cuidados parentais

e parentalidade, os valores estimados no presente estudo e nos estudos prévios supracitados, relativos à ocorrência da guarda e dos diferentes tipos de parentalidade. Da análise da Tabela 13 destacou-se, em primeiro lugar, a menor incidência da biparentalidade estimada no presente estudo (i.e., 12,9 %), comparativamente com os restantes – cerca de 20 % (Gross, 2005) e 23,9 % (Almada, 1990). Possivelmente, a definição de uma percentagem mínima de 20 % de ocorrência na inclusão dos diferentes estados de cada carácter, ter-se-á reflectido no valor da biparentalidade estimado. De facto, a título de exemplo, foram detectados casos de isolados de biparentalidade nas famílias Ictaluridae (Siluriformes) (Etnier & Starnes, 2001), Bagridae e Claroteidae (Siluriformes) (Ochi, Rossiter, & Yanagisawa, 2002). Igualmente, na família Hepsetidae (Characiformes) que inclui cinco espécies (Nelson et al. 2016), *Hepsetus odoe* (Bloch 1794) evidencia biparentalidade (Paugy, 2007). Contudo, uma vez que não foi possível conhecer o(s) sexo(s) cuidador(es) das restantes espécies, a família em questão foi classificada como apresentando parentalidade desconhecida. Foi ainda documentada a ocorrência de uniparentalidade masculina e biparentalidade nos Gobiesocidae (Almada, 1990; Blumer, 1982); no entanto, estudos mais recentes (Hastings & Petersen, 2010; Tojeira, Faria, Henriques, Faria, & Gonçalves, 2012) apenas associaram a família em causa à uniparentalidade masculina. Em segundo lugar, constatou-se que os valores estimados, com excepção da biparentalidade, se encontram mais próximos do estudo de Almada (1990) do que daqueles referidos por Gross (2005). Este último autor baseou-se na pesquisa original, levada a cabo por Gross & Shine (1981), na qual foram amostradas cerca de 45 % das famílias de teleósteos, o que poderá explicar as discrepâncias observadas. Já o estudo de Almada (1990) incidiu na subclasse Actinopterygii e nas famílias de peixes da subclasse Sarcopterygii [i.e., classe Osteichthyes sensu Nelson, 1984 (citado por Almada, 1990; Nelson, 2006)], tendo sido incluído as famílias com casos isolados de cuidados parentais; no presente estudo, foram amostradas 82,1 % das famílias da subclasse Actinopterygii reconhecidas por Nelson et al., (2016). Apesar das diferenças observadas entre estudos, em todos estes a uniparentalidade masculina revelou a ocorrência mais elevada, seguindo-se a uniparentalidade feminina e, por fim, a biparentalidade, a qual registou a menor expressão.

No que diz respeito à distribuição dos modos de fecundação nas famílias amostradas, a larga predominância da fecundação externa na subclasse em análise mostrou-se concordante com outros estudos (e.g., Almada, 1990; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981), a qual foi observada quer ao nível da subclasse, quer na análise restrita às famílias com

cuidados parentais e parentalidade. Foi possível observar, nas famílias com fecundação exclusivamente externa, o domínio da uniparentalidade masculina e da guarda; a associação entre a fecundação externa e a uniparentalidade masculina foi anteriormente documentada (e.g., Almada, 1990; Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Mank et al., 2005). Contrariamente, nas famílias com fecundação interna, em pelo menos parte das espécies, constatou-se a prevalência da uniparentalidade feminina e da gestação interna sobre a uniparentalidade masculina e a guarda, respectivamente, sugerindo a associação entre este tipo de fertilização e a uniparentalidade feminina, bem como a associação entre fecundação interna e gestação interna, o que se mostrou igualmente concordante com a informação de estudos anteriores (e.g., Almada, 1990; Gross & Sargent, 1985; Gross & Shine, 1981; Mank et al., 2005).

Tabela 13

*Ocorrência da Guarda e dos Diferentes Tipos de Parentalidade nas Famílias com Cuidados Parentais e Parentalidade: Comparação com Estudos Prévios*

		Ocorrência (%)		
		Estudo presente	Almada (1990)	Gross (2005)
Cuidados parentais	Guarda	78,3	72,8	Sem dados
Parentalidade	Uniparentalidade masculina	71,0	67,4	~ 50
	Uniparentalidade feminina	29,0	33,7	~ 30
	Biparentalidade	12,9	23,9	~ 20

### Mapeamentos Efectuados

De um modo geral, observou-se que a história evolutiva dos cuidados parentais e da parentalidade foi caracterizada por eventos recorrentes e independentes, bem como pela ocorrência de algumas reversões ao estado ancestral, sugerindo instabilidade evolutiva, tal como reportado em estudos anteriores (e.g., Goodwin et al., 1998; Mank et al., 2005). No que diz respeito aos cuidados parentais, ao nível da subclasse Actinopterygii, os dados mostraram-se consistentes com a ausência de cuidados parentais como condição ancestral, conforme

determinado em estudos prévios (Gittleman, 1981; Mank et al., 2005). Note-se que ambos os estudos citados incidiram na parentalidade, correspondendo porém a ausência desta à ausência de cuidados parentais. Os níveis taxonómicos mais restritos analisados no presente estudo (i.e., coorte Osteoglossomorpha e ordem Siluriformes) revelaram igualmente a ausência de cuidados parentais como estado ancestral. Estudos anteriores mapearam linhagens em que todos os seus representantes evidenciam cuidados parentais, como a família Cichlidae (Goodwin et al., 1998; Klett & Meyer, 2002); de igual modo, foi apresentado um mapeamento sumário dos Blenniiformes, com os Gobiesociformes como outgroup (Hastings & Petersen, 2010). Em ambos os casos, a guarda foi determinada como estado ancestral. Refira-se que, na topologia dos Actinopterygii mapeada no presente estudo, tanto a família Cichlidae como as famílias de Gobiesociformes e Blenniiformes encontravam-se integrados em linhagens que evoluíram de ancestrais com guarda, descendendo porém estes últimos, directa ou indirectamente, de ancestrais sem cuidados parentais. Tal como mencionado nos Resultados, a filogenia em questão permitiu observar uma vasta maioria de taxa terminais sem cuidados parentais, de que evoluíram algumas linhagens com cuidados parentais, em especial, a guarda. Face ao exposto, o mapeamento dos cuidados parentais nos Actinopterygii sugeriu a ausência de cuidados parentais como estado ancestral da maioria das linhagens, o que se mostrou consistente com os resultados de Almada (1990).

Em todos os mapeamentos levados a cabo, foi observada a evolução da guarda directamente da ausência de cuidados parentais e a relação da primeira com formas mais especializadas de cuidados parentais, em especial a incubação oral, conforme predito por Baylis (1981) e observado por Almada (1990). Ao nível da subclasse, tendo em conta apenas as transições inequívocas, a evolução da guarda do estado ancestral foi a transição maioritariamente detectada (29 a 34 evoluções), tendo as restantes transições registado ocorrências consideravelmente menores. Destas últimas, a mais observada foi a transição da guarda para a incubação oral, que ocorreu cinco vezes, uma das quais nos Cichlidae, tal como anteriormente observado (Goodwin et al., 1998; Klett & Meyer, 2002). Curiosamente, o transporte externo de ovos surgiu da guarda apenas uma vez, versus três evoluções directamente do estado ancestral, uma das quais na família Loricariidae (Siluriformes), juntamente com a guarda. Considerando as duas origens desta forma de cuidado parental constatadas, o transporte externo nos Loricariidae poderá ter surgido directamente da ausência de cuidados parentais ou da guarda. A maior frequência da guarda comparativamente com o

transporte externo de ovos, nas espécies que foi possível amostrar, sugere que este último terá tido origem na guarda; no entanto, a observação ao nível da subclasse apenas permitiu detectar uma evolução simultânea das duas formas de cuidados parentais citadas a partir do estado ancestral. Por outro lado, a análise da evolução dos cuidados parentais nos Siluriformes, tendo inferido para o ancestral dos Loricariidae o estado ambíguo sem cuidados parentais/guarda, não contribuiu igualmente para esclarecer a origem do transporte externo de ovos na família em causa. Contudo, a filogenia circunscrita aos Siluriformes possibilitou a detecção de duas evoluções do transporte externo de ovos a partir da guarda em famílias (i.e., Bagridae e Aspredinidae) também presentes na super-árvore; porém, nesta última, as evoluções do transporte externo de ovos nas famílias citadas tiveram origem no estado equívoco sem cuidados parentais/guarda. Convém referir que os Siluriformes mapeados nas duas filogenias em confronto apresentaram relações filogenéticas diferentes e inferências de estados ancestrais também diferentes, o que poderá dever-se principalmente à diferente composição das famílias e ainda aos métodos de inferência filogenética e aos marcadores moleculares utilizados. De facto, a super-árvore de Betancur-R. et al. (2017) foi inferida por Máxima Verosimilhança, enquanto na filogenia dos Siluriformes do presente estudo foi utilizada a Inferência Bayesiana; na super-árvore de Betancur-R. et al. (2017), as árvores de que constavam os Siluriformes (Arcila et al., 2017; Betancur-R. et al., 2015) utilizaram marcadores predominantemente nucleares (Arcila et al., 2017; Betancur-R. et al., 2015), apenas com presença de um gene mitocondrial (Betancur-R. et al., 2015), ao passo que a filogenia construída no presente estudo baseou-se nos mitogenomas com exclusão da região controlo. A elevada robustez dos valores de suporte da filogenia restrita aos Siluriformes (Figura 8) levou a considerar esta última igualmente fiável para efeitos de mapeamento, tendo sido possível detectar duas evoluções independentes da incubação oral a partir da guarda em famílias ausentes da super-árvore (i.e., Malapteruridae e Ariidae), padrão evolutivo também encontrado ao nível global, bem como na filogenia da coorte Osteoglossomorpha. Em todas as filogenias mapeadas foram observadas reversões da guarda ao estado ancestral; Mank et al. (2005) registaram perdas secundárias de parentalidade, as quais corresponderão igualmente a perdas secundárias de cuidados parentais. Por último, as evoluções da gestação interna em linhagens com e sem outros cuidados parentais, sugeriram que a evolução desta forma de cuidado parental não se relacionou com a evolução dos restantes cuidados parentais, o que revelou congruente com os resultados de Almada (1990). Conforme anteriormente

mencionado (Capítulos 2 e 3), a gestação interna, obrigatoriamente precedida da evolução da fecundação interna, evoluiu de uma condição de oviparidade (e.g., Blackburn, 2015).

Os dados mostraram-se consistentes com a origem da guarda na ausência de cuidados parentais [hipótese (a)], bem como com a evolução inequívoca da incubação oral a partir da guarda [hipótese (b)], possibilitando a validação das hipóteses mencionadas. De facto, conforme anteriormente mencionado, os comportamentos de manipulação oral associados à guarda sugeriram que desta última tenha evoluído a incubação oral (e.g., Almada, 1990; Oppenheimer, 1970). Contudo, o transporte externo de ovos mostrou duas origens distintas (i.e., o estado ancestral e a guarda), tal como observado por Almada (1990); todavia, segundo o autor citado, a origem do transporte externo de ovos revelou-se pouco clara. De acordo com o conjunto de hipóteses formuladas, relativas à evolução dos cuidados parentais (Capítulo 5), baseadas nos dados da maioria dos estudos prévios, a guarda terá constituído um estado intermédio entre a ausência de cuidados parentais e a presença de cuidados parentais mais especializados (i.e., a incubação oral e o transporte externo de ovos) (e.g., Almada, 1990; Baylis, 1981), o que não foi completamente corroborado pelos dados do presente estudo, ao nível da subclasse, os quais mostraram sem ambiguidade que o transporte externo de ovos, uma forma de cuidado parental especializada que requer a presença de estruturas vascularizadas para a ligação entre embriões e progenitor(a), evoluiu também directamente da condição ancestral. Tornou-se, pois, aparente a não existência de um padrão evolutivo único generalizável à subclasse, bem como foi possível constatar que nem sempre formas mais complexas de cuidados parentais evoluíram de formas mais simples.

Relativamente à parentalidade, ao nível da subclasse, os dados apoiaram a ausência de parentalidade como estado ancestral, revelando-se este resultado concordante com as predições de estudos prévios (e.g., Baylis, 1981; Gross & Sargent, 1985), bem como com análises filogenéticas anteriores (Almada, 1990; Gittleman, 1981; Mank et al., 2005). De igual modo, os mapeamentos levados a cabo nos Siluriformes e nos Osteoglossomorpha revelaram o mesmo estado ancestral. Os mapeamentos dos Gobiesociformes e Blenniiformes (Hastings & Petersen, 2010) e dos Cichlidae (Goodwin et al., 1998; Klett & Meyer, 2002), acima citados, determinaram como condição ancestral a uniparentalidade masculina e a biparentalidade, respectivamente. À semelhança do que se observou nos cuidados parentais, na filogenia dos Actinopterygii apresentada no presente estudo, os Gobiesociformes e Blenniiformes encontravam-se incluídos numa linhagem cujo ancestral evidenciava

uniparentalidade masculina, tendo este descendido de ancestrais sem parentalidade. Pelo contrário, não foi possível esclarecer a origem da biparentalidade dos Cichlidae, uma vez que o seu ancestral mais próximo mostrou o estado equívoco sem parentalidade/uniparentalidade masculina/uniparentalidade feminina/biparentalidade, ou seja, todos os estados de parentalidade, tendo descendido directamente de ancestrais com estados equívocos e indirectamente de ancestrais sem cuidados parentais. A uma escala global, conforme referido nos Resultados, observou-se uma grande maioria de taxa terminais sem parentalidade, dos quais evoluíram algumas linhagens com parentalidade, particularmente a uniparentalidade masculina. Consequentemente, o mapeamento da parentalidade na subclasse Actinopterygii sugeriu a ausência de parentalidade como estado ancestral da maioria das linhagens, correspondente à ancestralidade da ausência de cuidados parentais acima mencionada.

Em todas as filogenias mapeadas no presente estudo constatou-se a evolução da uniparentalidade masculina do estado ancestral; nas filogenias dos Siluriformes e dos Actinopterygii foi também observada a transição da uniparentalidade masculina para a biparentalidade; a filogenia dos Actinopterygii revelou ainda uma transição da biparentalidade para a uniparentalidade feminina. As transições mencionadas foram anteriormente preditas (Barlow, 1974; Gross & Sargent, 1985) e constatadas (Almada, 1990; Gittleman, 1981). Considerando apenas as transições inequívocas, ao nível da subclasse, a evolução da uniparentalidade masculina do estado ancestral constituiu a transição evolutiva maioritariamente detectada (23 a 27 evoluções). Na família Percidae (Perciformes), do estado ancestral evoluíram a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina; apenas uma análise intra-familiar permitiria esclarecer se, de facto, as duas formas de parentalidade evoluíram simultaneamente. As restantes transições registaram ocorrências minoritárias. Destas últimas, a evolução da biparentalidade a partir da uniparentalidade masculina (cinco a sete transições) foi a mais observada. Na filogenia dos Siluriformes, esta transição ocorreu uma vez na família Heteropneustidae, ausente da super-árvore mapeada. Foi ainda inequivocamente detectada a ocorrência de transições da uniparentalidade masculina para a uniparentalidade feminina nas três filogenias mapeadas, bem como, na filogenia dos Actinopterygii, do estado ancestral para a uniparentalidade feminina (duas transições) e para a biparentalidade (uma transição), além de uma transição da biparentalidade para a uniparentalidade masculina. Consequentemente, tanto a uniparentalidade masculina, como a uniparentalidade feminina e a biparentalidade mostraram origens distintas. Por outro lado, o

estado ancestral originou directamente a uniparentalidade masculina, a uniparentalidade feminina e a biparentalidade, o que se revelou parcialmente concordante com o estudo de Mank et al. (2005), de acordo com o qual, as diferentes formas de parentalidade evoluíram do estado ancestral em ramos independentes. Porém, os resultados de Mank et al. (2005) não apoiaram a ocorrência de transições entre formas de parentalidade, ao contrário do que foi constatado no presente estudo. As transições observadas do estado ancestral para a biparentalidade e da uniparentalidade masculina para a uniparentalidade feminina não seriam expectáveis por Gittleman (1981), dado que estas implicariam alterações comportamentais simultâneas em ambos os sexos. Particularmente no primeiro caso, ou seja, no ancestral directo biparental das famílias Monacanthidae e Balistidae, descendente de ancestrais sem parentalidade, poderão ter ocorrido alterações ambientais drásticas que comprometeriam a sobrevivência dos ovos e/ou larvas; o aumento das pressões selectivas terá favorecido, por um lado, a evolução de cuidados parentais e, por outro, a implicação de ambos os sexos nos cuidados parentais. No segundo caso, correspondente à família Stichaeidae, não monofilética, que dispensa cuidados paternos e cuidados maternos, possivelmente, em populações ancestrais com uniparentalidade masculina, poderão ter surgido, de forma sistemática, oportunidades de acasalamento para os machos, que favoreceram a sua deserção e a evolução adicional da uniparentalidade feminina. Note-se que, em ambos os casos, a presença de cuidados parentais teria compensado os custos a estes associados, nomeadamente para as fêmeas que passaram a dispensar cuidados parentais, em conjunto com os machos, ou mesmo sem a participação destes últimos. Embora com uma frequência muito baixa, ocorreram transições que implicaram alterações comportamentais em ambos os sexos. De facto, com excepção da gestação interna, os cuidados parentais nos Actinopterygii podem ser desempenhados por qualquer dos sexos. A guarda foi o cuidado parental exibido, tanto pelo ancestral dos Monacanthidae e Balistidae como pelas duas linhagens da família Stichaeidae e respectivos ancestrais. Conforme mencionado no Capítulo 3, pelo menos parte dos comportamentos associados à guarda podem encontrar-se em espécies sem cuidados parentais, pelo que a evolução da guarda não terá requerido um aumento significativo do repertório comportamental dos ancestrais sem cuidados parentais (Almada, 1990; Loiselle, 1978). Por outro lado, refira-se que as pressões selectivas, acima mencionadas, actuam na variabilidade existente (Almada, 1990), a qual deverá ter estado presente em ambos os casos discutidos; deste modo, as possíveis ocorrências isoladas de cuidados biparentais ou de

cuidados maternos terão aumentado a frequência nas populações constituintes das espécies e estas, dos géneros e famílias em causa. Foi observada apenas uma transição inequívoca da biparentalidade para a uniparentalidade feminina. No entanto, esta transição foi recorrente nos Cichlidae (Goodwin et al., 1998; Klett & Meyer, 2002). As reversões da uniparentalidade masculina ao estado ancestral, encontradas em todas as filogenias mapeadas, revelaram-se também concordantes com o estudo de Mank et al. (2005).

