INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS

Bio Diverso

REVISÃO E SÍNTESE

Hollandichthys, um gênero de lambaris-listrados que habitam os riachos preservados da Mata Atlântica do sul e sudeste do Brasil

Vinicius A. Bertaco[1]

Resumo: *Hollandichthys*, popularmente conhecido como lambari-listrado, é um gênero monofilético da família Characidae com duas espécies válidas atualmente, *H. multifasciatus* e *H. taramandahy*, ambas endêmicas de riachos do bioma Mata Atlântica. *Hollandichthys multifasciatus* é encontrada em cursos d'água costeiros entre os estados de Santa Catarina e Rio de Janeiro, e cabeceiras do rio Tietê (bacia do alto rio Paraná), e *H. taramandahy* é restrita para as bacias dos rios Tramandaí, Mampituba (RS) e Araranguá (SC). São facilmente reconhecidas entre os demais caracídeos deste bioma por apresentar listras pretas horizontais em zigue-zague na lateral do corpo. As duas espécies se diferenciam principalmente pelo padrão de colorido. *Hollandichthys taramandahy* está ameaçada de extinção na categoria Em Perigo (EN) de acordo com os critérios da IUCN, e corre um risco muito alto de extinção da natureza, principalmente por ser encontrada apenas em ambientes muito específicos e que podem ser impactados pela redução da cobertura vegetal. Aqui são discutidos aspectos relacionados a estratégias reprodutivas, alimentação, diversidade subestimada no grupo e incremento de registros das espécies em coleções científicas.

Palavras-chave: Characidae, espécie ameaçada, inseminação, *Pseudochalceus*, *Rachoviscus*.

Abstract: Hollandichthys*, popularly known as "lambari-listrado", is a monophyletic genus of the family Characidae with two valid species,* H. multifasciatus *and* H. taramandahy*, both endemic to streams of the Atlantic Forest biome.* Hollandichthys multifasciatus *is found in coastal watercourses between the states of Santa Catarina and Rio de Janeiro, and waterheads of Tietê River (upper Paraná River basin), and* H. taramandahy *is restricted to the Tramandaí, Mampituba (RS) and Araranguá (SC) river basins. They are easily recognized among other characids from this biome by possessing zigzag horizontal black stripes on the sides of the body. The two species differ mainly by their color pattern.* Hollandichthys taramandahy *is threatened with extinction and classified as Endangered (EN) category according to IUCN criteria, with a very high risk of extinction in nature because it is only found in very specific environments that can be impacted by the reduction of vegetation cover. Aspects related to reproductive strategies, feeding, underestimated diversity in the group and increase in species records in scientific collections are discussed.*

Keywords: Characidae, endangered species, insemination, *Pseudochalceus*, *Rachoviscus.*

1 - Museu de Ciências Naturais, Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil. (vbertaco@gmail.com)

Introdução

Hollandichthys corresponde a um gênero Neotropical de peixes de água doce popularmente conhecidos como lambaris-listrados, menores que 10 cm de comprimento padrão (CP - medido da extremidade anterior da cabeça até a base da nadadeira caudal), sendo prontamente reconhecidos pela presença de listras pretas horizontais em zigue-zague na lateral do corpo, uma característica única do gênero entre todos os caracídeos de riachos da Mata Atlântica. Habitam riachos e rios costeiros, riachos de ilhas marinhas e a porção superior do rio Tietê (bacia do rio Paraná) no bioma de Mata Atlântica entre o sul do estado do Rio de Janeiro e o norte do estado do Rio Grande do Sul[1,2,3].

Atualmente, o gênero compreende duas espécies válidas: *Hollandichthys multifasciatus*, distribuída nas drenagens costeiras e ilhas entre o estado do Rio de Janeiro e o sul de Santa Catarina (Garopaba), incluindo o alto rio Tietê, e *H. taramandahy*, com distribuição para as bacias dos rios Tramandaí, Mampituba e Araranguá[3,4] (**Figura 1**).