De acordo com o conjunto de hipóteses formuladas no Capítulo 5, respeitantes à evolução da parentalidade, baseadas numa sequência evolutiva proposta, aplicável a toda a subclasse (Gittleman, 1981; Gross & Sargent, 1985), a uniparentalidade masculina teria sido o estado intermédio entre a ausência de parentalidade e a biparentalidade, e esta última, o estado intermédio entre a uniparentalidade masculina e a uniparentalidade feminina. Os dados apoiaram indubitavelmente a evolução da uniparentalidade masculina do estado ancestral [hipótese (d)], tendo sido minoritária a ocorrência das restantes transições evolutivas observadas. Nestas últimas incluem-se a evolução da biparentalidade da uniparentalidade masculina e a evolução da uniparentalidade feminina da biparentalidade; se bem que tendo ocorrido inequivocamente, a sua baixa frequência sugeriu não poderem generalizáveis à subclasse. De acordo com Almada (1990), a sequência evolutiva proposta por Gittleman (1981) terá ocorrido na maioria das linhagens, o que não foi corroborado pelos dados do presente estudo, os quais mostraram que, na maioria das linhagens com parentalidade, o estado ancestral originou a uniparentalidade masculina, da qual, apenas cinco a sete vezes evoluiu a biparentalidade; em nenhuma linhagem foi observada a sequência evolutiva de Gittleman (1981) completa, uma vez que a única evolução da uniparentalidade feminina da biparentalidade ocorreu numa linhagem em que o estado ancestral originou directamente a biparentalidade. Contudo, todas as transições minoritárias descritas foram igualmente observadas por Almada (1990), com excepção das reversões ao estado ancestral. Conforme anteriormente mencionado, foi predita por Gross & Sargent (1985) a evolução da uniparentalidade feminina do estado ancestral em espécies semélpas. Gittleman (1981) detectou a mesma transição no género *Oncorhynchus* (Salmonidae), que inclui espécies semélpas. No presente estudo, a família em causa foi classificada como não apresentando cuidados parentais nem parentalidade. Para as famílias em que foi observada a transição do estado ancestral para a uniparentalidade feminina (i.e., Aspredinidae e Doradidae, Umbridae e Esocidae, Adrianichthyidae, Percidae), não foi encontrada qualquer informação respeitante à

presença de semelparidade. A maioria dos teleósteos apresenta iteroparidade (i.e., mais de um evento reprodutor durante a vida), sendo a semelparidade principalmente encontrada em espécies das famílias Anguillidae e do género *Oncorhynchus* (Christiansen, Præbel, Siikavuopio, & Carscadden, 2008). O conjunto das transições detectadas mostrou uma diversidade de caminhos evolutivos não contemplados pelas hipóteses colocadas, tais como as transições da uniparentalidade masculina para a uniparentalidade feminina e da biparentalidade para a uniparentalidade masculina, bem como as evoluções independentes da uniparentalidade masculina, da uniparentalidade feminina e da biparentalidade directamente do estado ancestral. De igual modo, a diversidade de transições entre formas de parentalidade mostrou-se superior à observada na evolução dos cuidados parentais, o que se revelou também concordante com os resultados de Almada (1990), sugerindo maior instabilidade evolutiva da parentalidade, comparativamente com os cuidados parentais, tal como constatado por Goodwin et al. (1998). A maior diversidade de transições encontrada na evolução da parentalidade poderá dever-se ao facto de, com excepção da gestação interna, os cuidados parentais não requererem estruturas muito especializadas, podendo ser desempenhados por qualquer dos sexos (e.g., Gross & Sargent, 1985), tal como anteriormente mencionado. Face ao exposto, os dados sugeriram a não existência de um padrão sequencial evolutivo único aplicável à subclasse Actinopterygii, não tendo, pois, apoiado um modelo direccionado para a evolução da parentalidade.

No que diz respeito à evolução dos modos de fecundação, o estado ancestral revelou-se equívoco. De acordo com Mank et al. (2005), a fertilização externa será a condição plesiomórfica dos Actinopterygii. Os autores utilizaram, como outgroups, representantes apenas das quatro famílias de peixes Sarcopterygii, ao passo que no presente estudo, foram ainda incluídas duas famílias da classe Chondrichthyes, com fecundação interna (Nelson et al., 2016). A prevalência de famílias com fecundação externa e as transições recorrentes desta para a fecundação interna sugeriram que a fecundação externa possa ser a condição ancestral. De acordo com o registo fóssil, a fertilização interna terá sido a condição primitiva dos Gnathostomata, da qual evoluiu a fecundação externa nos ancestrais dos peixes ósseos (Long et al., 2015). Contudo, a ambiguidade do nodo mais basal não permitiu a averiguação do estado ancestral dos Actinopterygii.

As transições da fertilização externa para a fertilização interna observadas encontraram-se maioritariamente associadas a evoluções da gestação interna; as transições

não relacionadas com a gestação interna tiveram principalmente lugar em famílias sem cuidados parentais (e.g., Phallostethidae), tendo sido minoritárias as evoluções da fecundação interna em famílias com guarda. Em duas destas últimas (i.e., Cottidae e Anarhichadidae) ocorreu a uniparentalidade masculina, na família Anarhichadidae em conjunto com a biparentalidade. Efectivamente, tanto a guarda como a uniparentalidade masculina, prevalentes ao nível da subclasse, predominaram em taxa com fertilização externa. Os resultados mostraram-se, deste modo, globalmente concordantes com os dados do estudo conduzido por Mank et al. (2005), no que respeita à relação entre modo de fecundação e tipo de parentalidade. No entanto, de acordo com estes autores, 61,5 % a 72,2 % das evoluções da fecundação interna resultaram no surgimento da gestação interna, contra os 50,0 % a 52,4 % estimados no presente estudo. A diferença mencionada poderá dever-se tanto ao diferente número como à composição das famílias presentes em cada filogenia. Ao contrário das transições recorrentes da fecundação externa para a fecundação interna, apenas foi detectada uma possível transição da fecundação interna para a fecundação externa na família Belonidae (Figura 13), dependendo do número de evoluções da fecundação interna na família Zenarchopteridae, não monofilética. Em primeiro lugar, as transições da fertilização interna para a fertilização externa foram pouco frequentes em vertebrados (Long et al., 2015); no entanto, segundo os mesmos autores, evidências provenientes da classe Placodermi, extinta, mostraram que esta transição terá ocorrido nos ancestrais dos peixes ósseos. Em segundo lugar, tendo em conta que os Zenarchopteridae evidenciam gestação interna, a transição em causa implicaria a ocorrência de, no mínimo, dois passos evolutivos: (a) da gestação interna para a oviparidade, com fecundação interna (i.e., zigoparidade); (b) da zigoparidade para a oviparidade, com fecundação externa (i.e., ovuliparidade). De acordo com Long, Trinajstic, & Johanson (2009), as adaptações morfofisiológicas que acompanham a evolução da gestação interna tornam improvável uma evolução secundária da ovuliparidade. Aparentemente, nos peixes as transições da gestação interna para a zigoparidade foram raras, encontrando-se restritas aos Elasmobranchii (Chondrichthyes) (Dulvy & Reynolds, 1997). Estudos anteriores (Goodwin et al., 2002; Mank et al., 2005) mostraram que nos Teleostei (Actinopterygii), as transições da oviparidade para a gestação interna foram irreversíveis. Face ao exposto, será mais provável a ocorrência de duas evoluções da fecundação interna na família Zenarchopteridae no presente estudo do que uma evolução da fecundação externa na família Belonidae a partir de ancestrais com fecundação interna. Contudo, objectivamente, a transição

da fertilização interna para a fertilização externa nos Belonidae não foi conclusiva, dado que a ambiguidade dos nodos não possibilitou a determinação do número exacto de evoluções da fecundação interna nos Zenarchopteridae.

Em síntese, a investigação da origem e evolução dos cuidados parentais e da parentalidade na subclasse Actinopterygii, que se pretendeu levar a cabo no presente estudo, mostrou que predominantemente a guarda e a uniparentalidade masculina evoluíram de estados ancestrais de ausência de cuidados parentais e de parentalidade, respectivamente, tal como salientou a não existência de um padrão único na evolução destes caracteres. Particularmente, a evolução da parentalidade revelou uma variabilidade considerável de transições, se bem que minoritárias, fora do âmbito das hipóteses formuladas, conforme acima discutido. A diversidade caracteriza os peixes, nomeadamente a sua biologia reprodutiva (Amundsen, 2003; Helfman et al., 2009), da qual, os cuidados parentais e a parentalidade constituem mais uma faceta.

Embora tenham sido cumpridos os objectivos propostos, foram encontradas dificuldades, das quais se destacam em primeiro lugar a não obtenção de informação respeitante aos caracteres em análise em famílias inteiras, bem como o conhecimento incompleto de diversas famílias, pertencentes principalmente às ordens Characiformes e Siluriformes. A última limitação apontada ter-se-á repercutido tanto na base de dados como nos mapeamentos efectuados, particularmente na filogenia dos Siluriformes. Mesmo em famílias documentadas ao nível global, o conhecimento por espécie foi geralmente escasso, o que se revelou limitativo em famílias polimórficas, impossibilitando a avaliação da proporção entre estados. A fim de colmatar as limitações enunciadas, na filogenia dos Siluriformes, incluindo 29 espécies, cada táxon terminal representou uma família, tendo sido mapeada a informação a nível familiar, mesmo que exibindo polimorfismo. Aquando do mapeamento dos caracteres na filogenia dos Actinopterygii, foi adoptado o mesmo procedimento pelos motivos já mencionados e pelo facto de a filogenia apresentada ter sido editada de uma super-árvore com quase 2 000 espécies, o que tornou necessário aglutinar as espécies agrupadas de uma mesma família num único táxon terminal. Em segundo lugar, a presença de nodos ambíguos nos mapeamentos das árvores dos Siluriformes e dos Actinopterygii dificultou a determinação dos números exactos de transições evolutivas; em especial, na filogenia dos Siluriformes, a análise da evolução da parentalidade foi particularmente dificultada devido à

abundância de nodos equívocos descrita nos Resultados, tendo sido necessária a análise conjunta da evolução dos cuidados parentais e da parentalidade, a fim de esclarecer, tanto quanto possível, as ambiguidades encontradas.

Para as famílias não conhecidas em termos dos caracteres em análise, o método da reconstrução parcimoniosa dos estados ancestrais inferiu estados. A análise conjunta dos estados de cuidados parentais e de parentalidade inferidos mostrou-se geralmente coerente, tendo apenas sido observada, na super-árvore dos Actinopterygii, incongruência de resultados entre cuidados parentais e parentalidade em três famílias classificadas como guardas e inferidas como não evidenciando parentalidade [Rhamphichthyidae (Gymnotiformes), Hepsetidae e Hemiodontidae (Characiformes)]. Curiosamente, para a família Auchenipteridae (Siluriformes), evidenciando igualmente guarda com desconhecimento do sexo cuidador, foi inferida a uniparentalidade feminina, tanto na filogenia da subclasse como na filogenia dos Siluriformes. De facto, uma vez que a família em questão apresenta fecundação interna, será mais provável a ocorrência de uniparentalidade feminina, dada a aparente associação entre uniparentalidade feminina e fecundação interna; por outro lado, devido ao tempo decorrido entre a inseminação e a oviposição, quando ovos fertilizados são expelidos, possivelmente a fêmea já não se encontra junto do macho, caso não exista monogamia nos Auchenipteridae. Na verdade, o conhecimento dos sistemas de acasalamento nos Siluriformes é muito escasso (Mazzoldi, Lorenzi, & Rasotto, 2007).

A coerência geralmente observada entre os estados inferidos de cuidados parentais e de parentalidade, sugeriu que o mapeamento de caracteres poderá revelar-se útil no fornecimento de dados relativamente às famílias não documentadas em termos dos caracteres analisados. Saliente-se que o conhecimento da biologia reprodutiva dos peixes, incluindo os cuidados parentais e a parentalidade, pode aplicar-se à conservação de espécies. Deste modo, tendo em conta que os peixes mostram selectividade para os sítios de oviposição (Baylis, 1981), a degradação dos locais de desova e sua conseqüente redução, causada por acções antrópicas, poderá ser abordada no âmbito da protecção dos habitats (Johnston, 1999). Igualmente, a pesca sistemática, comercial, artesanal ou recreativa, tem actuado como factor selectivo na designada evolução induzida pela pesca (Heino & Godø, 2002, citado por Twardek et al., 2017). Como exemplo, em *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) (Perciformes: Centrarchidae), que exhibe guarda paterna, os comportamentos agonísticos

contra predadores dos descendentes, tornam os machos mais agressivos vulneráveis às actividades piscatórias, na medida em que estes tendem a atacar o isco (Twardek et al., 2017). No estudo citado, a comparação de machos dentro e fora de áreas protegidas, com interdição de pesca há mais de 70 anos, mostrou que os primeiros mostraram maior intensidade de comportamentos agonísticos de defesa dos ninhos do que os últimos, tendo os autores concluído que a pesca, ao eliminar os machos mais agressivos contra predadores dos ovos, reduz igualmente a eficácia dos cuidados parentais, (i.e., a sobrevivência dos descendentes). Adicionalmente, o comércio de peixes ornamentais tem incidido largamente em taxa com cuidados parentais (e.g., Pomacentridae, Syngnathidae) e, no Brasil, cerca de metade dos machos do género *Hippocampus* (Syngnathiformes: Syngnathidae) transporta ovos na bolsa de incubação aquando da sua captura (Gasparini et al., 2005), o que evidencia o facto de a pesca se efectuar independentemente de as espécies afectadas se encontrarem em fase de cuidados parentais. Deste modo, a captura abusiva de espécies com cuidados parentais, diminuindo as taxas de recrutamento das populações, poderá mesmo ocasionar extinções locais (Gasparini et al., 2005). Face ao exposto, a investigação dos cuidados parentais e da parentalidade revela-se pertinente e relevante a todos os níveis relacionados com a conservação das espécies.

### Referências Bibliográficas

- Agassiz, L. (1856). Four hundred and thirty-second meeting. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 3, 325–336.
- Ah-King, M., Kvarnemo, C., & Tullberg, B. S. (2005). The influence of territoriality and mating system on the evolution of male care: a phylogenetic study on fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(2), 371–382. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00823.x>
- Akagawa, I., & Okiyama, M. (1993). Alternative Male Mating Tactics in *Hypoptychus dybowskii* (Gasterosteiformes): Territoriality, Body Size and Nuptial Colouration. *Japanese Journal of Ichthyology*, 40(3), 343–350. <https://doi.org/10.11369/jji1950.40.343>
- Almada, V. C., & Robalo, J. I. (2008). Phylogenetic analysis of alternative reproductive tactics: Problems and possibilities. In Rui F Oliveira, M. Taborsky, & H. J. Brockmann (Eds.), *Alternative reproductive tactics: An integrative approach* (1st ed., pp. 52–62). Cambridge: Cambridge University Press.
- Almada, V. C., & Santos, R. S. (1995). Parental care in the rocky intertidal: a case study of adaptation and exaptation in Mediterranean and Atlantic blennies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 23–37.
- Almada, V. M. C. (1990). *Etologia da reprodução e cuidados parentais nos peixes ósseos: Contributos para uma abordagem filogenética e ecológica*. (Dissertação de doutoramento). Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal.
- Amundsen, T. (2003). Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. *Journal of Fish Biology*, 63(Supplement A), 17–52. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00219.x>
- Arcila, D., Ortí, G., Vari, R., Armbruster, J. W., Stiassny, M. L. J., Ko, K. D., ... Betancur-R., R. (2017). Genome-wide interrogation advances resolution of recalcitrant groups in the tree of life. *Nature Ecology and Evolution*, 1, 20. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0020>
- Asoh, K., & Yoshikawa, T. (1996). Nesting behavior, male parental care, and embryonic development in the fairy basslet, *Gramma loreto*. *Copeia*, 1996(1), 1–8.

- Ballard, J. W. O., & Dean, M. D. (2001). The mitochondrial genome: Mutation, selection and recombination. *Current Opinion in Genetics and Development*, *11*(6), 667–672.  
[https://doi.org/10.1016/S0959-437X\(00\)00251-3](https://doi.org/10.1016/S0959-437X(00)00251-3)
- Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, *32*(6), 821–864.
- Balon, E. K. (1981). Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Environmental Biology of Fishes*, *6*(3/4), 377–389.
- Balon, E. K. (1990). Epigenesis of an epigeneticist: The development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyology Reviews*, *1*, 1–48.
- Balshine-Earn, S. (1995). The costs of parental care in Galilee St Peter's fish, *Sarotherodon galilaeus*. *Animal Behaviour*, *50*(1), 1–7. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0214>
- Balshine-Earn, S. (1997). The benefits of uniparental versus biparental mouth brooding in Galilee St. Peter's fish. *Journal of Fish Biology*, *50*(2), 371–381.  
<https://doi.org/10.1006/jfbi.1996.0299>
- Balshine-Earn, S., & Earn, D. J. D. (1998). On the evolutionary pathway of parental care in mouth-brooding cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *265*(1411), 2217–2222. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0562>
- Barlow, G. W. (1964). Ethology of the Asian Teleost *Badis badis*. V. Dynamics of Fanning and other Parental Activities, with Comments on the Behavior of the Larvae and Postlarvae. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *21*, 99–123. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1964.tb01188.x>
- Barlow, G. W. (1974). Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral reef surgeon fishes. *American Zoologist*, *14*, 9–34.
- Barlow, G. W. (1981). Patterns of parental investment, dispersal and size among coral-reef fishes. *Environmental Biology of Fishes*, *6*(1), 65–85.
- Barnett, A., & Bellwood, D. R. (2005). Sexual dimorphism in the buccal cavity of paternal mouthbrooding cardinalfishes (Pisces: Apogonidae). *Marine Biology*, *148*, 205–212.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-005-0052-z>
- Batista, V. S., & Lima, L. G. (2010). In search of traditional bio-ecological knowledge useful for fisheries co-management: the case of jaraquis *Semaprochilodus* spp. (Characiformes, Prochilodontidae) in Central Amazon, Brazil. *Journal of Ethnobiology and*

- Ethnomedicine*, 6, 15. <https://doi.org/10.1186/1746-4269-6-15>
- Baylis, J. R. (1978). Paternal behaviour in fishes: a question of investment, timing or rate? *Nature*, 276, 738. <https://doi.org/10.1038/276738a0>
- Baylis, J. R. (1981). The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environmental Biology of Fishes*, 6(2), 223–251.
- Beck, C. W. (1998). Mode of fertilization and parental care in anurans. *Animal Behaviour*, 55(2), 439–449.
- Bellairs, R., Lorenz, F. W., & Dunlap, T. (1978). Cleavage in the chick embryo. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 43, 55–69.
- Berra, T. M. (2007). *Freshwater fish distribution* (2nd ed.). Chicago: University of Chicago Press. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02021.x>
- Berra, T. M., & Humphrey, J. D. (2002). Gross anatomy and histology of the hook and skin of forehead brooding male nurseryfish, *Kurtus gulliveri*, from northern Australia. *Environmental Biology of Fishes*, 65(3), 263–270. <https://doi.org/10.1023/A:1020523905635>
- Betancur-R., R., Acero P., A., Bermingham, E., & Cooke, R. (2007). Systematics and biogeography of New World sea catfishes (Siluriformes: Ariidae) as inferred from mitochondrial, nuclear, and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1), 339–357. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.02.022>
- Betancur-R., R., Broughton, R. E., Wiley, E. O., Carpenter, K., López, J. A., Li, C., ... Ortí, G. (2013). The Tree of Life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents*, (APR 2013). <https://doi.org/10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccae75bb165c8c26288>
- Betancur-R., R., Ortí, G., & Pyron, A. R. (2015). Fossil-based comparative analyses reveal ancient marine ancestry erased by extinction in ray-finned fishes. *Ecol Lett*, 18. <https://doi.org/10.1111/ele.12423>
- Betancur-R., R., Wiley, E. O., Arratia, G., Acero, A., Bailly, N., Miya, M., ... Ortí, G. (2017). Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 162. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>
- Blackburn, D. G. (2015). Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: A quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology*, 276(8), 961–990. <https://doi.org/10.1002/jmor.20272>

- Blier, P. U., Dufresne, F., & Burton, R. S. (2001). Natural selection and the evolution of mtDNA-encoded peptides: Evidence for intergenomic co-adaptation. *Trends in Genetics*, 17(7), 400–406. [https://doi.org/10.1016/S0168-9525\(01\)02338-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(01)02338-1)
- Blumer, L. S. (1979). Male parental care in the bony fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 54(2), 149–161.
- Blumer, L. S. (1982). A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 76, 1–22.
- Breder, C. M., & Rosen, D. E. (1966). *Modes of reproduction in fishes*. Neptune City: T. F. H. Publications.
- Britz, R. (2004). Egg structure and larval development of *Pantodon buchholzi* (Teleostei: Osteoglossomorpha), with a review of data on reproduction and early life history in other osteoglossomorphs. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15(3), 209–224.
- Bruton, M. N. (1979). The breeding biology and early development of *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae) in Lake Sibaya, South Africa, with a review of breeding in species of the subgenus *Clarias* (*Clarias*). *Transactions of the Zoological Society of London*, 35, 1–45.
- Bruton, M. N. (1990). Trends in the life-history styles of vertebrates: An introduction to the second ALHS volume. *Environmental Biology of Fishes*, 28, 7–16.
- Bruton, M. N. (1996). Alternative life-history strategies of catfishes. *Aquatic Living Resources*, 9, 35–41.
- Buckley, J., Maunder, R. J., Foey, A., Pearce, J., Val, A. L., & Sloman, K. a. (2010). Biparental mucus feeding: a unique example of parental care in an Amazonian cichlid. *The Journal of Experimental Biology*, 213(Pt 22), 3787–3795. <https://doi.org/10.1242/jeb.042929>
- Campbell, M. A., Nielsen, J. G., Sado, T., Shinzato, C., Kanda, M., Satoh, T. P., & Miya, M. (2017). Evolutionary affinities of the unfathomable Parabrotulidae: Molecular data indicate placement of *Parabrotula* within the family Bythitidae, Ophidiiformes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109, 337–342.
- Christiansen, J. S., Præbel, K., Siikavuopio, S. I., & Carscadden, J. E. (2008). Facultative semelparity in capelin *Mallotus villosus* (Osmeridae): An experimental test of a life history phenomenon in a sub-arctic fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.04.003>

- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton: Princeton University Press.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), 1375–1383.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cole, K. S. (2010). Gonad morphology in hermaphroditic gobies. In K. S. Cole (Ed.), *Reproduction and sexuality in marine fishes: Patterns and processes* (1st ed., pp. 117–162). Berkeley and Los Angeles, CA: University of California Press.
- Coleman, R. M. (1992). Reproductive biology and female parental care in the cockscomb prickleback, *Anopkzrchus purpureus* (Pisces: Stichaeidae). *Environmental Biology of Fishes*, 35, 177–186.
- Coleman, R. M. (1999). Parental Care in Intertidal Fishes. In *Intertidal Fishes: Life in Two Worlds* (1st ed., pp. 165–180). London: Academic Press.
- Collette, B. B. (2010). Reproduction and development in epipelagic fishes. In K. S. Cole (Ed.), *Reproduction and sexuality in marine fishes: Patterns and processes* (1st ed., pp. 21–64). Berkeley and Los Angeles, CA: University of California Press.
- Compagno, L. J. V. (1990). Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes*, 28, 33–75.
- Covain, R., & Fisch-Muller, S. (2007). The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462, 1–40.
- Crampton, W. G. R., & Hopkins, C. D. (2005). Nesting and Paternal Care in the Weakly Electric Fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with Descriptions of Larval and Adult Electric Organ Discharges of Two Species. *Copeia*, 2005(1), 48–60.
- Crawford, S. S., & Balon, E. K. (1996). Cause and effect of parental care in fishes. In J. T. Rosenblatt & C. T. Snowdon (Eds.), *Advances in the study of behavior*, 25 (1st ed., Vol. 25, pp. 53–107). New York: Academic Press.
- Crump, M. L. (1996). Parental care among the Amphibia. In J. T. Rosenblatt & C. T. Snowdon (Eds.), *Advances in the study of behavior*, 25 (1st ed., Vol. 25, pp. 109–144). New York: Academic Press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (1st ed.). London: John Murray. Retrieved from

- <https://www.gutenberg.org/files/1228/1228-h/1228-h.htm>
- Dawkins, R., & Carlisle, T. R. (1976). Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature*, 262, 131–133. <https://doi.org/10.1038/260170a0>
- DeMartini, E. E., & Sikkel, P. C. (2006). Reproduction. In L. G. Allen, D. J. Pondella, & M. H. Horn (Eds.), *The ecology of marine fishes: California and adjacent waters* (pp. 482–523). Berkeley: University of California Press.  
<https://doi.org/10.1525/california/9780520246539.003.0019>
- DeWoody, J. A., & Avise, J. C. (2001). Genetic perspectives on the natural history of fish mating systems. *The Journal of Heredity*, 92(2), 167–172.  
<https://doi.org/10.1093/jhered/92.2.167>
- Di Tommaso, P., Moretti, S., Xenarios, I., Orobittg, M., Montanyola, A., Chang, J.-M., ... Notredame, C. (2011). T-Coffee: a web server for the multiple sequence alignment of protein and RNA sequences using structural information and homology extension. *Nucleic Acids Research*, 39(Web Server issue), W13–7.  
<https://doi.org/10.1093/nar/gkr245>
- Doadrio, I., & Domínguez, O. (2004). Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2), 416–430. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.022>
- Duarte, C. M., & Alcaraz, M. (1989). To produce many small or few large eggs: A size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80, 401–404.
- Dulvy, N. K., & Reynolds, J. D. (1997). Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1386), 1309–1315.
- Elgar, M. A. (1990). Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos*, 59(2), 283–287.
- Esguícero, A. L. H., & Arcifa, M. S. (2010). Biology and population features of a rare species of Pseudopimelodidae from the Upper Paraná River Basin. *Biota Neotropica*, 10(3), 161–167.
- Esteve, M., McLennan, D. A., & Kawahara, M. (2009). Spawning behaviour of Sakhalin taimen, Parahucho perryi, from northern Hokkaido, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 85(3), 265–273. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9495-2>

- Etnier, D. A., & Starnes, W. C. (2001). *The fishes of Tennessee* (2nd ed.). Knoxville: University of Tennessee Press.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791.
- Felsenstein, J. (1996). Inferring phylogenies from protein sequences by parsimony, distance, and likelihood methods. *Methods in Enzymology*, 266, 418–427.  
[https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(96\)66026-1](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(96)66026-1)
- Flegler-Balon, C. (1989). Direct and indirect development in fishes - examples of alternative life-history styles. In M. N. Bruton (Ed.), *Alternative life-history styles of animals* (1st ed., pp. 71–100). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-2605-9\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-009-2605-9_5)
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (Eds.). (2017). Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Electronic version.  
<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (Eds.). (2018). Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Electronic version  
<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (Eds.). (2019). Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Electronic version  
<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Friel, J. (1994). *A phylogenetic study of the Neotropical banjo catfishes (Teleostei: Siluriformes: Aspredinidae)*. (Doctoral dissertation). Duke University, Durham (NC), U.S.A. Retrieved from  
[https://www.researchgate.net/publication/270581284\\_A\\_Phylogenetic\\_Study\\_Of\\_The\\_Neotropical\\_Banjo\\_Catfishes\\_Teleostei\\_Siluriformes\\_Aspredinidae](https://www.researchgate.net/publication/270581284_A_Phylogenetic_Study_Of_The_Neotropical_Banjo_Catfishes_Teleostei_Siluriformes_Aspredinidae)
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2012a). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2012).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2012b). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (10/2012).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2013a). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2013).

- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2013b). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (10/2013).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2014). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2014).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2017). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (10/2017).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2018). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2018).
- Froese, R., & Pauly, D. (Eds.). (2019). FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (08/2019).
- Galtier, N. (2011). The intriguing evolutionary dynamics of plant mitochondrial DNA. *BMC Biology*, *9*, 61. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-9-61>
- Gasparini, J. L., Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., & Sazima, I. (2005). Marine ornamental trade in Brazil. *Biodiversity and Conservation*, *14*(12), 2883–2899. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0222-1>
- Gebhardt, M. D. (1987). Parental care: a freshwater phenomenon? *Environmental Biology of Fishes*, *19*(1), 69–72.
- Giora, J., & Burns, J. R. (2011). Sperm ultrastructure in three different families of weakly electric fishes (Teleostei: Gymnotiformes). *Neotropical Ichthyology*, *9*(4), 881–888. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252011005000047>
- Gittleman, J. L. (1981). The phylogeny of parental care in fishes. *Animal Behaviour*, *29*(3), 936–941. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80031-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80031-0)
- Godinho, A. L., Lamas, I. R., & Godinho, H. P. (2010). Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. *Environmental Biology of Fishes*, *87*, 143–162. <https://doi.org/10.1007/s10641-009-9574-4>
- Gonçalves, D., Matos, R., Fagundes, T., & Oliveira, R. (2005). Bourgeois males of the peacock blenny, *Salaria pavo*, discriminate female mimics from females? *Ethology*, *111*(6), 559–572. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01069.x>
- Goodwin, N. B., Balshine-Earn, S., & Reynolds, J. D. (1998). Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *265*(1412), 2265–2272. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0569>

- Goodwin, N. B., Dulvy, N. K., & Reynolds, J. D. (2002). Life-history correlates of the evolution of live bearing in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 357(1419), 259–267.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0958>
- Greenfield, D. W., Winterbottom, R., & Collette, B. B. (2008). Review of the Toadfish Genera (Teleostei: Batrachoididae, 59(15), 665–710.
- Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H., & Myers, G. S. (1966). Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 131(4), 339–456.
- Gross, M. R. (2005). The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology*, 80(1), 37–45.
- Gross, M. R., & Sargent, R. C. (1985). The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, 25, 807–892.
- Gross, M. R., & Shine, R. (1981). Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, 35(4), 775–793.
- Grüter, C., & Taborsky, B. (2004). Mouthbrooding and biparental care: An unexpected combination, but male brood care pays. *Animal Behaviour*, 68(6), 1283–1289.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.03.007>
- Gupta, A., Bhardwaj, A., Sharma, P., Pal, Y., & Kumar, S. (2015). Mitochondrial DNA - A tool for phylogenetic and biodiversity search in equines. *Journal of Biodiversity & Endangered Species*, S1:006. <https://doi.org/10.4172/2332-2543.S1-006>
- Hall, T. (2011). BioEdit v7.1.3. Retrieved from <http://www.mbio.ncsu.edu/bioedit/page2.html>
- Hastings, P. A., & Petersen, C. W. (2010). Parental care, oviposition sites, and mating systems of blennioid fishes. In K. S. Cole (Ed.), *Reproduction and sexuality in marine fishes: Patterns and processes* (1st ed., pp. 91–116). Berkeley and Los Angeles, CA: University of California Press.
- Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: Biology, evolution, and ecology* (2nd ed.). Oxford: John Wiley & Sons, Inc.
- Hildemann, W. H. (1959). A Cichlid Fish, *Symphysodon discus*, with unique nurture habits. *The American Naturalist*, 93(868), 27–34.
- Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754–755.

- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R., & Bollback, J. P. (2001). Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science*, *294*(5550), 2310–2314. <https://doi.org/10.1126/science.1065889>
- Hughes, L. C., Ortí, G., Huang, Y., Sun, Y., Baldwin, C. C., Thompson, A. W., ... Shi, Q. (2018). Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(24), 6249–6254. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719358115>
- Huynen, M. A., & Bork, P. (1998). Measuring genome evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(11), 5849–5856. <https://doi.org/10.5740/jaoacint.17-0207>
- Inoue, J. G., Miya, M., Tsukamoto, K., & Nishida, M. (2001). A mitogenomic perspective on the basal teleostean phylogeny: resolving higher-level relationships with longer DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *20*(2), 275–285. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.0970>
- Inoue, J. G., Miya, M., Tsukamoto, K., & Nishida, M. (2004). Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *32*(1), 274–286. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.11.009>
- Jamieson, I. . (1995). Do female fish prefer to spawn in nests with eggs for reasons of mate choice copying or egg survival? *The American Naturalist*, *145*(5), 824–832.
- Jan, R.-Q. (2000). Resource limitation underlying reproductive strategies of coral reef fishes: a hypothesis. *Zoological Studies*, *39*(3), 266–274.
- Johnston, C. E. (1999). The relationship of spawning mode to conservation of North American Minnows (Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, *55*(1), 21–30. <https://doi.org/10.1023/A:1007576502479>
- Jondeung, A., Sangthong, P., & Zardoya, R. (2007). The complete mitochondrial DNA sequence of the Mekong giant catfish (*Pangasianodon gigas*), and the phylogenetic relationships among Siluriformes. *Gene*, *387*, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.08.001>
- Kavanagh, K. D. (1998). Notes on the frequency and function of glancing behavior in juvenile *Acanthochromis* (Pomacentridae). *Copeia*, *1998*(2), 493–496.
- Keenleyside, M. H. A. (1983). Mate desertion in relation to adult sex ratio in the biparental cichlid fish *Herotilapia Multispinosa*. *Animal Behaviour*, *31*, 683–688.

- Kim, H. S., Kim, S. H., & Park, J. Y. (2015). Characteristics of spawning sites in the natural environment of the Korean endemic species, *Liobagrus somjinensis* (Siluriformes: Amblycipitidae) in the Yocheon (stream), Seomjingang (river), Korea. *Korean Journal of Ichthyology*, 27(4), 300–305.
- Kirschbaum, F., & Schugardt, C. (2002). Reproductive strategies and developmental aspects in mormyrid and gymnotiform fishes. *Journal of Physiology Paris*, 96(5–6), 557–566. [https://doi.org/10.1016/S0928-4257\(03\)00011-1](https://doi.org/10.1016/S0928-4257(03)00011-1)
- Klett, V., & Meyer, A. (2002). What, if anything, is a Tilapia? - Mitochondrial ND2 phylogeny of tilapiines and the evolution of parental care systems in the African cichlid fishes. *Molecular Biology and Evolution*, 19(6), 865–883. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004144>
- Kock, K.-H., & Kellermann, A. (1991). Reproduction in Antarctic notothenioid fish. *Antarctic Science*, 3(2), 125–150. <https://doi.org/10.1017/S0954102091000172>
- Kolm, N., & Ahnesjö, I. (2005). Do egg size and parental care coevolve in fishes? *Journal of Fish Biology*, 66, 1499–1515. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00777.x>
- Kolm, N., Goodwin, N. B., Balshine, S., & Reynolds, J. D. (2006). Life history evolution in cichlids 1: Revisiting the evolution of life histories in relation to parental care. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(1), 66–75. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00984.x>
- Kuwamura, T. (1986). Parental care and mating systems of cichlid fishes in Lake Tanganyika: a preliminary field survey. *Journal of Ethology*, 4(2), 129–146. <https://doi.org/10.1007/BF02348115>
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., ... Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics (Oxford, England)*, 23(21), 2947–2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- Leis, J. M., & Rennis, D. S. (2000). Ostraciidae. In J. M. Leis & B. M. Carson-Ewart (Eds.), *The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: An identification guide to marine fish larvae* (1st ed., pp. 778–781). Leiden: Brill.
- Leite, J. R., Pereira, P. H. C., Sanches, E. G., Moura, R. L., & Hostim-Silva, M. (2018). Bird-like complex nesting behaviour by the Brazilian-endemic reef fish *Gramma brasiliensis*. *Marine and Freshwater Research*, 69(6), 982–986. <https://doi.org/10.1071/MF17091>
- Li, C., Lu, G., & Ortí, G. (2008). Optimal data partitioning and a test case for ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci. *Systematic Biology*, 57(4), 519–539.

- <https://doi.org/10.1080/10635150802206883>
- Li, C., Ortí, G., Zhang, G., & Lu, G. (2007). A practical approach to phylogenomics: The phylogeny of ray-finned fish (Actinopterygii) as a case study. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 44. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-44>
- Loiselle, P. V. (1978). Prevalence of male brood care in teleosts. *Nature*, 276, 98–98.
- Long, J. A., Mark-Kurik, E., Johanson, Z., Lee, M. S. Y., Young, G. C., Min, Z., ... Trinajstić, K. (2015). Copulation in antiarch placoderms and the origin of gnathostome internal fertilization. *Nature*, 517, 196–199. <https://doi.org/10.1038/nature13825>
- Long, J. A., Trinajstić, K., & Johanson, Z. (2009). Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature*, 457, 1124–1127. <https://doi.org/10.1038/nature07732>
- Longo, S. J., Faircloth, B. C., Meyer, A., Westneat, M. W., Alfaro, M. E., & Wainwright, P. C. (2017). Phylogenomic analysis of a rapid radiation of misfit fishes (Syngnathiformes) using ultraconserved elements. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 113, 33–48. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.05.002>
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2011). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2018). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.6 <http://mesquiteproject.org>.
- Madhavi, M., Kailasam, M., & Mohanlal, D. L. (2015). Ultrastructure of sperm of the Spotted scat (*Scatophagus argus*, Linnaeus, 1766) observed by scanning and transmission electron microscopy. *Animal Reproduction Science*, 153, 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2014.12.008>
- Maehata, M. (2007). Reproductive ecology of the Far Eastern catfish, *Silurus asotus* (Siluridae), with a comparison to its two congeners in Lake Biwa, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 78(2), 135–146. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9083-7>
- Mank, J. E., Promislow, D. E. L., & Avise, J. C. (2005). Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution*, 59(7), 1570–1578.
- Maynard Smith, J. (1977). Parental investment: A prospective analysis. *Animal Behaviour*, 25, 1–9. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90062-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90062-8)
- Mazzoldi, C., Lorenzi, V., & Rasotto, M. B. (2007). Variation of male reproductive apparatus in relation to fertilization modalities in the catfish families Auchenipteridae and

- Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Fish Biology*, 70(1), 243–256.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01300.x>
- Melo, R. M. C., Arantes, F. P., Sato, Y., dos Santos, J. E., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2011). Comparative morphology of the gonadal structure related to reproductive strategies in six species of neotropical catfishes (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Morphology*, 272, 525–535. <https://doi.org/10.1002/jmor.10931>
- Menezes, N. A., & Vazzoler, A. E. M. (1992). Reproductive Characteristics of Characiformes. In W. C. Hamlett (Ed.), *Reproductive biology of South American vertebrates* (1st ed., pp. 60–70). New York: Springer-Verlag New York, Inc.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2866-0>
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14, 1–8. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Miya, M., Kawaguchi, A., & Nishida, M. (2001). Mitogenomic exploration of higher teleostean phylogenies : A case study for moderate-scale evolutionary genomics with 38 newly determined complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 18(11), 1993–2009. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003741>
- Miya, M., & Nishida, M. (2000). Use of mitogenomic information in Teleostean molecular phylogenetics: A tree-based exploration under the Maximum-Parsimony optimality criterion. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17(3), 437–455.  
<https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0839>
- Miya, M., Satoh, T. P., & Nishida, M. (2005). The phylogenetic position of toadfishes (order Batrachoidiformes) in the higher ray-finned fish as inferred from partitioned Bayesian analysis of 102 whole mitochondrial genome sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 289–306. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00483.x>
- Miya, M., Takeshima, H., Endo, H., Ishiguro, N. B., Inoue, J. G., Mukai, T., ... Nishida, M. (2003). Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26(1), 121–138.
- Modesto, T., & Canário, A. V. M. (2003). Morphometric changes and sex steroid levels during the annual reproductive cycle of the Lusitanian toadfish, *Halobatrachus didactylus*. *General and Comparative Endocrinology*, 131(3), 220–231.

- [https://doi.org/10.1016/S0016-6480\(03\)00027-3](https://doi.org/10.1016/S0016-6480(03)00027-3)
- Mol, J. H. A. (1993). Structure and function of floating bubble nests of three armoured catfishes (Callichthyidae) in relation to the aquatic environment. In P. E. Ouboter (Ed.), *Freshwater Ecosystems of Suriname* (pp. 167–197). Kluwer: Academic Press.
- Møller, P. R., Knudsen, S. W., Schwarzhans, W., & Nielsen, J. G. (2016). A new classification of viviparous brotulas (Bythitidae) – with family status for Dinematchthyidae – based on molecular, morphological and fossil data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *100*, 391–408.
- Monteiro, N. M., Almada, V. C., & Vieira, M. N. (2005). Implications of different brood pouch structures in syngnathid reproduction. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *85*(5), 1235–1241.
- <https://doi.org/10.1017/S0025315405012373>
- Mooi, R. D. (1990). Egg surface morphology of pseudochromoids (Perciformes: Percoidei), with comments on its phylogenetic implications. *Copeia*, *1990*(2), 455–475.
- Moser, H. G. (1996). Stomiidae: Scaly dragonfishes. In H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 301–304). La Jolla, California: Allen Press, Inc. Retrieved from [http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI\\_Atlas\\_33.pdf](http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI_Atlas_33.pdf)
- Munehara, H. (1997). The reproductive biology and early life stages of *Podothecus sachi* (Pisces: Agonidae). *Fishery Bulletin*, *95*(3), 612–619.
- Muñoz, M. (2010). Reproduction in Scorpaeniformes. In K. S. Cole (Ed.), *Reproduction and sexuality in marine fishes: Patterns and processes* (1st ed., pp. 65–90). Berkeley and Los Angeles, CA: University of California Press.
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the world* (4th ed.). Hoboken, New Jersey, U S A: John Wiley & Sons, Inc.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the world* (5th ed.). Hoboken, New Jersey, U S A: John Wiley & Sons, Inc.
- Noakes, D. L. G. (1979). Parent-touching behavior by young fishes: Incidence, function and causation. *Environmental Biology of Fishes*, *4*(4), 389–400.
- <https://doi.org/10.1007/BF00005529>
- Noakes, D. L. G., & Barlow, G. W. (1973). Ontogeny of parent-contacting in young *Cichlasoma citrinellum* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, *46*(3–4), 221–255.