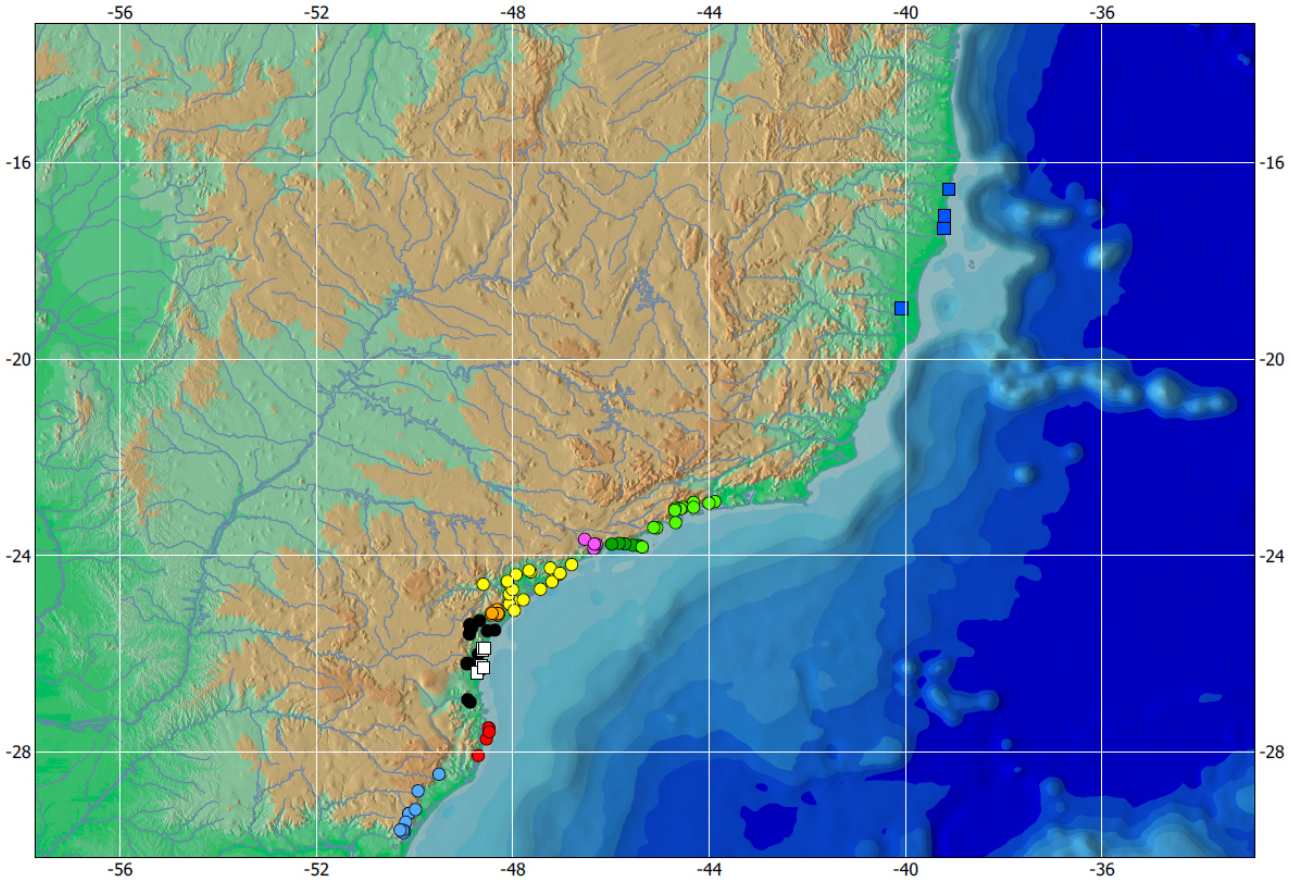


Figura 1. Mapa do sul e sudeste do Brasil com distribuição das populações de *Hollandichthys* (círculos: azul claro *H. taramandahy*, vermelho "*H.* sp. B", preto "*H. affinis*", laranja "*H.* sp. C", amarelo "*H. perstriatus*", rosa *H. multifasciatus*, verde escuro "*H.* sp. D", verde claro "*H.* sp. E") e *Rachoviscus* (quadrados: branco *R. crassiceps*, azul *R. graciliceps*). Atualmente, excetuando *H. taramandahy*, todas as demais populações de *Hollandichthys* pertencem a *H. multifasciatus*.

Hollandichthys taramandahy (**Figura 2**) distingue-se de *H. multifasciatus* (**Figura 3**) pela presença de uma pequena mancha preta cobrindo a base dos raios medianos da nadadeira caudal, pela ausência de uma mancha preta na metade anterior da nadadeira adiposa, pela ausência de mancha umeral em indivíduos maiores que 60 mm de CP[3] (**Figura 4**) e pelo menor número de raios procorrentes dorsais (**Figura 5**) e ventrais da nadadeira caudal. As espécies de *Hollandichthys* são facilmente reconhecidas por apresentar além das listras pretas na lateral do corpo, uma mancha umeral que pode estar presente em adultos, mas a presença de duas manchas umerais ocorre apenas nos indivíduos juvenis menores de 50 mm de CP, em ambas as espécies (**Figura 4**). Os machos adultos apresentam ganchos ósseos na maioria dos raios das nadadeiras pélvicas (**Figura 6**) e anal e os últimos raios da nadadeira anal são maiores que os raios anteriores, formando um lobo anal conspícuo (**Figura 3**).