- O'Connor, C. M., Reardon, E. E., & Chapman, L. J. (2012). Shorter gills in mouth-brooding females of the Cichlid *Pseudocrenilabrus multicolor*. *Copeia*, *2012*(3), 382–388.  
<https://doi.org/10.1643/CG-10-130>
- Ochi, H., Rossiter, A., & Yanagisawa, Y. (2002). Paternal mouthbrooding bagrid catfishes in Lake Tanganyika. *Ichthyological Research*, *49*, 270–273.
- Okamoto, M., Watanabe, Y., & Asahida, T. (2010). A Larva of the skilfish, *Erilepis zonifer* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Anoplopomatidae), from off Northeastern Japan. *Species Diversity*, *15*, 125–130.
- Okiyama, M. (1990). Contrast in reproductive style between two species of sandfishes (family Trichodontidae). *Fishery Bulletin*, *88*(3), 543–549.
- Oliveira, R. F., Almada, V. C., & Gil, M. F. (1993). The reproductive behavior of the longspine snipefish, *Macrorhamphosus scolopax* (Syngnathiformes, Macrorhamphosidae). *Environmental Biology of Fishes*, *36*(4), 337–343.  
<https://doi.org/10.1007/BF00012410>
- Oppenheimer, J. R. (1970). Mouthbreeding in fishes. *Animal Behaviour*, *18*, 493–503.
- Oppenheimer, J. R., & Barlow, G. W. (1968). Dynamics of parental behavior in the black-chinned mouthbreeder, *Tilapia melanotheron* (Pisces: Cichlidae). *Zeitschrift Fur Tierpsychologie*, *25*(8), 889–914. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1968.tb00051.x>
- Page, R. D. M., & Holmes, E. C. (1998). *Molecular evolution: A phylogenetic approach* (1st ed.). Oxford: Blackwell Science, Ltd.
- Pampoulie, C., Lindström, K., & St. Mary, C. M. (2004). Have your cake and eat it too: Male sand gobies show more parental care in the presence of female partners. *Behavioral Ecology*, *15*(2), 199–204. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg107>
- Parenti, L. R. (2005). The phylogeny of Atherinomorphs: evolution of a novel fish reproductive system. In M. C. Uribe & H. J. Grier (Eds.), *Viviparous Fishes* (1st ed., pp. 13–30). Homestead, Florida: New Life Publications.
- Parenti, L. R. (2008). A phylogenetic analysis and taxonomic revision of rice fishes, *Oryzias* and relatives (Beloniformes, Adrianichthyidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *154*, 494–610.
- Patris, B., & Baudoin, C. (2000). A comparative study of parental care between two rodent species: Implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus*. *Behavioural Processes*, *51*, 35–43.

- Paugy, D. (2007). Hepsetidae. In M. L. J. Stiassny, G. G. Teugels, & C. D. Hopkins (Eds.), *The fresh and brackish water fishes of Lower Guinea, West-Central Africa*. (Vol. I, pp. 343–346). Paris: IRD Éditions. Retrieved from [http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/ed-06-08/010044402.pdf](http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/ed-06-08/010044402.pdf)
- Perrone, M., & Zaret, T. M. (1979). Parental care patterns of fishes. *The American Naturalist*, *113*(3), 351–361.
- Pietsch, T. W. (1976). Dimorphism, parasitism and sex: Reproductive strategies among deep-sea anglerfishes. *Copeia*, *1976*, 781–793.
- Pietsch, T. W. (2005). Dimorphism, parasitism, and sex revisited: Modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes). *Ichthyological Research*, *52*, 207–236. <https://doi.org/10.1007/s10228-005-0286-2>
- Pollock, D. D., Eisen, J. A., Doggett, N. A., & Cummings, M. P. (2000). A case for evolutionary genomics and the comprehensive examination of sequence biodiversity. *Molecular Biology and Evolution*, *17*(12), 1776–1788. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026278>
- Pollux, B. J. A., Pires, M. N., Banet, A. I., & Reznick, D. (2009). Evolution of Placentas in the Fish Family Poeciliidae: An Empirical Study of Macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(1), 271–289. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120209>
- Pusey, B. J., & Stewart, T. (1989). Internal fertilization in Lepidogalaxias salamandroides Mees (Pisces: Lepidogalaxiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *97*(1), 69–79. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1989.tb00554.x>
- Qasin, S. Z. (1956). Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. *Journal Du Conseil International Pour L'Exploration de La Mer*, *XXI*(2), 144–155.
- Quagio-Grassiotto, I., Ortiz, R. J., Pérez, M. H. S., & Oliveira, C. (2011). Sperm of Doradidae (Teleostei: Siluriformes). *Tissue and Cell*, *43*(1), 8–23. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2010.10.006>
- Reynolds, J. D., Goodwin, N. B., & Freckleton, R. P. (2002). Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *357*(1419), 269–281. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0930>

- Reznick, D., Mateos, M., & Springer, M. S. (2002). Independent origins and rapid evolution of the placenta in the fish genus *Poeciliopsis*. *Science*, *298*, 1018–1020.  
<https://doi.org/10.1126/science.1076018>
- Reznick, D., Meredith, R., & Collette, B. B. (2007). Independent evolution of complex life history adaptations in two families of fishes, live-bearing halfbeaks (Zenarchopteridae, Beloniformes) and Poeciliidae (Cyprinodontiformes). *Evolution*, *61*(11), 2570–2583.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00207.x>
- Richards, W. J., & Lindeman, K. C. (1987). Recruitment Dynamics of Reef Fishes : Planktonic Processes , Settlement and Demersal Ecologies , and Fishery Analysis. *Bulletin of Marine Science*, *41*(2), 392–410.
- Ridley, M. (1978). Paternal care. *Animal Behaviour*, *26*, 904–932.
- Riesch, R., Plath, M., Schlupp, I., & Marsh-Matthews, E. (2010). Matrotrophy in the cave molly: An unexpected provisioning strategy in an extreme environment. *Evolutionary Ecology*, *24*(4), 789–801. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9335-z>
- Rodríguez, J. M., Alemany, F., & Garcia, A. (2017). *A guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species*. Rome: FAO. Retrieved from <http://www.fao.org/3/a-i7708e.pdf>
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, *19*(12), 1572–1574.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Rüber, L., Britz, R., Tan, H. H., Ng, K. L., & Zardoya, R. (2004). Evolution of mouthbrooding and life-history correlates in the fighting fish genus *Betta*. *Evolution*, *58*(4), 799–813.
- Rüber, L., Britz, R., & Zardoya, R. (2006). Molecular Phylogenetics and Evolutionary Diversification of Labyrinth Fishes (Perciformes: Anabantoidei). *Systematic Biology*, *55*(3), 374–397. <https://doi.org/10.1080/10635150500541664>
- Rubinoff, D., & Holland, B. S. (2005). Between two extremes: Mitochondrial DNA is neither the panacea nor the nemesis of phylogenetic and taxonomic inference. *Systematic Biology*, *54*(6), 952–961. <https://doi.org/10.1080/10635150500234674>
- Sabaj, M. H., Armbruster, J. W., & Page, L. M. (1999). Spawning in *Ancistrus* (Siluriformes : Loricariidae) with comments on the evolution of snout tentacles as a novel reproductive strategy: larval mimicry. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, *10*(3), 217–229.

- Sanciango, M. D., Carpenter, K. E., & Betancur-R., R. (2016). Phylogenetic placement of enigmatic percomorph families (Teleostei: Percomorphaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *94*, 565–576. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.006>
- Sargent, R. C., & Gross, M. R. (1986). Williams' principle: An explanation of parental care in teleost fishes. In T. J. Pitcher (Ed.), *The Behaviour of Teleost Fishes* (1st ed., pp. 275–293). Beckenham, UK: Croom Helm. <https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4>
- Sargent, R. C., Taylor, P. D., & Gross, M. R. (1987). Parental care and the evolution of egg size in fishes. *The American Naturalist*, *129*(1), 32–46.
- Shine, R. (1978). Propagule Size and Parental Care the Safe-Harbor Hypothesis. *Journal of Theoretical Biology*, *75*(4), 417–424. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90353-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90353-3)
- Sin, Y. M., Ling, K. H., & Lam, T. J. (1994). Passive transfer of protective immunity against ichthyophthiriasis from vaccinated mother to fry in tilapias, *Oreochromis aureus*. *Aquaculture*, *120*(3–4), 229–237. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90081-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90081-7)
- Smith, C., & Wootton, R. J. (1995). The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *5*, 7–22.
- Stepien, C. A., Dillon, A. K., Brooks, M. J., Chase, K. L., & Hubers, A. N. (1997). The evolution of blennioid fishes based on an analysis of mitochondrial 12S rDNA. In T. D. Kocher & C. A. Stepien (Eds.), *Molecular systematics of fishes* (1st ed., pp. 245–270). San Diego: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50016-6>
- Stepien, C. A., & Kocher, T. D. (1997). Molecules and morphology in studies of fish evolution. In T. D. Kocher & C. A. Stepien (Eds.), *Molecular systematics of fishes* (1st ed., pp. 1–11). San Diego: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012417540-2/50002-6>
- Stout, C. C., Tan, M., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., & Armbruster, J. W. (2016). Resolving Cypriniformes relationships using an anchored enrichment approach. *BMC Evolutionary Biology*, *16*, 244. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0819-5>
- Sullivan, J. P., Lundberg, J. G., & Hardman, M. (2006). A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *41*(3), 636–662. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.044>
- Sundara Raj, B. (1962). The extraordinary breeding habits of the catfish *Mystus aor* (Hamilton) and *Mystus seenghala* (Syke). *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences, India, B*, 28(3), 193–200.
- Suski, C. D., Svec, J. H., Ludden, J. B., Phelan, F. J. S., & Philipp, D. P. (2003). The Effect of Catch-and-Release Angling on the Parental Care Behavior of Male Smallmouth Bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132, 210–218.
- Suzuki, H. I., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2000). Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loriciid catfishes of the Parana ´ River , Brazil. *Journal of Fish Biology*, 57, 791–807. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2000.1352>
- Swofford, D. L. (2002). *Phylogenetic Analysis Using Parsimony \* (and other methods)*. Sunderland, MA: Sinauer Associated.
- Taanman, J.-W. (1999). The mitochondrial genome: Structure, transcription, translation and replication. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1410(2), 103–123. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(98\)00161-3](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(98)00161-3)
- Thibault, R. E., & Schultz, R. J. (1978). Reproductive adaptations among viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Evolution*, 32(2), 320–333. <https://doi.org/10.2307/2410999>
- Tojeira, I., Faria, A. M., Henriques, S., Faria, C., & Gonçalves, E. J. (2012). Early development and larval behaviour of two clingfishes, *Lepadogaster purpurea* and *Lepadogaster lepadogaster* (Pisces: Gobiesocidae). *Environmental Biology of Fishes*, 93, 449–459. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9935-7>
- Townshend, T. J., & Wootton, R. J. (1985). Variation in the mating system of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma panamense*. *Behaviour*, 95, 181–197.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (1st ed., pp. 136–179). Chicago: Aldine Publishing Company.
- Turner, C. L. (1940). Pseudoamnion, pseudochorion, and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes. *Journal of Morphology*, 67, 59–89.
- Twardek, W. M., Elvidge, C. K., Wilson, A. D. M., Algera, D. A., Zolderdo, A. J., Lougheed, S. C., & Cooke, S. J. (2017). Do protected areas mitigate the effects of fisheries-induced evolution on parental care behaviour of a teleost fish? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(4), 789–796. <https://doi.org/10.1002/aqc.2718>

- Van de Peer, Y. (2009). Phylogenetic inference based on distance methods: Theory. In P. Lemey, M. Salemi, & A.-M. Vandamme (Eds.), *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing* (2nd ed., pp. 142–160). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2010.01388.x>
- Vandamme, A.-M. (2009). Basic concepts of molecular evolution. In P. Lemey, M. Salemi, & A.-M. Vandamme (Eds.), *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing* (2nd ed., pp. 3–29). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vazzoler, A. E. A. M. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e prática* (1st ed.). Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá. Retrieved from [http://www.eduem.uem.br/novapagina/?q=system/files/Biologia da reprodução de peixes teleósteos.pdf](http://www.eduem.uem.br/novapagina/?q=system/files/Biologia%20da%20reprodu%C3%A7%C3%A3o%20de%20peixes%20tele%C3%B3steos.pdf)
- Wang, Z., Gerstein, M., & Snyder, M. (2009). RNA-Seq: A revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, *10*(1), 57–63. <https://doi.org/10.1038/nrg2484>
- Wassenbergh, S. Van, Joris, I., Descle, M., Liew, H. J., Boeck, G. De, Adriaens, D., & Aerts, P. (2016). Kinematics of mouthbrooding in *Oreochromis niloticus* (Cichlidae). *Journal of Experimental Biology*, *219*, 1535–1541. <https://doi.org/10.1242/jeb.131631>
- Watanabe, K. (1994). A note on the reproductive ecology of the torrent catfish, *Liobagrus reini* (Siluriformes: Amblycipitidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, *41*(2), 219–221.
- Watson, W. (1996a). Bathymasteridae: Ronquils. In H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 1112–1115). La Jolla, California: Allen Press, Inc. Retrieved from [http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI\\_Atlas\\_33.pdf](http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI_Atlas_33.pdf)
- Watson, W. (1996b). Gonostomatidae: Bristlemouths. In H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 247–267). La Jolla, California: Allen Press, Inc. Retrieved from [http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI\\_Atlas\\_33.pdf](http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI_Atlas_33.pdf)
- Watson, W. (1996c). Phosichthyidae: Lightfishes. In H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 284–294). La Jolla, California: Allen Press, Inc. Retrieved from [http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI\\_Atlas\\_33.pdf](http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI_Atlas_33.pdf)

- Watson, W. (1996d). Sternoptychidae: Hatchetfishes. In H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 268–283). La Jolla, California: Allen Press, Inc. Retrieved from [http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI\\_Atlas\\_33.pdf](http://www.calcofi.org/publications/atlas/CalCOFI_Atlas_33.pdf)
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wetzel, J., Wourms, J. P., & Friel, J. (1997). Comparative morphology of cotylephores in *Platystacus* and *Solenostomus*: Modifications of the integument for egg attachment in skin-brooding fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 50(1), 13–25.
- Winemiller, K. O., Agostinho, A. A., & Caramaschi, E. P. (2008). Fish Ecology in Tropical Streams. In D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology* (1st ed., pp. 107–146). Amsterdam: Academic Press.
- Wourms, J. P. (1981). Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21, 473–515. <https://doi.org/10.1093/wbro/lkj004>
- Wourms, J. P. (1991). Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity. *Environmental Biology of Fishes*, 30(1–2), 111–126. <https://doi.org/10.1007/BF02296882>
- Wourms, J. P., Grove, B. D., & Lombardi, J. (1988). The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. In W. S. Hoar & D. J. Randall (Eds.), *Fish physiology* (1st ed., Vol. 11B, pp. 1–134). San Diego: Academic Press.
- Zardoya, R., & Meyer, A. (1996). Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. *Molecular Biology and Evolution*, 13(7), 933–942. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025661>





## Anexo I (Continuação)

Infraclasse	Divisão	Subdivisão	Coorte	Superordem	Série	Subsérie	Ordem					
Holostei	Teleosteomorpha	Teleostei	Euteleostei	Osmeromorpha			Argentiniiformes					
							Galaxiiformes					
							Osmeriformes					
							Stomiiformes					
				Ateleopodomorpha			Ateleopodiformes					
				Cyclosquamata			Aulopiformes					
				Scopelomorpha			Myctophiformes					
				Lamprimorpha			Lampriformes					
				Paracanthopterygii							Polymixiiformes	
											Percopsiformes	
											Zeiformes	
											Stylephoriformes	
											Gadiformes	
				Acanthopterygii					Berycida		Holocentriformes	
											Trachichthyiformes	
											Beryciformes	
									Percomorpha			
Batrachoidida	Batrachoidiformes											
Gobiida	Kurtiformes											
	Gobiiformes											

## Anexo I (Continuação)

Infraclasse	Divisão	Subdivisão	Coorte	Superordem	Série	Subsérie	Ordem	
Holostei	Teleosteiomorpha	Teleostei	Euteleostei	Acanthopterygii	Percomorpha	Ovalentaria	Mugiliformes	
							Cichliformes	
							Blenniiformes	
							Gobiesociformes	
							Atheriniformes	
							Beloniformes	
							Cyprinodontiformes	
								Synbranchiformes
								Carangiformes
								Istiophoriformes
								Anabantiformes
						Pleuronectiformes		
							Syngnathiformes	
							Icosteiformes	
							Callionymiformes	
Scombrolabraciformes								
	Scombriformes							

## Anexo I (Continuação)

Infraclasse	Divisão	Subdivisão	Coorte	Superordem	Série	Subsérie	Ordem
Holostei	Teleosteomorpha	Teleostei	Euteleostei	Acanthopterygii	Percomorpha		Trachiniformes
							Labriformes
							Perciformes
							Scorpaeniformes
							Moroniiformes
							Acanthuriformes
							Spariformes
							Caproiformes
							Lophiiformes
Tetraodontiformes							

## Anexo II. Enquadramento taxonómico das famílias amostradas segundo Nelson et al. (2016)

## Subclasse Actinopterygii

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies	
Polypteriformes	1			Polypteridae	13	
Acipenseriformes	2	Acipenseroidei		Polyodontidae	2	
				Acipenseridae	25	
Lepisosteiformes	1			Lepisosteidae	7	
Amiiformes	1	Amioidei		Amiidae	1	
Elopiformes	2			Elopidae	7	
				Megalopidae	2	
Albuliformes	1			Albulidae	12	
Notacanthiformes	2			Halosauridae	16	
				Notacanthidae	11	
Anguilliformes	19	Synaphobranchioidei		Synaphobranchidae	38	
				Heterenchelyidae	8	
		Muraenoidei		Myrocongridae	5	
				Muraenidae	200	
				Chlopsidae	22	
		Congroidei		Derichthyidae	3	
				Ophichthidae	319	
				Muraenesocidae	15	
				Nettastomatidae	42	
				Congridae	194	
		Moringuoidei			Moringuidae	15
		Saccopharyngoidei		Cyematidae	2	
				Monognathidae	15	
				Saccopharyngidae	10	
				Eurypharyngidae	1	
Anguilloidei		Nemichthyidae	9			
		Serrivomeridae	9			
		Anguillidae	23			
Hiodontiformes	1			Hiodontidae	2	
Osteoglossiformes	5			Pantodontidae	1	
				Osteoglossidae	16	
				Notopteridae	10	
				Mormyridae	216	
				Gymnarchidae	1	

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Clupeiformes	5	Denticipitoidei		Denticipitidae	1
				Clupeoidei	Engraulidae
		Chirocentridae			2
		Clupeidae		218	
Alepocephaliformes	3			Platytroctidae	39
				Bathylaconidae	3
				Alepocephalidae	95
Gonorynchiformes	3			Chanidae	1
				Gonorynchidae	5
				Kneriidae	31
Cypriniformes	13		Cyprinoidea	Cyprinidae	3.006
				Psilorhynchidae	20
			Cobitoidea	Gyrinocheilidae	3
				Catostomidae	78
				Botiidae	57
				Cobitidae	195
				Balitoridae	93
				Gastromyzontidae	125
				Nemacheilidae	618
Characiformes	19	Citharinoidei		Citharinidae	8
				Alestoidea	Alestidae
		Hepsetidae			5
		Erythrinioidea		Erythrinidae	16
				Cynodontidae	8
				Serrasalmidae	92
				Hemiodontidae	31
				Anostomidae	155
				Chilodontidae	8
				Curimatidae	103
				Prochilodontidae	21
		Characoidea		Lebiasinidae	77
				Ctenoluciidae	7
				Characidae	1.251
				Gasteropelecidae	9

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies	
Siluriformes	40	Loricarioidei		Callichthyidae	202	
				Astroblepidae	56	
				Loricariidae	915	
			Siluroidei	<i>Incertae sedis</i>	Siluridae	107
				<i>Incertae sedis</i>	Austroglanididae	3
				<i>Incertae sedis</i>	Pangasiidae	30
					Plotosidae	40
					Ailiidae	23
					Horabagridae	12
					Bagridae	221
				Sisoroidea	Amblycipitidae	34
					Amphiliidae	93
					Malapteruridae	21
					Mochokidae	209
					Schilbeidae	33
					Claroteidae	62
				Clarioidea	Clariidae	115
					Heteropneustidae	5
				Arioidea	Ariidae	150
				Aspredinidae	39	
			Doradoidea	Doradidae	93	
				Auchenipteridae	115	
			Ictaluroidea	Ictaluridae	51	
	Pimelodoidea	Heptapteridae	209			
		Pimelodidae	112			
Gymnotiformes	5	Gymnotoidei		Gymnotidae	40	
		Sternopygoidei	Rhamphichthyoidea	Rhamphichthyidae	17	
				Hypopomidae	46	
				Sternopygidae	42	
			Apteronotoidea	Apteronotidae	88	
Salmoniformes	1			Salmonidae	223	
Esociformes	2			Esocidae	9	
				Umbridae	3	

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies	
Argentiniiformes	4			Argentiniidae	27	
				Opisthoproctidae	19	
				Microstomatidae	20	
				Bathylagidae	22	
Galaxiiformes	1			Galaxiidae	50	
Osmeriformes	5	Osmeroidei		Osmeridae	15	
				Plecoglossidae	1	
				Salangidae	20	
		Retropinnoidei		Prototroctidae	2	
		Retropinnidae		4		
Stomiiformes	4	Gonostomatoidei		Gonostomatidae	31	
				Sternoptychidae	73	
				Phosichthyidae	24	
				Stomiidae	286	
Ateleopodiformes	1			Ateleopodidae	13	
Aulopiiformes	16	Aulopoidei		Synodontidae	70	
				Aulopidae	12	
				Pseudotrichonotidae	2	
		Paraulopoidei		Paraulopidae	14	
		Ipnopoidea		Ipnopidae	32	
				Giganturidae	2	
				Bathysauroididae	1	
				Bathysauridae	2	
				Chlorophthalmoidea	Chlorophthalmidae	17
				Notosudoidea	Notosudidae	17
		Alepisauroidei		Alepisauroidea	Scopelarchidae	18
					Evermannellidae	8
					Sudidae	2
					Paralepididae	27
					Alepisauridae	9
					Lestidiidae	30
Myctophiformes	2					Neoscopelidae
			Myctophidae	248		

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Lampriformes	6			Veliferidae	2
				Lampridae	2
				Lophotidae	4
				Radiicephalidae	1
				Trachipteridae	10
				Regalecidae	3
Polymixiiformes	1			Polymixiidae	10
Percopsiformes	3			Percopsidae	2
				Aphredoderidae	1
				Amblyopsidae	8
Zeiformes	6	Cytoidei		Cyttidae	3
		Zeoidei		Oreosomatidae	10
				Parazenidae	4
				Zeniontidae	7
				Grammicolepididae	3
				Zeidae	6
Stylephoriformes	1			Stylephoridae	1
Gadiformes	13	Melanonoidei		Melanonidae	2
		Macrouroidei		Steindachneriidae	1
				Bathygadidae	26
				Macrouridae	364
				Trachyrincidae	2
		Gadoidei	<i>Incertae sedis</i>	Euclichthyidae	1
			<i>Incertae sedis</i>	Moridae	108
			<i>Incertae sedis</i>	Macruronidae	7
			<i>Incertae sedis</i>	Merlucciidae	16
			Gadoidea	Ranicipitidae	1
			Bregmacerotidae	14	
			Muraenolepididae	9	
			Gadidae	56	
Holocentriformes	1			Holocentridae	83
Trachichthyiformes	5	Anoplogastroidei		Anoplogastridae	2
		Trachichthyoidei		Diretmidae	4
				Anomalopidae	9
				Monocentridae	4
				Trachichthyidae	49

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Beryciformes	8	Stephanoberycoidei	Stephanoberycoidea	Gibberichthyidae	2
				Stephanoberycidae	4
			Hispidoberycidae	1	
			Rondeletiidae	2	
		Berycoidei	Cetomimoidea	Barbourisiidae	1
				Cetomimidae	21
			Melamphaidae	63	
			Berycidae	10	
Ophidiiformes	5	Ophidioidei		Carapidae	36
				Ophidiidae	258
		Bythitoidei		Bythitidae	211
				Aphyonidae	23
				Parabrotulidae	3
Batrachoidiformes	1			Batrachoididae	83
Kurtiformes	2			Kurtidae	2
				Apogonidae	347
Gobiiformes	8			Rhyacichthyidae	3
				Odontobutidae	21
				Milyeringidae	5
				Eleotridae	139
				Butidae	46
				Oxudercidae	598
				Gobiidae	1.359
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Ambassidae	50
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Embiotocidae	24
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Grammatidae	13
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Plesiopidae	50
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Polycentridae	2
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Pomacentridae	387
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Pseudochromidae	152
<i>Incertae sedis</i> em Ovalentaria <sup>(a)</sup>				Opistognathidae	80
Mugiliformes	1			Mugilidae	75
Cichliformes	2			Cichlidae	1.762

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Blenniiformes	6			Tripterygiidae	171
				Dactyloscopidae	48
				Blenniidae	397
				Clinidae	88
				Labrisomidae	118
				Chaenopsidae	96
Gobiesociformes	1			Gobiesocidae	169
Atheriniformes	8	Atherinopsoidei		Atherinopsidae	110
				Notocheiridae	1
		Exocoetoidei	Exocoetoidea	Melanotaeniidae	140
				Atherionidae	3
				Dentatherinidae	1
				Phallostethidae	23
				Atherinidae	68
Beloniformes	6	Adrianichthyoidei		Adrianichthyidae	38
		Exocoetoidei	Exocoetoidea	Exocoetidae	69
				Hemiramphidae	67
			Scomberesocoidea	Zenarchopteridae	58
				Belonidae	47
				Scomberesocidae	4
Cyprinodontiformes	10	Aplocheiloidei		Aplocheilidae	14
				Nothobranchiidae	258
				Rivulidae	370
		Cyprinodontoidei	Funduloidea	Goodeidae	59
				Fundulidae	44
			Valencioidea	Valenciidae	2
			Cyprinodontoidea	Cyprinodontidae	131
			Poecilioidea	Anablepidae	18
Poeciliidae	353				
Synbranchiformes	3	Synbranchoidei		Synbranchidae	23
		Mastacembeloidei		Mastacembelidae	84
Carangiformes	6			Coryphaenidae	2
				Rachycentridae	1
				Echeneidae	8
				Carangidae	147
				Menidae	1

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies		
Istiophoriformes	3			Sphyraenidae	27		
				Xiphiidae	1		
				Istiophoridae	11		
Anabantiformes	7	Anabantoidei		Anabantidae	33		
				Helostomatidae	1		
				Osphronemidae	136		
		Channoidei		Channidae	37		
				Nandidae	9		
Pleuronectiformes	14	Psettodoidei		Psettodidae	3		
		Citharoidea		Citharidae	6		
				Pleuronectoidea		Scophthalmidae	9
						Paralichthyidae	111
						Pleuronectidae	56
						Bothidae	163
		Pleuronectoidei		Soleoidea		Paralichthodidae	1
						Poecilopsettidae	20
						Rhombosoleidae	19
						Achiropsettidae	4
				Samaridae	27		
				Achiridae	35		
				Soleidae	175		
				Cynoglossidae	143		
Syngnathiformes	8	Syngnathoidei	Pegasoidea	Pegasidae	5		
				Syngnathoidea		Solenostomidae	6
						Syngnathidae	298
		Aulostomoidei	Aulostomoidea		Aulostomidae	3	
					Fistulariidae	4	
					Macroramphosidae	8	
		Dactylopteroidei	Centriscoidea		Centriscidae	4	
					Dactylopteridae	7	
Icosteiformes	1			Icosteidae	1		
Callionymiformes	2			Callionymidae	188		
Scombrolabraciformes	1			Scombrolabracidae	1		

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Scombriformes	9	Scombroidei		Gempylidae	24
				Trichiuridae	44
				Scombridae	51
		Stromateoidei		Amarsipidae	1
				Centrolophidae	31
				Nomeidae	16
				Ariommatidae	7
				Tetragonuridae	3
				Stromateidae	15
Trachiniformes	11			Chiasmodontidae	32
				Champsodontidae	13
				Pinguipedidae	82
				Creediidae	18
				Ammodytidae	28
				Trachinidae	9
				Uranoscopidae	53
				Labriformes	3
Odacidae	12				
Scaridae	99				
Perciformes	62	Percoidi	Percoida	Centropomidae	12
				Latidae	13
				Gerreidae	54
				Acropomatidae	31
				Epigonidae	43
				Polyprionidae	4
				Mullidae	85
				Glaucosomatidae	4
				Pempheridae	32
				Oplegnathidae	7
				Kuhliidae	13
				Bathyclupeidae	7
				Toxotidae	7
				Arripidae	4
Kyphosidae	53				
Terapontidae	52				

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Perciformes	62	Percoidei	Percoidea	Percichthyidae	24
				Enoplosidae	1
				Pentacerotidae	13
				Centrarchidae	45
				Serranidae	538
				Percidae	236
				Lactariidae	1
				Dinolestidae	1
				Pomatomidae	1
				Bramidae	20
				Caristiidae	19
				Monodactylidae	6
				Priacanthidae	19
				Leiognathidae	48
				Chaetodontidae	129
				Pomacanthidae	89
				Malacanthidae	45
				Haemulidae	133
			Lutjanidae	110	
			Caesionidae	23	
			Cirrhitoidea	Cirrhitidae	33
				Cheilodactylidae	27
				Latridae	5
			Cepoloidea	Cepolidae	23
			Siganoidea	Scatophagidae	4
				Siganidae	28
			Notothenioidei	Bovichtidae	11
Nototheniidae	56				
Bathydraconidae	17				
Channichthyidae	25				

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies	
Scorpaeniformes	39	Scorpaenoidei		Scorpaenidae	454	
				Triglidae	125	
		Platycephaloidei		Platycephalidae	80	
		Zoarcoidei			Bathymasteridae	7
					Zoarcidae	294
					Stichaeidae	70
					Pholidae	15
					Anarhichadidae	4
		Gasterosteoides			Hypoptychidae	1
					Aulorhynchidae	2
					Gasterosteidae	18
		Cottoidei		Anoplopomatoidea	Anoplopomatidae	2
	Zaniolepidioidea		Zaniolepididae	3		
	Hexagrammoidea		Hexagrammidae	9		
	Trichodontoidea		Trichodontidae	2		
	Cottoidea		Agonidae	59		
			Cottidae	282		
	Cyclopteroidea		Cyclopteridae	27		
Moroniformes	3			Moronidae	6	
				Drepaneidae	3	
				Ephippidae	15	
Acanthuriformes	5	Sciaenoidei		Emmelichthyidae	17	
				Sciaenidae	283	
		Acanthuroidei		Luvaridae	1	
				Zanclidae	1	
Spariformes	6			Acanthuridae	73	
				Callanthiidae	13	
				Sillaginidae	34	
				Lobotidae	7	
				Nemipteridae	67	
				Lethrinidae	38	
Caproiformes	1			Sparidae	148	
				Caproidae	18	

## Anexo II (Continuação)

Ordem	Nº de famílias	Subordem	Superfamília	Família	Nº de espécies
Lophiiformes	18	Lophioidei		Lophiidae	28
		Antennarioidei		Antennariidae	47
		Ceratioidei	Caulophrynidae		5
			Melanocetidae		6
			Himantolophidae		21
			Diceratiidae		6
			Oneirodidae		64
			Thaumatichthyidae		8
			Centrophrynidae		1
			Ceratiidae		4
			Gigantactinidae		23
			Linophrynidae		27
		Tetraodontiformes	10	Ostracioidei	Aracanidae
Ostraciidae					25
Balistoidei	Balistidae				42
	Monacanthidae				107
Tetraodontoidei	Molidae				4
	Tetraodontidae				196
		Diodontidae		18	

NOTA: <sup>(a)</sup> – As famílias *incertae sedis* na subsérie Ovalentaria foram enumeradas por Nelson et al. (2016) por ordem alfabética

## Anexo III. Base de dados

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Polypteridae	Externa	Mank et al. (2005)	G	M	Mank et al. (2005)
Polyodontidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Acipenseridae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Lepisosteidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Amiidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Almada (1990)
Elopidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Megalopidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Albulidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Halosauridae	Externa	Gross & Shine (1981)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Notacanthidae	Externa	Gross & Shine (1981)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Synphobranchidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Heterenchelyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Myrocongridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Muraenidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Chlopsidae	Externa	Jan (2000; Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Derichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Ophichthidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Muraenesocidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Nettastomatidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Congridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Moringuidae	Externa	Jan (2000); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Cyematidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Monognathidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Saccopharyngidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Eurypharyngidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Nemichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Serrivomeridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Anguillidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Hiodontidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Pantodontidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Britz (2004)
Osteoglossidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G; IO	M	Froese & Pauly (2012a)
Notopteridae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Britz (2004); Froese & Pauly (2012b)
Mormyridae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Kirschbaum & Schugardt (2002)
Gymnarchidae	Externa	Mank et al. (2005)	G	M	Almada (1990)
Denticipitidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Engraulidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Breder & Rosen (1966); Froese & Pauly (2012b)
Chirocentridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Clupeidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Breder & Rosen (1966); Froese & Pauly (2012b)
Platyroctidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Bathylaconidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Alepocephalidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Chanidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Gonorynchidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Kneriidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Cyprinidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC; G	SP; M	Almada (1990)
Psilorhynchidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Gyrinocheilidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Catostomidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Bottiidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Cobitidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Balitoridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Gastromyzontidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Nemacheilidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Citharinidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2013b)
Alestidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2014)
Hepsetidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	G	(?)	Froese & Pauly (2013b)
Erythrinidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	G	M	Almada (1990)
Cynodontidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2014)
Serrasalminidae <sup>(a)</sup>	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC; G	SP; M	Froese & Pauly (2013b); Menezes & Vazzoler (1992); Winemiller et al. (2008)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Hemiodontidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Menezes & Vazzoler (1992)	G	(?)	Almada (1990); Froese & Pauly (2013b)
Anostomidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Menezes & Vazzoler (1992)	G	M	Breder & Rosen (1966); Froese & Pauly (2013b)
Chilodontidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2014)
Curimatidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2013b)
Prochilodontidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Batista & Lima (2010); Winemiller et al. (2008)
Lebiasinidae <sup>(a)</sup>	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC; G	SP; M	Froese & Pauly (2013b)
Ctenoluciidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2014)
Characidae <sup>(a)</sup>	Externa e interna	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2013b); Menezes & Vazzoler (1992)
Gasteropelecidae	Externa	Menezes & Vazzoler (1992)	SC	SP	Froese & Pauly (2014)
Callichthyidae	Externa	Quagio-Grassiotto, Ortiz, Pérez, & Oliveira (2011)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Astroblepidae	Externa	Melo et al. (2011)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Loricariidae <sup>(a)</sup>	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	G; TE	M	Almada (1990); Covain & Fisch-Muller (2007); Sabaj, Armbruster, & Page (1999); Suzuki, Agostinho, & Winemiller (2000)
Siluridae <sup>(a)</sup>	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	SC; G	SP; M	Froese & Pauly (2013a); Maehata (2007)
Austroglanididae	Externa	Froese & Pauly (2017); Melo et al. (2011)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Pangasiidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Melo et al. (2011)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Plotosidae	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	G	M	Almada (1990)
Ailiidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Horabagridae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Bagridae	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	G; TE	M; F	Almada (1990)
Amblycipitidae	Externa	Melo et al. (2011)	G	M; F	Kim, Kim, & Park (2015); Watanabe (1994)
Amphiliidae	Externa	Melo et al. (2011)	G	(?)	Froese & Pauly (2013a)
Malapteruridae	Externa	Quagio-Grassiotto et al. (2011)	IO	(?)	Almada (1990); Froese & Pauly (2013a)
Mochokidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Schilbeidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Claroteidae	Externa	Melo et al. (2011)	SC	SP	Froese & Pauly (2013a)
Clariidae <sup>(a)</sup>	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	SC; G	SP; M	(Bruton (1979); Froese & Pauly (2013a)
Heteropneustidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	B	Almada (1990)
Ariidae	Externa	Quagio-Grassiotto et al. (2011)	IO	M	Betancur-R., Acero P, Bermingham, & Cooke (2007); Froese & Pauly (2013a); Nelson et al. (2016)
Aspredinidae <sup>(a)</sup>	Externa	Quagio-Grassiotto et al. (2011)	TE	F	Almada (1990); Friel (1994)
Doradidae	Externa	Quagio-Grassiotto et al. (2011)	G	F	Almada (1990)
Auchenipteridae	Interna	Nelson et al. (2016)	G	(?)	Vazzoler (1996)
Ictaluridae	Externa	Blumer (1982); Melo et al. (2011)	G	M	Etnier & Starnes (2001); Froese & Pauly (2013a)
Heptapteridae	Externa	Melo et al. (2011)	SC	SP	Esguícero & Arcifa (2010)
Pimelodidae	Externa	Melo et al. (2011)	SC	SP	Esguícero & Arcifa (2010)
Gymnotidae	Externa	Giora & Burns (2011; Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Rhamphichthyidae	Externa	Giora & Burns (2011); Mank et al. (2005)	G	(?)	Froese & Pauly (2018)
Hypopomidae	Externa	Giora & Burns (2011); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Sternopygidae	Externa	Giora & Burns (2011); Mank et al. (2005)	SC	SP	Almada (1990); Froese & Pauly (2018)
Apternotidae	Externa	Giora & Burns (2011); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Salmonidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2012a)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Esocidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC; G	SP; F	Froese & Pauly (2017)
Umbridae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	F	Froese & Pauly (2017)
Argentinidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Opisthoproctidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Microstomatidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Bathylagidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Galaxiidae	Externa	Blumer (1982)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Osmeridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Plecoglossidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Salangidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Prototroctidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Retropinnidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Gonostomatidae	Externa	(Mank et al., 2005; Watson, 1996b)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Sternoptychidae	Externa	(Mank et al., 2005; Watson, 1996d)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Phosichthyidae	Externa	(Mank et al., 2005; Watson, 1996c)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Stomiidae	Externa	Mank et al. (2005); Moser (1996)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Ateleopodidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Synodontidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Aulopidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Pseudotriconotidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Paraulopidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Mank et al. (2005)
Ipnopidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Giganturidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Bathysauroididae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Mank et al. (2005)
Bathysauridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Chlorophthalmidae	Externa	Gross & Shine (1981); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Notosudidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Scopelarchidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Evermannellidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Sudidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Paralepididae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Alepisauridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Lestidiidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Neoscopelidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Myctophidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Veliferidae	Externa	Collette (2010); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Lampridae	Externa	Collette (2010); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Lophotidae	Externa	Collette (2010); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Radiicephalidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Trachipteridae	Externa	Collette (2010); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Regalecidae	Externa	Collette (2010); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Polymixiidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Percopsidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Aphredoderidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	B	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)
Amblyopsidae	Externa	Baylis (1981); Froese & Pauly (2017)	IO	F	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)
Cyttidae	s.d.		SC	SP	Blumer (1982); Mank et al. (2005)
Oreosomatidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Parazenidae	s.d.		SC	SP	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Zeniontidae	s.d.		SC	SP	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Grammicolepididae	s.d.		SC	SP	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Zeidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Stylephoridae	Externa	Collette (2010); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Melanonidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Steindachneriidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Bathygadidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Macrouridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Trachyrincidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Euclichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Moridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Macruronidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Merlucciidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Ranicipitidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Bregmacerotidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Muraenolepididae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Gadidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Holocentridae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Anoplogastridae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Diretmidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Anomalopidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Monocentridae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Trachichthyidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Gibberichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Stephanoberycidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Hispidoberycidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Rondeletiidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Barbourisiidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Cetomimidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Melamphaidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Berycidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Carapidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Nelson et al. (2016)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Ophidiidae	Externa	Nelson et al. (2016)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Bythitidae	Interna	Nelson et al. (2016)	GI	F	Møller, Knudsen, Schwarzhans, & Nielsen (2016)
Aphyonidae	Interna	Nelson et al. (2016)	GI	F	Møller et al. (2016)
Parabrotulidae	Interna	Nelson et al. (2016)	GI	F	Campbell et al. (2017)
Batrachoididae	Externa	Blumer (1982)	G	M	Almada (1990)
Kurtidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	TE	M	Almada (1990)
Apogonidae	Externa	Blumer (1982)	IO	M	Barnett & Bellwood (2005)
Rhyacichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	G	M	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Odontobutidae	Externa	Mank et al. (2005)	G	M	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Milyeringidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	G	M	Almada (1990); Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Eleotridae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	G	M	Almada (1990)
Butidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)	G	M	Almada (1990); Froese & Pauly (2017); Mank et al. (2005)
Oxudercidae	Externa	Cole (2010)	G	M	Cole (2010); Froese & Pauly (2017)
Gobiidae	Externa	Cole (2010)	G	M	Cole (2010); Froese & Pauly (2017)
Ambassidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Embiotocidae	Interna	Blumer (1982); Froese & Pauly (2017)	GI	F	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)
Grammatidae	Externa	Asoh & Yoshikawa (1996); Mooi (1990)	G ou IO	M	Mooi (1990)
Plesiopidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Froese & Pauly (2017)
Polycentridae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Froese & Pauly (2017)
Pomacentridae	Externa	Blumer (1982)	G	M; B	Froese & Pauly (2018)
Pseudochromidae	Externa	Blumer (1982)	G	M	Almada (1990); Mooi (1990)
Opistognathidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	IO	M	Froese & Pauly (2017)
Mugilidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012a)
Cichlidae	Externa	Blumer (1982); Mank et al. (2005)	G; IO	F; B	Balshine-Earn (1997); Goodwin et al. (1998)
Tripterygiidae	Externa	Hastings & Petersen (2010)	G	M	Almada (1990); Hastings & Petersen (2010)
Dactyloscopidae	Externa	Hastings & Petersen (2010)	TE	M	Hastings & Petersen (2010)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Blenniidae	Externa	Hastings & Petersen (2010)	G	M	Almada (1990); Hastings & Petersen (2010)
Clinidae	Externa e interna	Hastings & Petersen (2010)	G; GI	M; F	Almada (1990); Hastings & Petersen (2010)
Labrisomidae	Externa e interna	Hastings & Petersen (2010)	G; GI	M; F	Almada (1990); Hastings & Petersen (2010)
Chaenopsidae	Externa	Hastings & Petersen (2010)	G	M	Almada (1990); Hastings & Petersen (2010)
Gobiesocidae	Externa	Hastings & Petersen (2010)	G	M	Hastings & Petersen (2010); Tojeira et al. (2012)
Atherinopsidae	Externa	Berra (2007); Parenti (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Notocheiridae	Externa	Parenti (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Melanotaeniidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Atherionidae	Externa	Parenti (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Dentatherinidae	Externa	Parenti (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Phallostethidae	Interna	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Atherinidae	Externa	Berra (2007); Gross & Shine (1981)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b); Gross & Shine (1981)
Adrianichthyidae	Externa e interna	Parenti (2008)	TE; GI	F	Parenti (2008)
Exocoetidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Hemiramphidae	Externa	Nelson et al. (2016)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Zenarchopteridae	Interna	Nelson et al. (2016)	GI	F	Froese & Pauly (2017)
Belonidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Scomberesocidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Gross & Shine (1981)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Aplocheilidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Nothobranchiidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Rivulidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Nelson et al. (2016)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Goodeidae	Interna	Froese & Pauly (2017); Nelson et al. (2016)	GI	F	Froese & Pauly (2012b)
Fundulidae	Externa	Berra (2007); Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Valenciidae	Externa	Froese & Pauly (2017); Nelson et al. (2016)	SC	SP	Froese & Pauly (2012b)
Cyprinodontidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Anablepidae	Interna	Froese & Pauly (2017)	GI	F	Froese & Pauly (2017)
Poeciliidae <sup>(a)</sup>	Externa e interna	Froese & Pauly (2017); Nelson et al. (2016)	SC; GI	SP; F	Froese & Pauly (2017)
Synbranchidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Froese & Pauly (2017)
Mastacembelidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2017)
Coryphaenidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Rachycentridae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Echeneidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Carangidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Menidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Mank et al. (2005)
Sphyraenidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Xiphiidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Istiophoridae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Anabantidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC; G	SP; M; B	Froese & Pauly (2018); Rüber et al. (2004); Rüber, Britz, & Zardoya (2006)
Helostomatidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Osphronemidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018)	G; IO	M; B	Rüber et al. (2004; Rüber et al. (2006)
Channidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018)	G; IO	M; B	Froese & Pauly (2018)
Nandidae	Externa	Blumer (1982)	G	M	Almada (1990); Blumer (1982)
Psettodidae	Externa	Jan (2000); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Citharidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Scophthalmidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Paralichthyidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Pleuronectidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Bothidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Paralichthodidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Poecilopsettidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Rhombosoleidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Achiropsettidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Samaridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Achiridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Soleidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Cynoglossidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Pegasidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Solenostomidae	Externa	Mank et al. (2005)	TE	F	Almada (1990)
Syngnathidae	Externa	Mank et al. (2005)	TE	F	Almada (1990)
Aulostomidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Fistulariidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Macroramphosidae	Externa	Mank et al. (2005); Oliveira, Almada, & Gil (1993)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Oliveira et al. (1993)
Centriscidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Dactylopteridae	Externa	Jan (2000); Mank et al. (2005)	SC	SP	Mank et al. (2005)
Icosteidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Callionymidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Scombrolabracidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Gempylidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Trichiuridae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Scombridae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Amarsipidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Centrolophidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Nomeidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Ariommatidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Tetragonuridae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Stromateidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Chiasmodontidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Champsodontidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Pinguipedidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Creediidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Jan (2000)
Ammodytidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Trachinidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Uranoscopidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Labridae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018)	SC; G	SP; M	Almada (1990)
Odacidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Scaridae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Centropomidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Latidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Gerreidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Acropomatidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Epigonidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Polyprionidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Mullidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Glaucosomatidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Pempheridae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Oplegnathidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Kuhliidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Bathyclupeidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Toxotidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Arripidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Kyphosidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Terapontidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Almada(1990); Froese & Pauly (2017)
Percichthyidae <sup>(a, b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC; G	SP; M	Almada(1990); Froese & Pauly (2017)
Enoplosidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Pentacerotidae	Externa	Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Centrarchidae	Externa	Blumer (1982)	G	M	Almada(1990); Froese & Pauly (2017)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Serranidae	Externa	Jan (2000); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Percidae	Externa	Blumer (1982)	SC; G	SP; M; F	Almada (1990)
Lactariidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Dinolestidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Pomatomidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Bramidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Caristiidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Monodactylidae	Externa	Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Priacanthidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Leiognathidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Chaetodontidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Pomacanthidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Malacanthidae	Externa	Jan (2000); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Haemulidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Lutjanidae	Externa	Jan (2000); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Caesionidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Cirrhitidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Cheilodactylidae	Externa	Jan (2000); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Latridae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Cepolidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Scatophagidae <sup>(b)</sup>	Externa	Madhavi, Kailasam, & Mohanlal (2015)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Siganidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Bovichtidae	Externa	Kock & Kellermann (1991)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Nototheniidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Kock & Kellermann (1991)	G	M; F	Almada (1990)
Bathdraconidae	Externa	Kock & Kellermann (1991)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Channichthyidae	Externa	Kock & Kellermann (1991)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Scorpaenidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2017; Muñoz (2010); Nelson et al. (2016)	SC; GI	SP; F	Almada (1990); Muñoz (2010)
Triglidae	Externa	Muñoz (2010)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Muñoz (2010)
Platycephalidae	Externa	Muñoz (2010)	SC	SP	Muñoz (2010)
Bathymasteridae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018); Watson (1996a)
Zoarcidae	Externa e interna	Blumer (1982)	G; GI	M; F*; B	Almada (1990)
Stichaeidae	Externa	Blumer (1982)	G	M; F	Almada (1990); Coleman (1992, 1999)
Pholidae	Externa	Blumer (1982)	G	F; B	Coleman (1992)
Anarhichadidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2017)	G	M; B	Coleman (1999)
Hypoptychidae	Externa	Akagawa & Okiyama (1993)	G	M	Akagawa & Okiyama (1993)
Aulorhynchidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC; G	SP; M	Froese & Pauly (2017)
Gasterosteidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Anoplopomatidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Okamoto, Watanabe, & Asahida (2010)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Okamoto et al. (2010)
Zaniolepididae	Externa	Froese & Pauly (2018)	G	M	Froese & Pauly (2018)
Hexagrammidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	G	M	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)
Trichodontidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Okiyama (1990)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Okiyama (1990)
Agonidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2018); Munehara (1997)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Munehara (1997)
Cottidae	Externa e interna	Froese & Pauly (2017); Muñoz (2010)	G	M	Almada (1990); Muñoz (2010)
Cyclopteridae	Externa	Blumer (1982)	G	M	Froese & Pauly (2017)
Moronidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Drepaneidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Ephippidae	Externa	Jan (2000); Richards & Lindeman (1987)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Emmelichthyidae	Externa	Mank et al. (2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018); Mank et al. (2005)
Sciaenidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Luvaridae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Zanclidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Acanthuridae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Callanthiidae	s.d.		SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Sillaginidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Lobotidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Nemipteridae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Lethrinidae	Externa	Froese & Pauly (2018); Jan (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Sparidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Almada (1990); Froese & Pauly (2018)
Caproidae	Externa	Rodríguez, Alemany, & Garcia (2017)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Lophiidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Antennariidae	Externa	Froese & Pauly (2017)	SC	SP	Almada (1990); Froese & Pauly (2017)
Caulophryniidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Melanocetidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Himantolophidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Diceratiidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Oneirodidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Thaumatichthyidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Centrophryniidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Ceratiidae	Externa	Mank et al. (2005); Froese & Pauly (2018); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Gigantactinidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Linophryniidae	Externa	Mank et al. (2005); Pietsch (1976, 2005)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