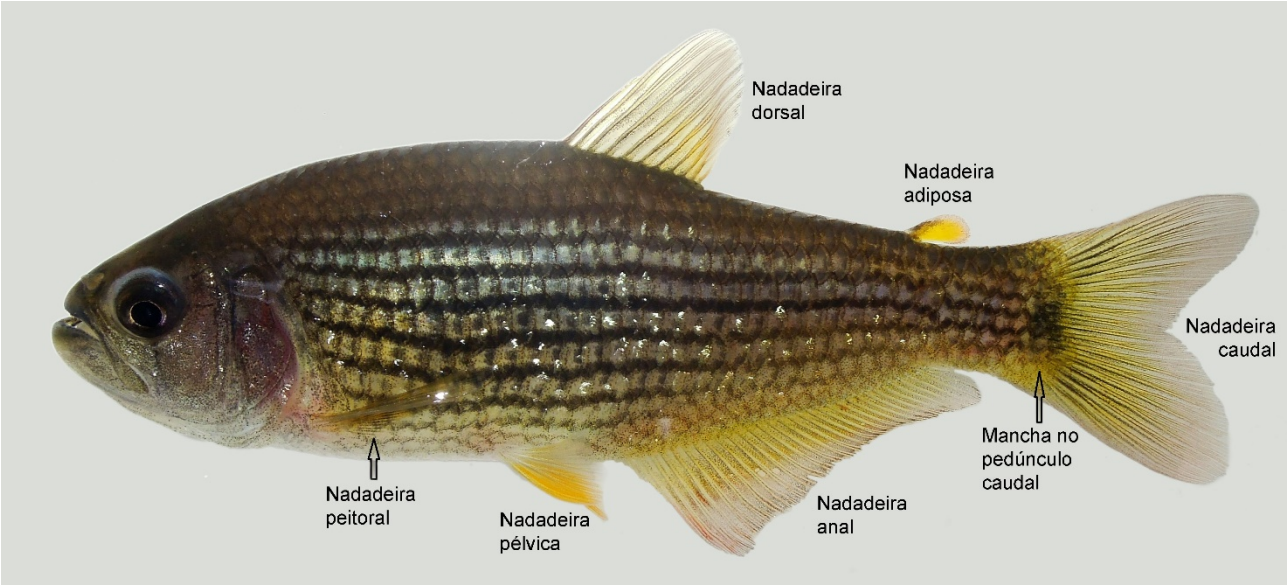


Figura 2. *Hollandichthys taramandahy*, MCN 19971, arroio Mittmann, reserva Biológica Estadual Mata Paludosa, bacia do rio Três Forquilhas, Itati, Rio Grande do Sul, Brasil.

Histórico de classificação e relações de parentesco

O gênero *Hollandichthys* foi proposto por Eigenmann em 1909 com uma única espécie *H. multifasciatus* (Eigenmann & Norris, 1900), e considerou *Pseudochalceus affinis* Steindachner, 1908 e *P. perstriatus* Miranda-Ribeiro, 1908 como sinônimos[5]. Em 1910, Eigenmann designou *Tetragonopterus multifasciatus* Eigenmann & Norris, 1900 como espécie tipo do gênero e manteve as sinonímias[6].

Hollandichthys foi considerado sinônimo de *Pseudochalceus* devido à falta de diferenças anatômicas importantes entre as espécies dos dois gêneros[7]. Géry, em 1972 comparou os dois gêneros e encontrou várias diferenças e decidiu que *Hollandichthys* era um subgênero de *Pseudochalceus*[8]. Mais tarde, Weitzman e colaboradores consideram as diferenças entre as espécies dos dois gêneros e suas distribuições (rio da costa Atlântica *versus* rios da costa do Pacífico) e revalidaram *Hollandichthys* até que uma análise filogenética que demonstrasse as possíveis relações entre estes gêneros estivesse disponível[9].

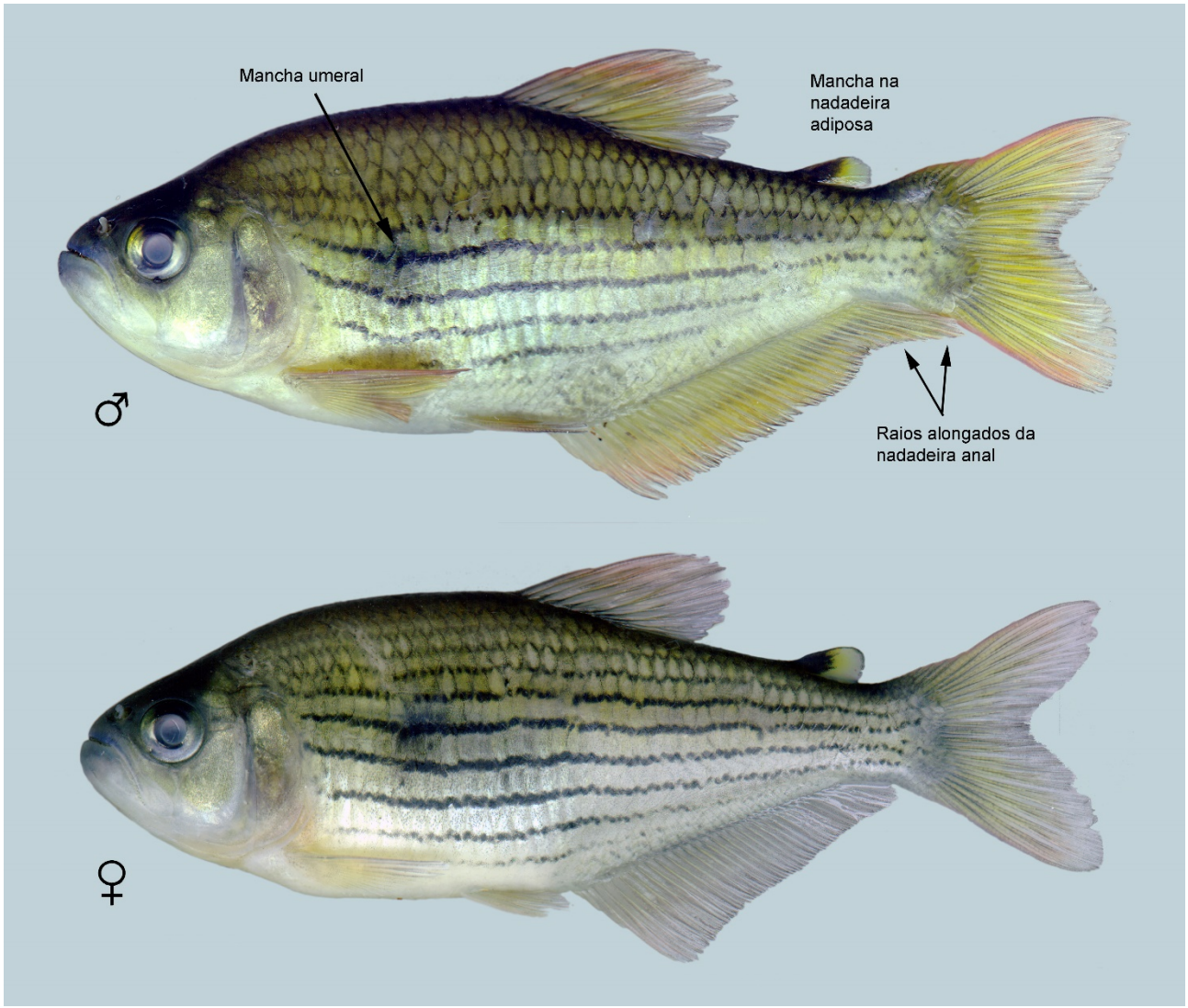


Figura 3. *Hollandichthys multifasciatus*, MCP 30559, macho, 85,8 mm de CP (superior) e fêmea, 73,0 mm de CP, tributário do rio Quilombo, Cubatão, São Paulo, Brasil.



Figura 4. Série de indivíduos de *H. taramandahy* (MCP 25273, bacia do rio Maquiné; esquerda) e *H. multifasciatus* (MZUSP 35237, bacia do alto rio Tietê; direita). De cima para baixo, a cada dois indivíduos: adultos, sub-adultos e juvenis.

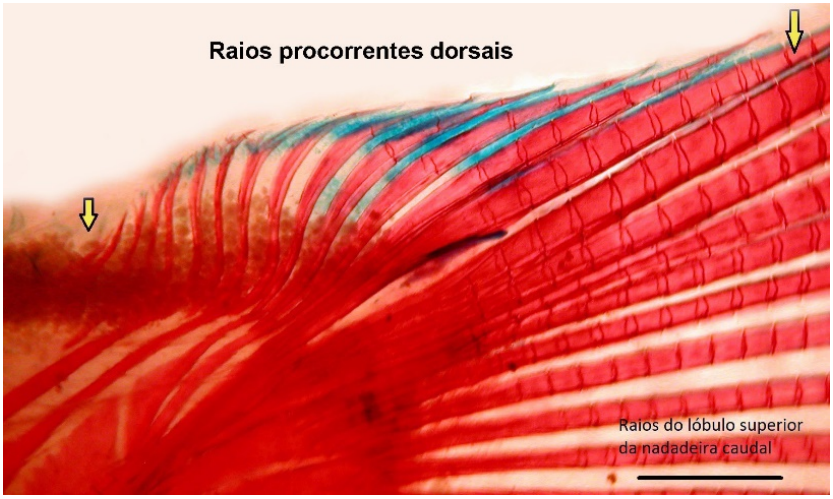


Figura 5. Raios procorrentes dorsais (entre as setas amarelas) da nadadeira caudal de *Hollandichthys multifasciatus*, MZUSP 62884, exemplar diafanizado e corado. Barra de escala = 2 mm.

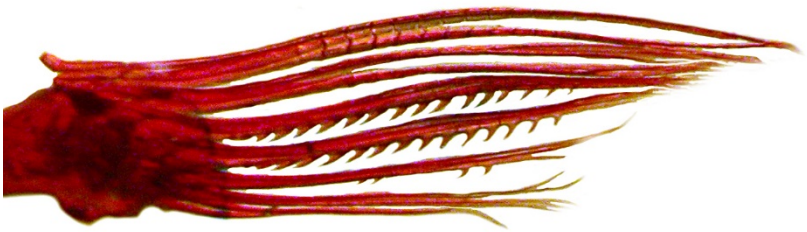


Figura 6. Nadadeira pélvica de indivíduo macho de *Hollandichthys taramandahy* (MCP 24621) mostrando o primeiro raio da nadadeira ramificado (acima) e os ganchos ósseos nos raios medianos.

Devido às discordâncias apontadas acima, em 2003 foi realizada uma revisão taxonômica das diversas populações de *Hollandichthys* encontradas nos rios costeiros e ilhas do sul e sudeste do Brasil, incluindo as cabeceiras do rio Tietê (drenagem pertencente à bacia do alto rio Paraná), e uma análise filogenética para estudar as relações evolutivas de *Hollandichthys* com *Pseudochalceus* e outros gêneros da família Characidae[1]. Naquela época, o assunto do projeto foi estimulado pela descoberta de *Hollandichthys* na bacia do rio Maquiné em 1999, durante o desenvolvimento da tese de doutorado de F. G. Becker, pois, até então, o gênero nunca tinha sido registrado no estado do Rio Grande do Sul[10]. O gênero *Hollandichthys* foi diagnosticado com base em sinapomorfias (novidades evolutivas compartilhadas por mais de uma espécie ou táxons) relacionadas a caracteres osteológicos e de morfologia externa, e com base em uma análise filogenética foi considerado grupo-irmão (táxon mais proximamente relacionado numa árvore filogenética) de *Pseudochalceus* (**Figura 7**)[1]. As quatro espécies válidas de *Pseudochalceus* ocorrem apenas nas drenagens pacíficas no Equador e Colômbia[11]. Outros gêneros analisados e possivelmente relacionados à *Hollandichthys* foram *Rachoviscus* Myers, 1926 e *Nematocharax* Weitzman, Menezes & Britski, 1986, ambos endêmicos de riachos da Mata Atlântica.