## Anexo III (Continuação)

Família	Fecundação	Referências	Cuidados parentais	Parentalidade	Referências
Aracnidae	Externa	Froese & Pauly (2019); Leis & Rennis (2000)	SC	SP	Froese & Pauly (2019)
Ostraciidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Balistidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2017)	G	F; B	Almada (1990)
Monacanthidae <sup>(b)</sup>	Externa	Froese & Pauly (2018)	G	M; B	Froese & Pauly (2018)
Molidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)
Tetraodontidae	Externa	Blumer (1982); Froese & Pauly (2017)	SC; G	SP; M	Almada (1990)
Diodontidae	Externa	Froese & Pauly (2018)	SC	SP	Froese & Pauly (2018)

Legenda: SC – sem cuidados parentais; G – guarda; IO – incubação oral; TE – transporte externo de ovos; GI – gestação interna; SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina; B – biparentalidade; (?) – parentalidade desconhecida; s.d. – sem dados; <sup>(a)</sup> – informação incompleta relativamente aos cuidados parentais/parentalidade (Anexo IV); <sup>(b)</sup> – informação incompleta relativamente aos modos de fecundação (Anexo IV); \* – na família Zoarcidae, a uniparentalidade feminina encontra-se associada à guarda, além da gestação interna.

## Anexo IV: Famílias com informação incompleta indicadas no Anexo III

## Cuidados parentais e parentalidade

Família	Observações
Serrasalminidae	Dados de 18,4 % das espécies, combinada com informação relativa aos géneros <i>Pygocentrus</i> Müller & Troschel, 1844 e <i>Serrasalmus</i> Lacepède 1803
Lebiasinidae	Dados de 29,6 % das espécies
Characidae	Dados de 18,4 % das espécies, combinada com informação ao nível da família
Loricariidae	Dados de 27,9 % das espécies, combinada com informação ao nível da família
Siluridae	Dados de 7,5 % das espécies. Informação praticamente restrita ao género <i>Silurus</i> Linnaeus, 1758
Clariidae	Dados de 8,7 % das espécies. Informação praticamente restrita ao género <i>Clarias</i> Scopoli, 1777
Aspredinidae	Dados de 38,5 % das espécies, com informação conhecida apenas em quatro géneros
Poeciliidae	Dados de 18,8 % das espécies ovíparas
Percichthyidae	Dados de 39,5 % das espécies, sem informação ao nível familiar

## Modos de fecundação

Família	Observações
Opisthoproctidae	Dados de 23,8 % das espécies, sem informação adicional
Bathylagidae	Dados de 45,6 % das espécies, sem informação adicional
Anoplogastridae	Informação conhecida em uma de duas espécies
Ambassidae	Dados de 24,0 % das espécies, sem informação adicional
Ammodytidae	Dados de 20,0 % das espécies, sem informação adicional
Trachinidae	Dados de 44,4 % das espécies, sem informação adicional
Percichthyidae	Dados de 42,1 % das espécies, sem informação adicional
Bramidae	Dados de 35,0 % das espécies, sem informação adicional
Leiognathidae	Dados de 20,8 % das espécies, sem informação adicional
Latridae	Informação conhecida em três de cinco espécies
Scatophagidae	Informação conhecida em uma de quatro espécies
Monacanthidae	Dados de 15,1 % das espécies, sem informação adicional

## Anexo V: Distribuição dos cuidados parentais e da parentalidade nas ordens amostradas

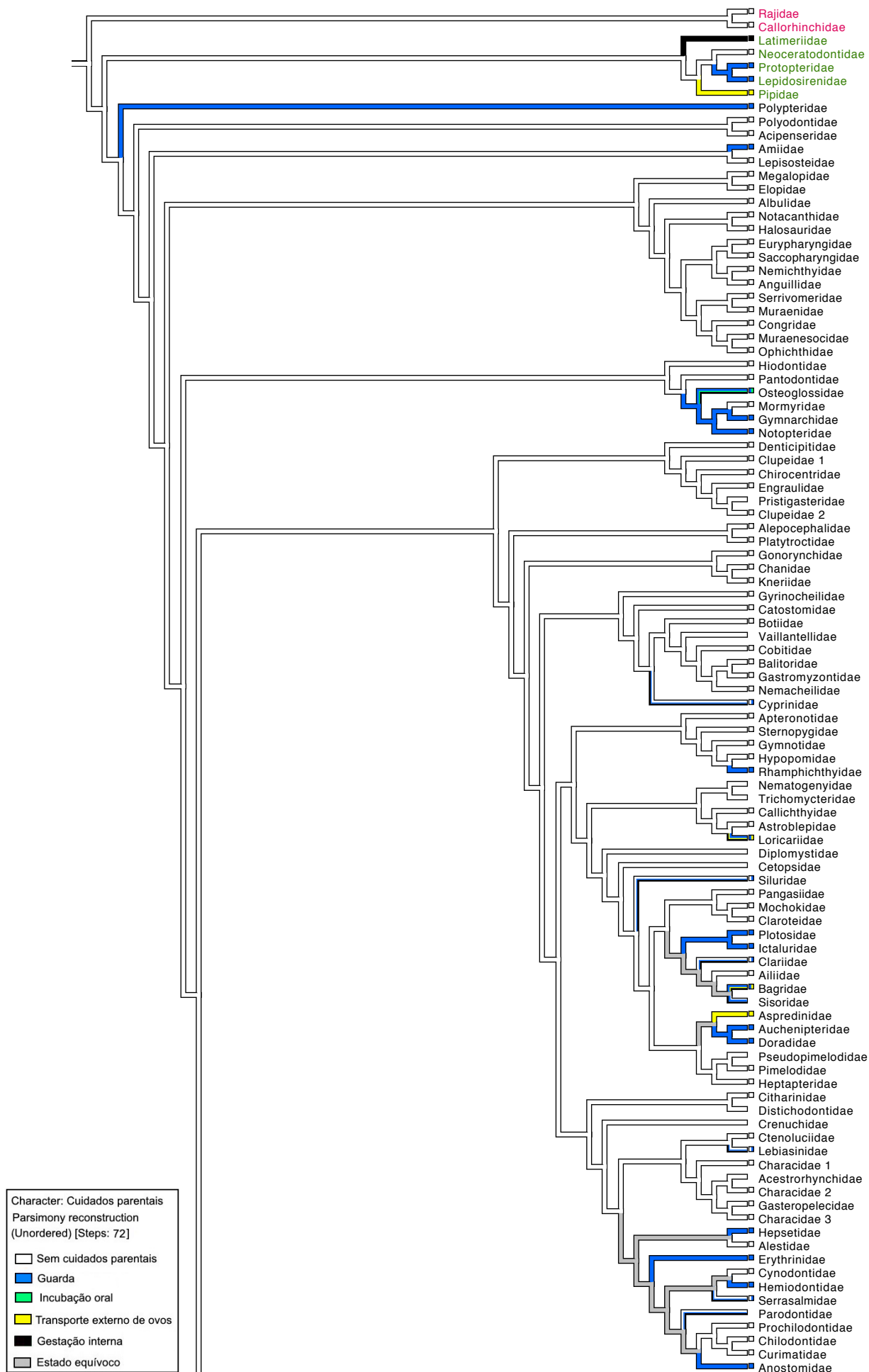
Ordem	Nº de famílias existentes	Nº de famílias representadas	Cuidados parentais	Parentalidade
Polypteriformes	1	1	G	M
Acipenseriformes	2	2	SC	SP
Lepisosteiformes	1	1	SC	SP
Amiiformes	1	1	G	M
Elopiiformes	2	2	SC	SP
Albuliformes	1	1	SC	SP
Notacanthiformes	2	2	SC	SP
Anguilliformes	19	18	SC	SP
Hiodontiformes	1	1	SC	SP
Osteoglossiformes	5	5	SC; G; IO	SP; M
Clupeiformes	5	4	SC	SP
Alepocephaliformes	3	3	SC	SP
Gonorynchiformes	3	3	SC	SP
Cypriniformes	13	9	SC; G	SP; M
Characiformes	19	15	SC; G	SP; M
Siluriformes	40	25	SC; G; IO; TE	SP; M; F; B
Gymnotiformes	5	5	SC; G	SP; (?)
Salmoniformes	1	1	SC	SP
Esociformes	2	2	SC; G	SP; F
Argentiniiformes	4	4	SC	SP
Galaxiiformes	1	1	SC	SP
Osmeriformes	5	5	SC	SP
Stomiiformes	4	4	SC	SP
Atelepodiformes	1	1	SC	SP
Aulopiformes	16	16	SC	SP
Myctophiformes	2	2	SC	SP
Lampriformes	6	6	SC	SP
Polymixiiformes	1	1	SC	SP
Percopsiformes	3	3	SC; G; IO	SP; F; B
Zeiformes	6	6	SC	SP
Stylephoriformes	1	1	SC	SP
Gadiformes	13	13	SC	SP
Holocentriformes	1	1	SC	SP
Trachichthyiformes	5	5	SC	SP

## Anexo V (Continuação)

Ordem	Nº de famílias existentes	Nº de famílias representadas	Cuidados parentais	Parentalidade
Beryciformes	8	8	SC	SP
Ophidiiformes	5	5	SC; GI	SP; F
Batrachoidiformes	1	1	G	M
Kurtiformes	2	2	IO; TE	M
Gobiiformes	8	7	G	M
Mugiliformes	1	1	SC	SP
Cichliformes	2	1	G; IO	F; B
Blenniiformes	6	6	G; TE; GI	M; F
Gobiesociformes	1	1	G	M
Atheriniformes	8	7	SC	SP
Beloniformes	6	6	SC; TE; GI	SP; F
Cyprinodontiformes	10	9	SC; GI	SP; F
Synbranchiformes	3	2	SC; G	SP; M
Carangiformes	6	5	SC	SP
Istiophoriformes	3	3	SC	SP
Anabantiformes	7	5	SC; G; IO	SP; M; B
Pleuronectiformes	14	14	SC	SP
Syngnathiformes	8	8	SC; TE	SP; M; F
Icosteiformes	1	1	SC	SP
Callionymiformes	2	1	SC	SP
Scombrolabraciformes	1	1	SC	SP
Scombriformes	9	9	SC	SP
Trachiniformes	11	7	SC	SP
Labriformes	3	3	SC; G	SP; M
Perciformes	62	46	SC; G	SP; M; F
Scorpaeniformes	39	18	SC; G; GI	SP; M; F; B
Moroniformes	3	3	SC	SP
Acanthuriformes	5	5	SC	SP
Spariformes	6	6	SC	SP
Caproiformes	1	1	SC	SP
Lophiiformes	18	12	SC	SP
Tetraodontiformes	10	7	SC; G	SP; M; F; B

Legenda: SC – sem cuidados parentais; G – guarda; IO – incubação oral; TE – transporte externo de ovos; GI – gestação interna; SP – sem parentalidade; M – uniparentalidade masculina; F – uniparentalidade feminina; B – biparentalidade; (?) – parentalidade desconhecida.