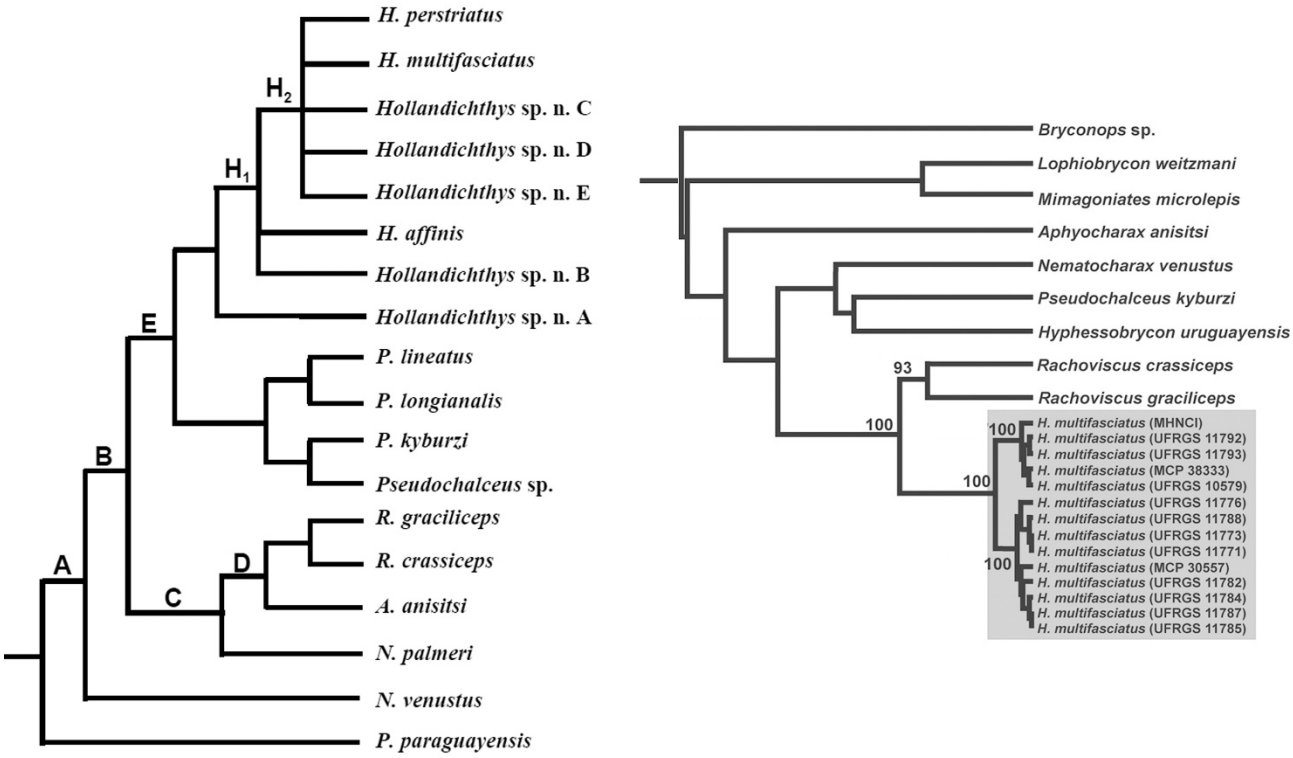


Figura 7. Hipóteses de monofilia do gênero *Hollandichthys* propostas com base em dados morfológicos (Bertaco, 2003)[1] e em dados moleculares (Thomaz *et al*., 2010)[12]. No cladograma à esquerda as letras A-H indicam os agrupamentos, H = *Holandichthys*, e as letras H_1 e H_2 os agrupamentos internos em *Hollandichthys*. No cladograma à direita os valores na base dos clados correspondem aos valores de Bootstrap (quanto maior o valor, maior o suporte do clado), e o retângulo cinza o gênero *Hollandichthys*.

Em estudos de análises filogenéticas com base em caracteres morfológicos é necessário a diafanização de alguns peixes, isto é, processo de digestão dos tecidos musculares preservando o tecido conjuntivo e esqueleto. Este último é corado com corante vermelho para obter os caracteres de morfologia interna, como números de vértebras, forma e número de ossos, entre outros, como indicado nas **Figuras 2 e 4**.

Hollandichthys é monofilético, ou seja, pertence a um grupo com um ancestral comum exclusivo do qual descendem todas as espécies do gênero. As populações reconhecidas como *H. multifasciatus* abrangem um complexo de espécies, na qual incluem cinco morfotipos (grupo de indivíduos com variações morfológicas) distintos, duas espécies em sinonímia (*H. affinis* e *H. perstriatus*) e a espécie tipo (*H. multifasciatus*)[1]. Um destes morfotipos foi descrito como uma espécie nova, *H. taramandahy* Bertaco & Malabarba, 2013 (**Figura 2**), para as populações com distribuição mais austral do gênero[3]. Entretanto, a partir de estudos moleculares, os oito morfotipos também foram reconhecidos no gênero, incluindo as espécies previamente descritas em *Pseudochalceus* (*P. affinis* e *P. perstriatus*), atualmente sinônimos de *H. multifasciatus*[12]. Estas espécies foram descritas em *Pseudochalceus* em 1908, pois o gênero *Hollandichthys* só foi proposto no ano seguinte.

Em 2010, Thomaz e colaboradores também concluíram que o gênero *Hollandichthys* é monofilético e encontraram dois clados irmãos bem suportados baseado em uma análise filogenética utilizando dados moleculares com amostras de toda a distribuição do gênero[12]. *Hollandichthys taramandahy* faz parte do clado sul de *Hollandichthys*, representado por dois lotes dos rios Maquiné e Mampituba (**Figuras 7 e 8**).

Estudos realizados com dados moleculares[12,13] resultaram na hipótese de que *Hollandichthys* é grupo-irmão de *Rachoviscus* (**Figura 9**) em vez de *Pseudochalceus* como proposto por estudos com apenas análises morfológicas[1,14]. As hipóteses com dados moleculares foram corroboradas posteriormente com base em dados de osteologia e morfologia[15]. *Hollandichthys* é muito semelhante ao *Pseudochalceus* no padrão de colorido e na maxila quase totalmente dentada, mas essa semelhança parece representar convergência (indivíduos com características semelhantes, mas de origens diferentes) ou traços plesiomórficos (caráter primitivo) compartilhados[12]. Talvez por esses caracteres, alguns autores[7,8] apontaram uma estreita relação entre estes dois gêneros, o mesmo observado por Mirande[14] embora não tenha incluído *Rachoviscus* na sua análise filogenética.

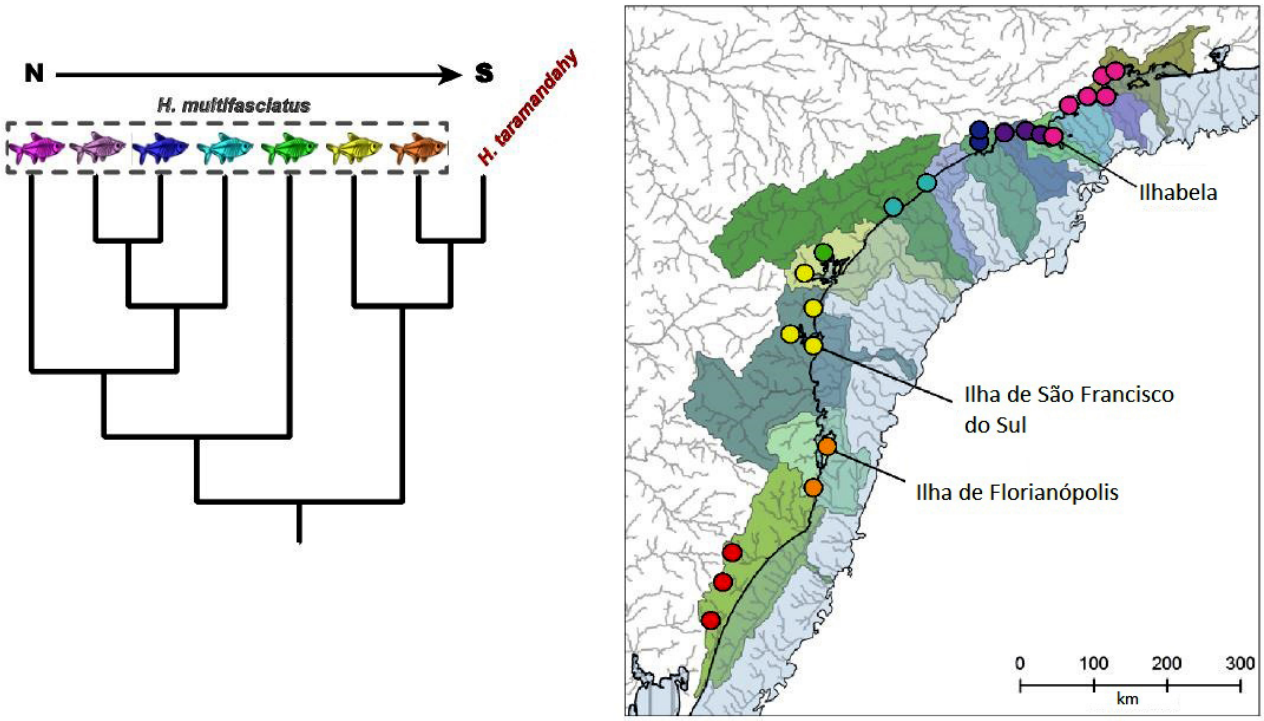


Figura 8. Cladograma com base em dados moleculares de *Hollandichthys* e mapa com as localidades dos morfotipos e espécies do gênero. No mapa, podemos ver os limites atuais da costa marinha e a linha antiga (hoje submersa) das paleodrenagens na costa sul e sudeste do Brasil. No cladograma, podemos observar dois clados distintos, um ao norte (*H. multifasciatus* e "*H*. sp. E", "*H*. sp. D", "*H. perstriatus*") e outro ao sul (*H. taramandahy*, "*H*. sp. B" e "*H. affinis*"). Imagens de A. T. Thomaz.



Figura 9. *Rachoviscus graciliceps*, UFRGS, 40.0 mm de CP, riacho a 1 km ao norte do município de Prado, drenagem costeira do Leste, Bahia.