Anexo VI. Mapeamento dos cuidados parentais na subclasse Actinopterygii



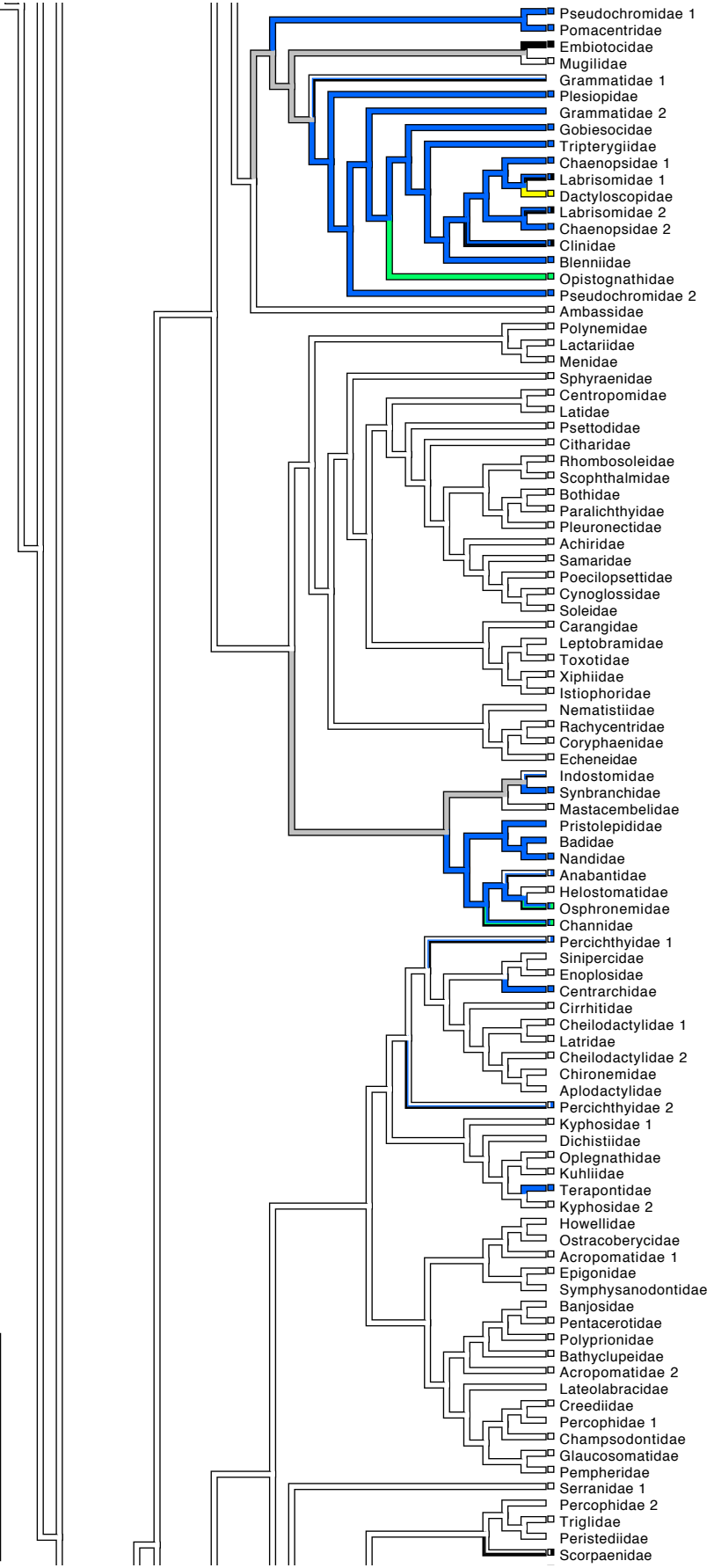
Character: Cuidados parentais  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 72]

Sem cuidados parentais  
 Guarda  
 Incubação oral  
 Transporte externo de ovos  
 Gestação interna  
 Estado equívoco



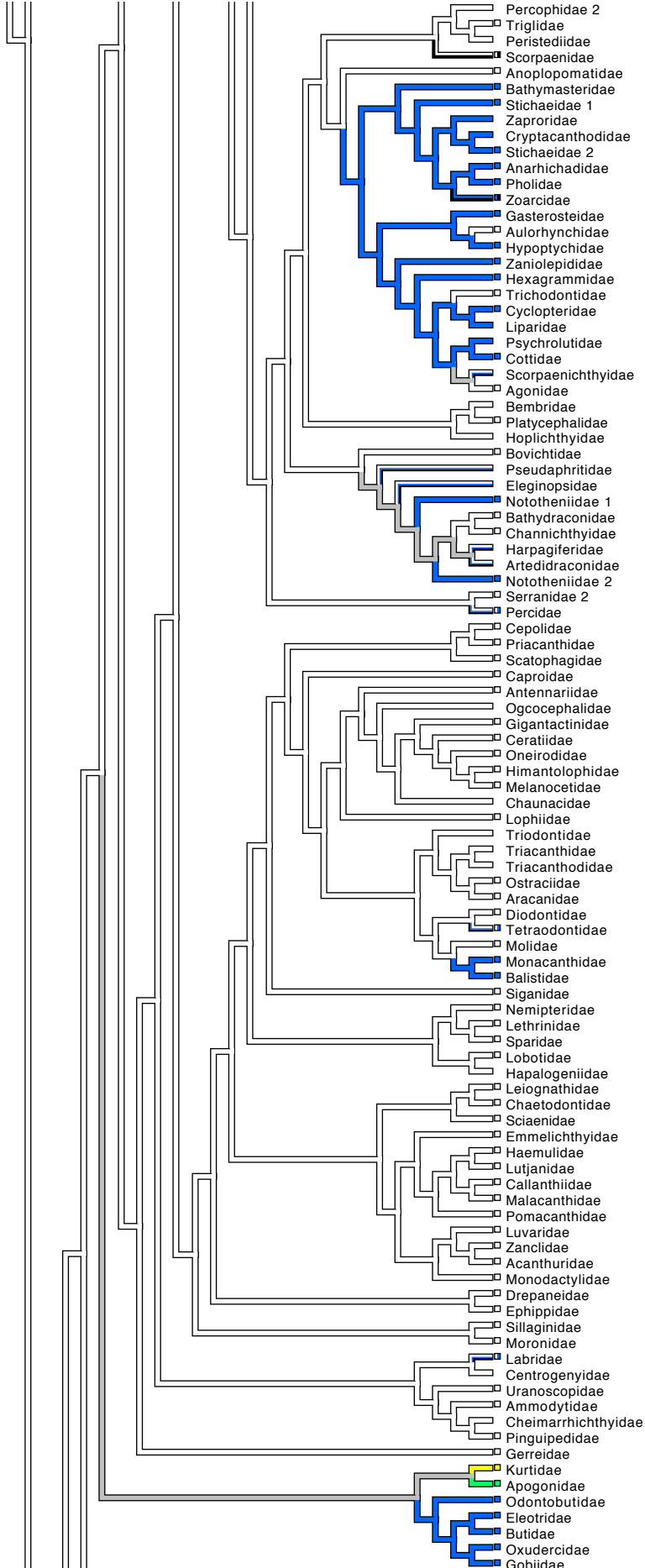
Character: Cuidados parentais  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 72]

Sem cuidados parentais  
 Guarda  
 Incubação oral  
 Transporte externo de ovos  
 Gestação interna  
 Estado equivoco



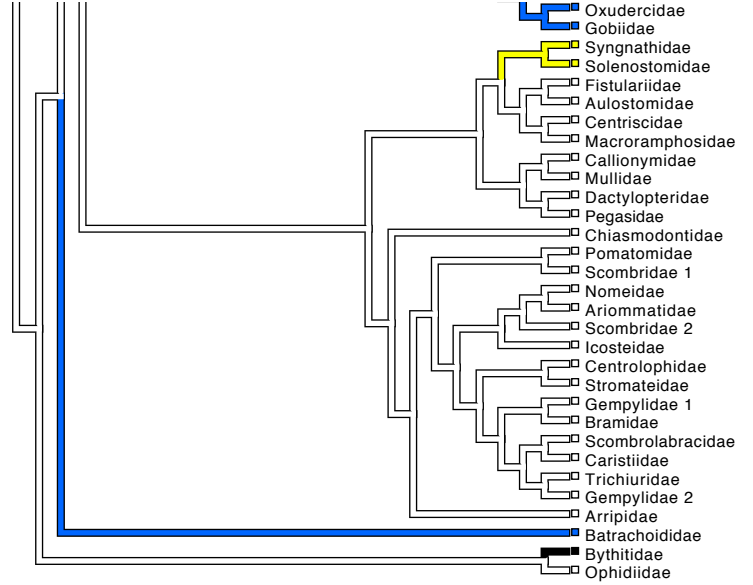
Character: Cuidados parentais  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 72]

- Sem cuidados parentais
- Guarda
- Incubação oral
- Transporte externo de ovos
- Gestação interna
- Estado equivoco



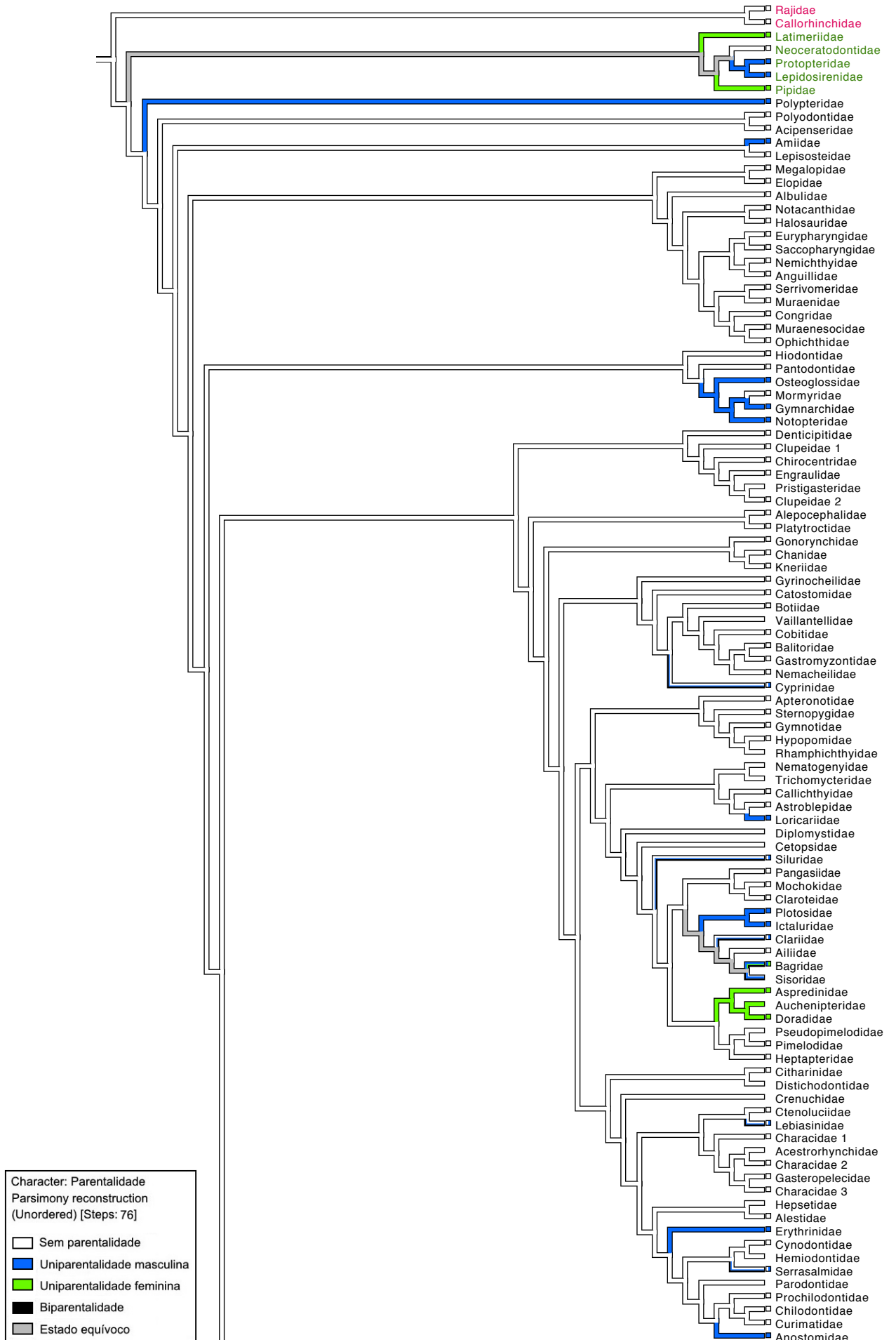
Character: Cuidados parentais  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 72]

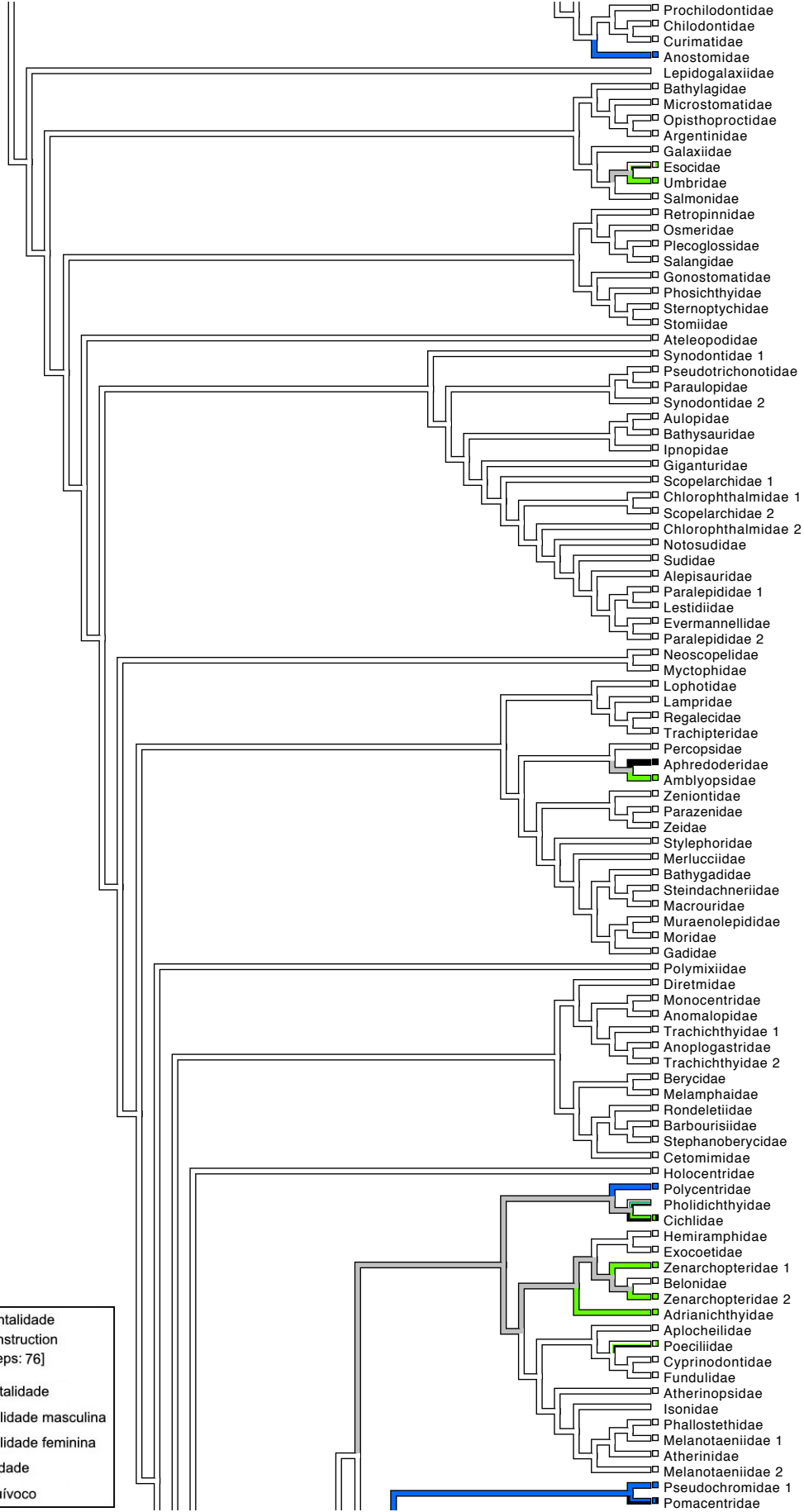
Sem cuidados parentais  
 Guarda  
 Incubação oral  
 Transporte externo de ovos  
 Gestação interna  
 Estado equívoco



NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a existência de informação relativa ao carácter em análise

Anexo VII. Mapeamento da parentalidade na subclasse Actinopterygii



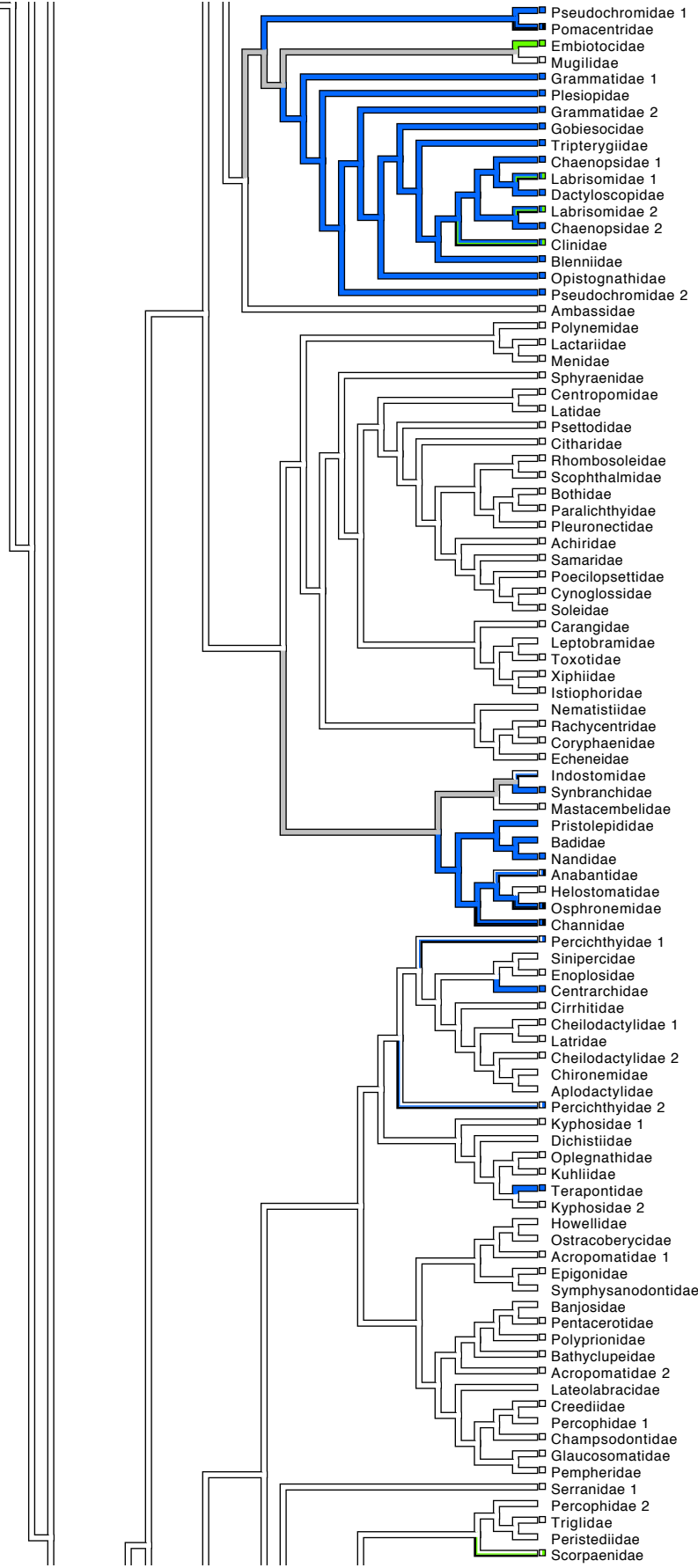


Character: Parentalidade  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 76]

Sem parentalidade  
 Uniparentalidade masculina  
 Uniparentalidade feminina  
 Biparentalidade  
 Estado equívoco