Novos dados morfológicos baseados em caracteres reprodutivos indicaram que a única espécie válida do gênero antes de 2013, *H. multifasciatus*, pertencia a uma terceira linhagem independente de caracídeos inseminadores (fecundação interna) e com espermatozoides modificados, além das espécies inseminadoras encontradas nas espécies das subfamílias Stevardiinae e Cheirodontinae[16,17]. Estes estudos exploraram profundamente a morfologia dos espermatozoides nestes peixes e sustentaram a hipótese de relações filogenéticas muito próximas entre as espécies de *Hollandichthys* e *Rachoviscus* com base em caracteres únicos observados na espermiogênese (processo de formação dos gametas masculinos) e na ultraestrutura dos espermatozoides[17].

Diversidade escondida – populações ou espécies?

A revisão taxonômica das populações de *Hollandichthys* apresentada por Bertaco, em 2003, resultou no reconhecimento de oito morfotipos distintos com base em padrão de colorido, contagens de raios procorrentes dorsais e ventrais da nadadeira caudal, número de escamas na série longitudinal e medidas corporais[1]. Os morfotipos foram identificados como *H. multifasciatus*, "*H. affinis*", "*H. perstriatus*", "*H*. sp. A", "*H*. sp. B", "*H.* sp. C", "*H*. sp. D" e "*H.* sp. E". Após este estudo, *H. taramandahy* foi formalmente descrita com base nos indivíduos do morfotipo "*Hollandichthys* sp. A"[3], e outros artigos foram propostos com o intuito de investigar e corroborar a existência de um complexo de espécies em *H. multifasciatus*, como os comentados abaixo.

Análises citogenéticas de *H. multifasciatus* foram realizadas em populações provenientes de Itanhaém[19], Paranapiacaba[20] e rio Iguapé[21], São Paulo, e em Antonina e Guaraqueçaba[22], Paraná. Em todas essas análises o número de cromossomos foi de 2n = 50, sem diferença entre os sexos e o número fundamental entre 98 e 100, o que significa a presença de muitos cromossomos metacêntricos e submetacêntricos no cariótipo[22]. Apesar do número diploide conservado de 2n = 50 cromossomos, existem diferenças entre a macro e a microestrutura de seus cariótipos, sugerindo a existência de espécies crípticas no complexo *H. multifasciatus*[21]. Cariótipos com 50 cromossomos parecem ser o número mais comum em representantes da família Characidae[23]. Os resultados de FISH e DNAr 5S indicaram um padrão interpopulacional divergente, com a população de Guaraqueçaba apresentando três pares marcados e a de Antonina apenas dois pares marcados[22]. Esses resultados suportam *H. multifasciatus* como sendo um complexo de espécies, corroborando estudos anteriores, e também podem dar suporte as diagnoses propostas para o morfotipo "*Hollandichthys* sp. C" e "*H. affinis*"[1,24].

Um excelente estudo para testar os padrões de variação genética nas populações de *H. multifasciatus* e *H. taramandahy* foi publicado por Thomaz e colaboradores em 2015[25]. Esse estudo demonstrou a importância das paleodrenagens do Pleistoceno na estruturação de padrões de

divergência genética, e as análises sugerem que as conexões passadas devido ao recuo do nível do mar durante períodos glaciais desempenharam um papel significativo na diversificação da ictiofauna ao longo das drenagens costeiras brasileiras (**Figuras 8 e 10**). Os padrões de variação genética nas populações de peixes de água doce podem refletir o impacto histórico das mudanças climáticas no nível do mar ou nas condições ambientais. Os recuos passados no nível do mar expuseram a plataforma continental, possibilitando que rios atualmente isolados se conectassem. Além disso, as mudanças nas condições ambientais reduziram a cobertura florestal e podem ter restringido o movimento de peixes especializados, como é o caso de *Hollandichthys*, para este habitat[25]. Thomaz e colaboradores concluíram que as análises moleculares de 182 indivíduos de 26 populações e 12 paleodrenagens indicaram que a estrutura associada às paleodrenagens explica 75% da variação genética entre as populações, com tempos de divergência estimados ocorrendo no Pleistoceno (**Figura 8**). Por outro lado, a diminuição na cobertura florestal não parece ter impactado *Hollandichthys*, talvez devido à manutenção de matas ciliares nos períodos glaciares.