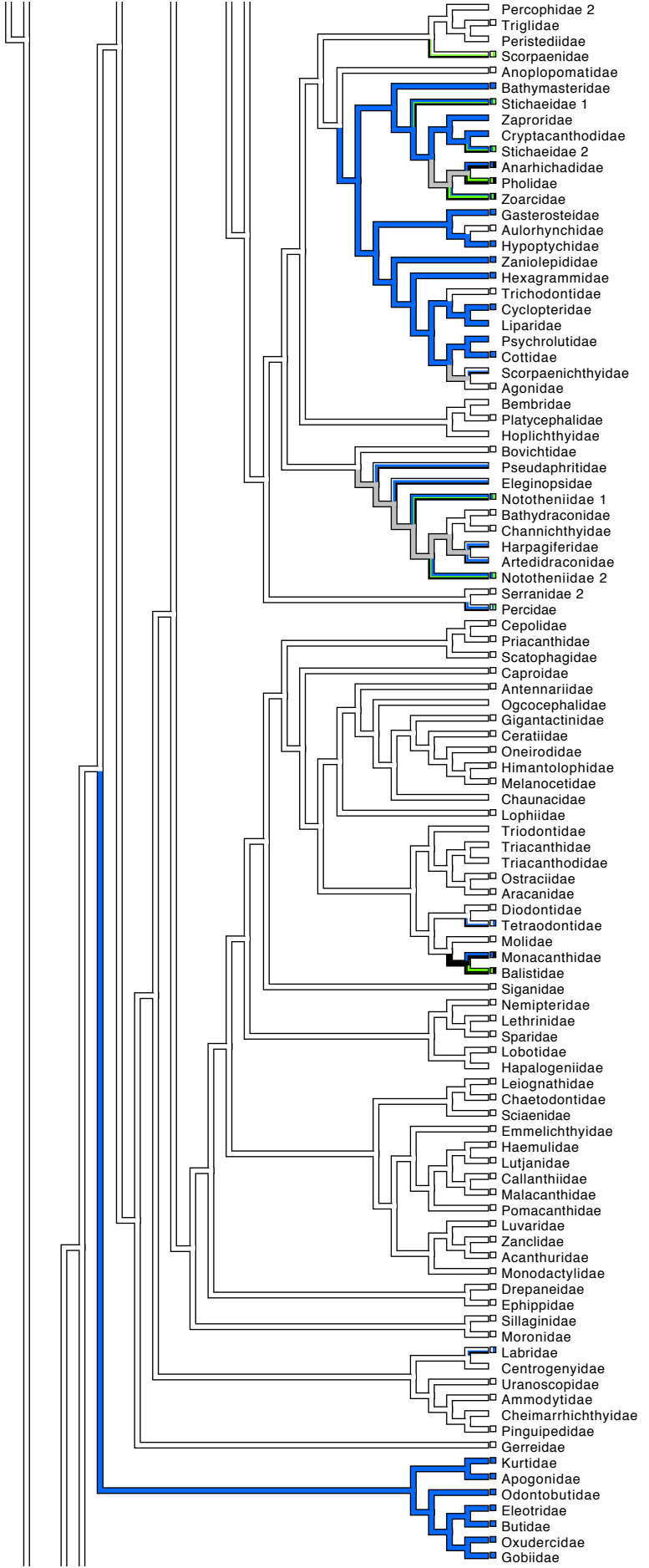
Character: Parentalidade  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 76]

Sem parentalidade  
 Uniparentalidade masculina  
 Uniparentalidade feminina  
 Biparentalidade  
 Estado equívoco



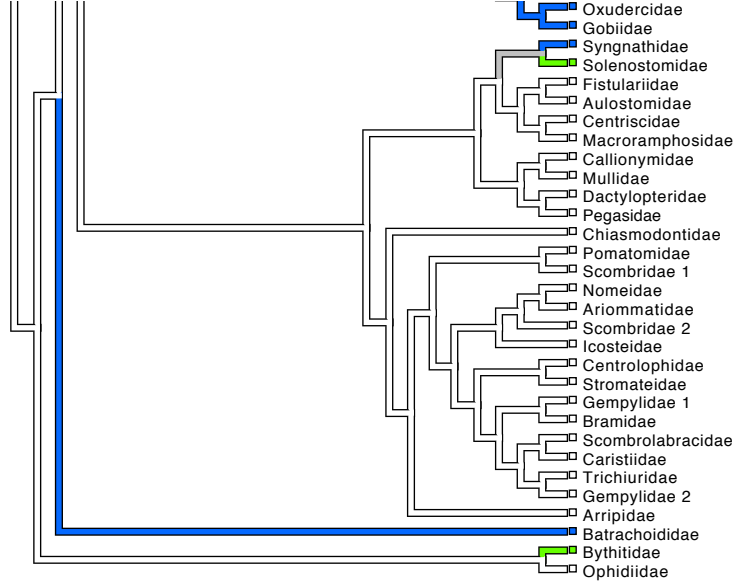
Character: Parentalidade  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 76]

Sem parentalidade  
 Uniparentalidade masculina  
 Uniparentalidade feminina  
 Biparentalidade  
 Estado equivoco



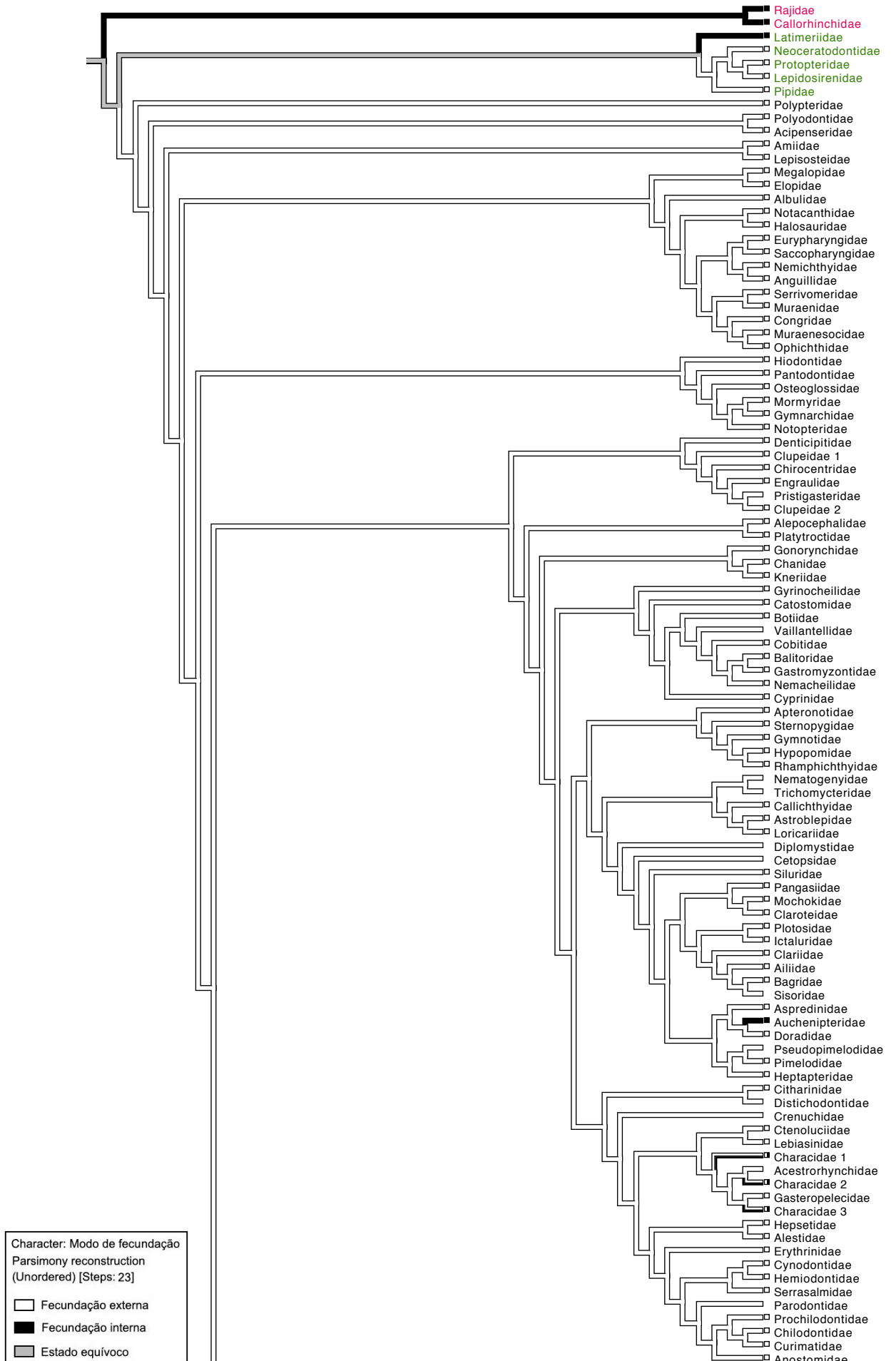
Character: Parentalidade  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 76]

Sem parentalidade  
 Uniparentalidade masculina  
 Uniparentalidade feminina  
 Biparentalidade  
 Estado equívoco



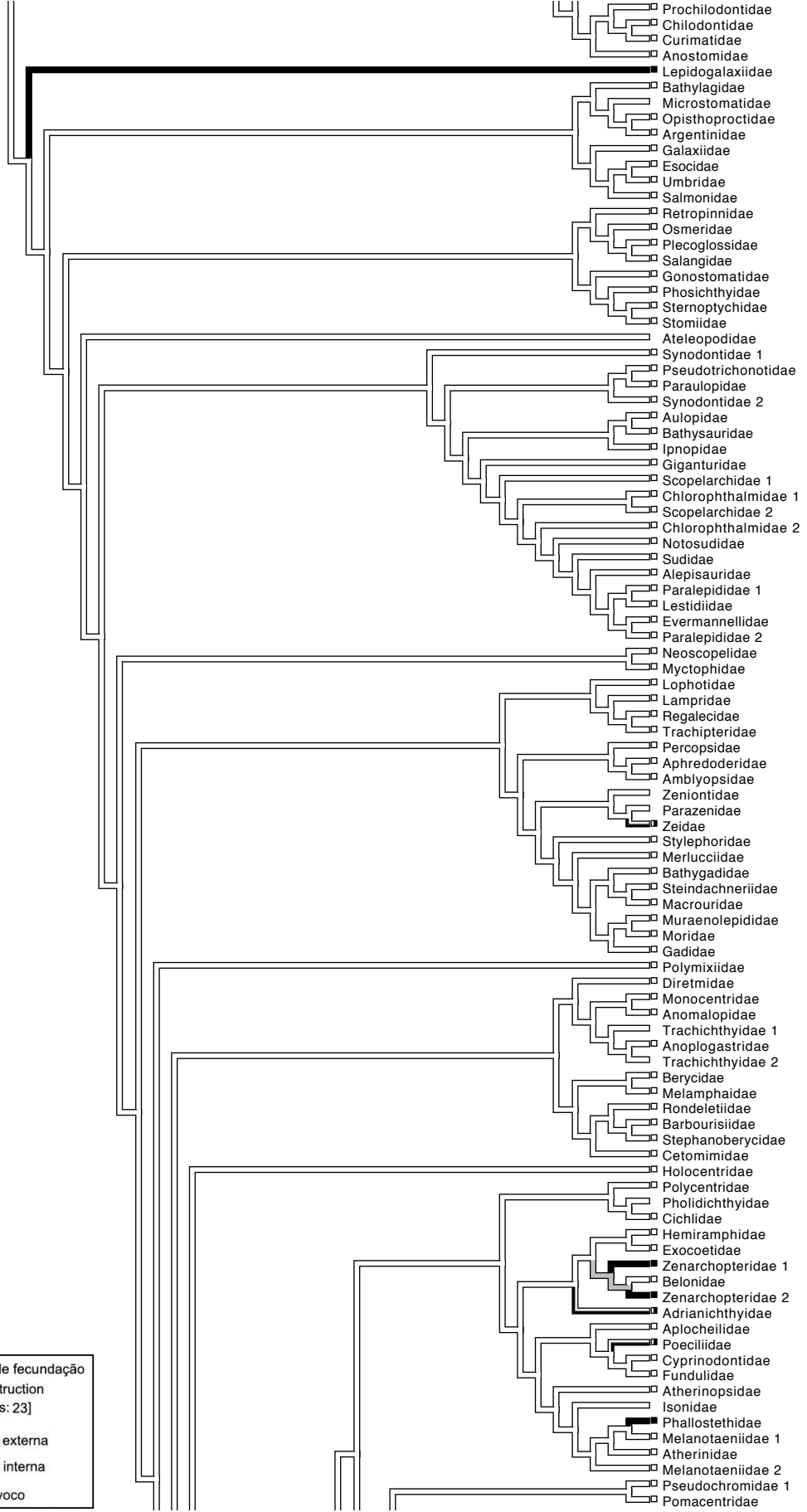
NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a existência de informação relativa ao carácter em análise

Anexo VIII. Mapeamento dos modos de fecundação na subclasse Actinopterygii



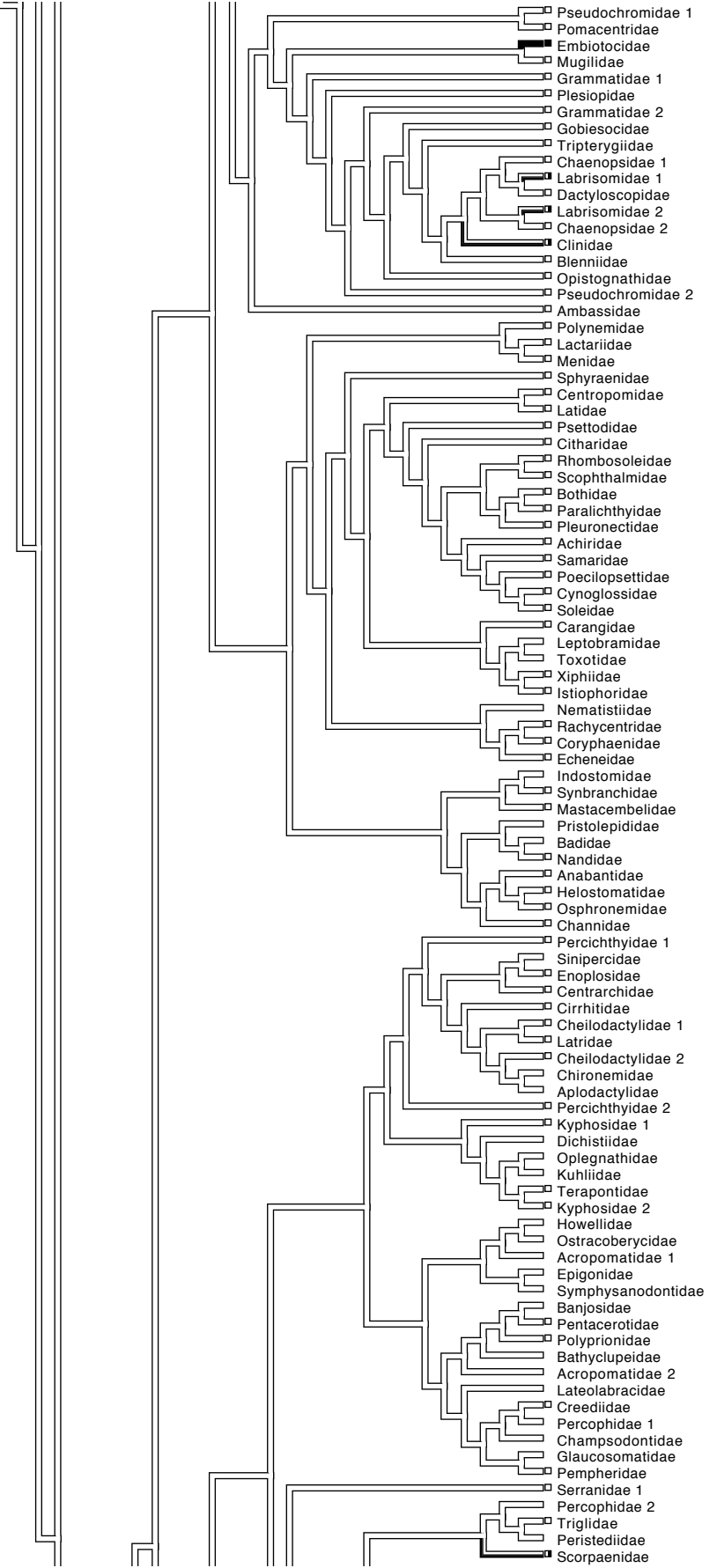
Character: Modo de fecundação  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 23]

Fecundação externa  
 Fecundação interna  
 Estado equívoco



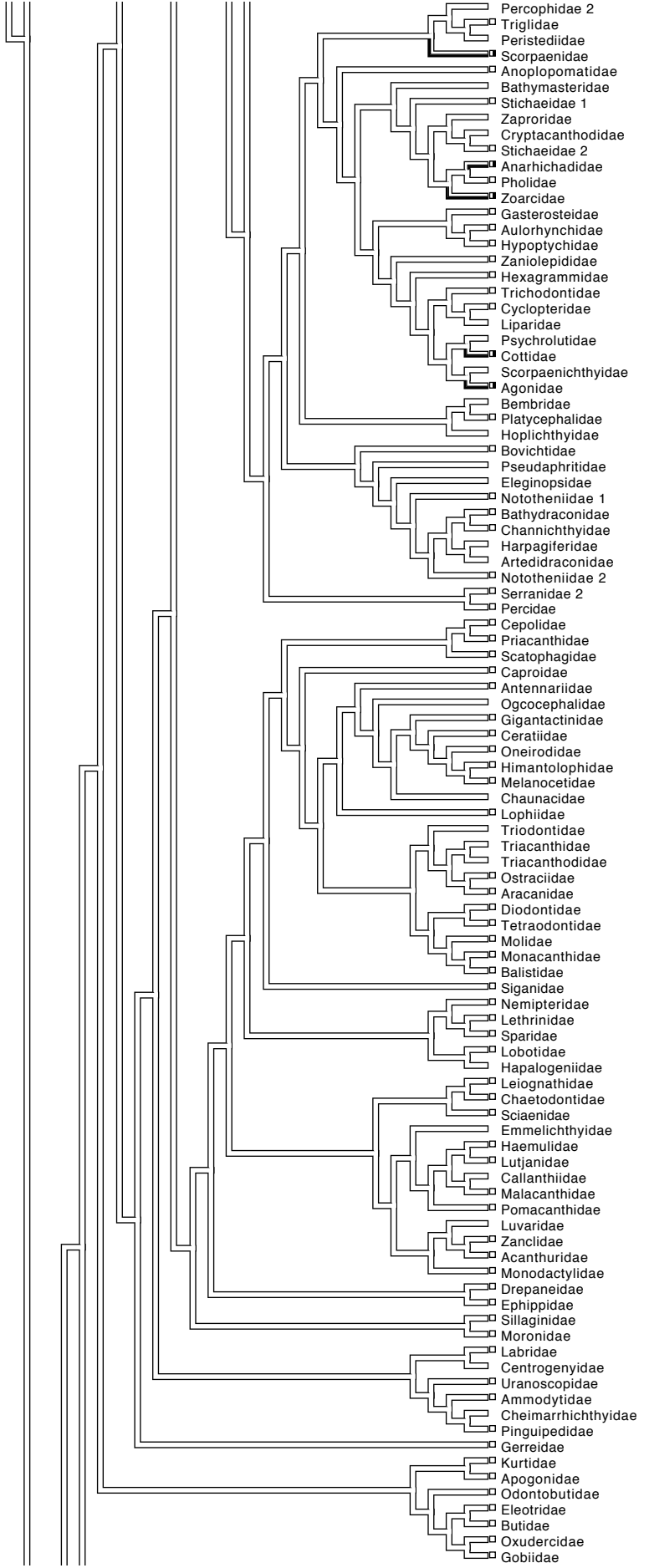
Character: Modo de fecundação  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 23]

Fecundação externa  
 Fecundação interna  
 Estado equívoco



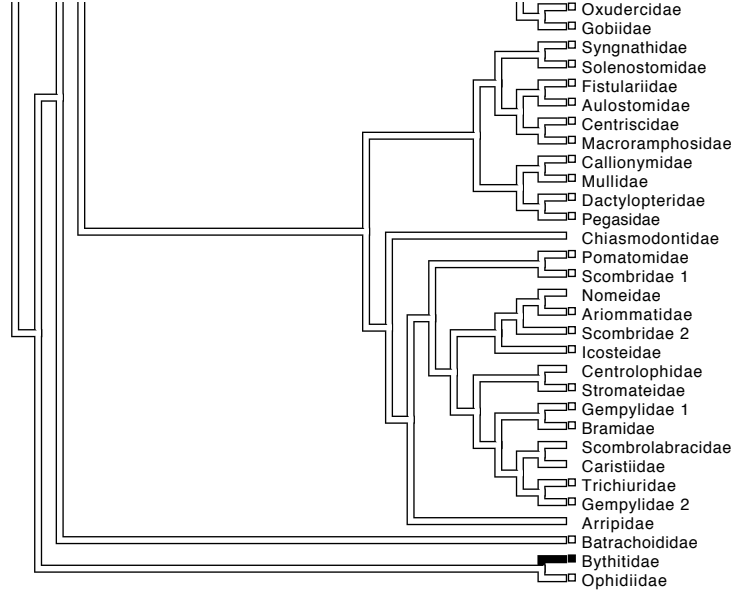
Character: Modo de fecundação  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 23]

- Fecundação externa
- Fecundação interna
- Estado equívoco



Character: Modo de fecundação  
 Parsimony reconstruction  
 (Unordered) [Steps: 23]

Fecundação externa  
 Fecundação interna  
 Estado equívoco



NOTA: O quadrado, junto a um táxon terminal, indica a existência de informação relativa ao carácter em análise