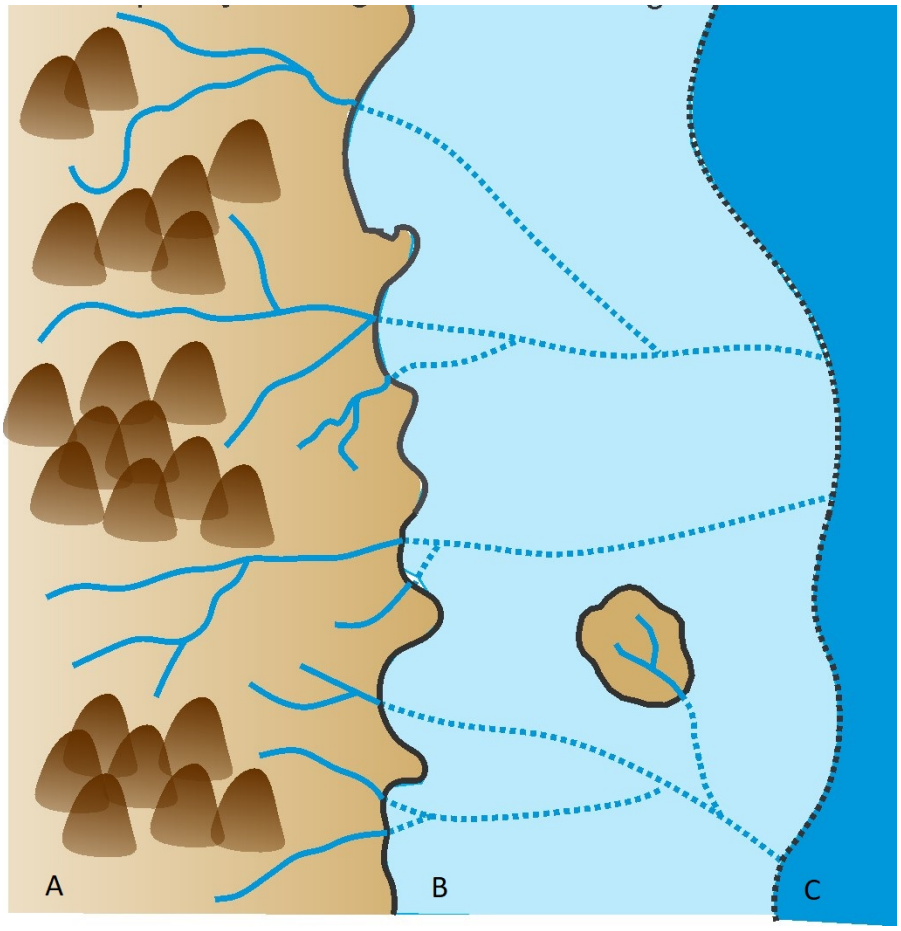


Figura 10. Desenho esquemático indicando as drenagens atuais (A), paleodrenagens (B) e o limite do oceano (C) na região costeira do país. A linha contínua preta representa o atual limite da costa marinha, e a linha pontilhada o limite passado. Imagem de A. T. Thomaz.

Em outro importante estudo, se investigou as assinaturas genômicas de paleodrenagens no Pleistoceno em peixes de água doce ao longo da costa sudeste do Brasil, para desvendar se a diversidade genética reflete propriedades ribeirinhas passadas[26]. Os resultados demonstraram que a forte estruturação da variação genética em *Hollandichthys* pode ser indicativa de um suposto limite de espécies e, consequentemente, sugerir que as paleodrenagens podem ser responsáveis pelo isolamento de longo prazo que culmina em especiação[26]. Não se sabe se, um conjunto de populações geograficamente isoladas se tornará necessariamente uma nova espécie, mas os caracteres morfológicos para *H. taramandahy*, por exemplo, sugerem que esta linhagem se diferenciou das demais durante o período de alto isolamento geográfico de suas populações. Por exemplo, *Hollandichthys* está associado à presença de mata ciliar e, consequentemente, está distribuído em afluentes de terras baixas, o que pode tornar a dispersão a jusante mais provável durante os ciclos de recuo do nível do mar, dada a proximidade geográfica das ligações fluviais temporárias que existiam entre as drenagens no passado. No entanto, para peixes que habitam diferentes partes dos rios (ou seja, cabeceiras, em oposição aos afluentes de planície), tais conexões temporárias forjadas pelo recuo do nível do mar podem não ter sido acessíveis[26].

Na **Figura 1** podemos observar a distribuição dos pontos de registros de *H. taramandahy* que estão todos localizados na encosta ou no pé da Serra Geral, por outro lado, *H. multifasciatus* ocorre mais próximo da costa. Isso pode ser explicado pela distribuição da Mata Atlântica, onde a distribuição atual está mais relacionada a eventos climáticos e de expansão e retração da Mata Atlântica, evidenciando a estreita relação dos peixes com seu habitat[24]. Interessantemente, em um estudo de ictiofauna realizado no Parque Estadual de Itapeva, RS, bacia do rio Mampituba, onde também são encontrados ambientes aquáticos preservados e com vegetação marginal abundante, não foi encontrada nenhuma população de *H. taramandahy*[27], mas diversos caracídeos e poecilídeos foram coletados, táxons que geralmente são sintópicos as espécies de *Hollandichthys* ao longo da sua distribuição na Mata Atlântica. Uma das razões poderia ser a proximidade com o mar (menos de 2,5 km), baixas altitudes (menos de 15 m), presença de vegetação de restinga, e/ou que estas populações tenham sido extintas localmente com os eventos recentes de transgressão marinha devido ao aumento do nível do oceano[24,25].

Algumas espécies de caracídeos podem ser encontradas simultaneamente nas cabeceiras do rio Tietê, bacia do alto rio Paraná, e nas drenagens costeiras do Sudeste, além de *H. multifasciatus*, como *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1877) e *Hyphessobrycon flammeus* Myers, 1924. De acordo com um estudo filogeográfico das populações de *Hollandichthys*, a presença de *H. multifasciatus* no alto rio Tietê é extremamente recente e pode ser devido à introdução antrópica ou a um evento de captura de cabeceira em uma área geográfica bastante reduzida[24]. No caso de *Hyphessobrycon flammeus*, esta espécie foi redescrita para os rios costeiros do estado do Rio de

Janeiro e alto rio Tietê, São Paulo, e sua ocorrência nesta última bacia pode ser, muito provavelmente, decorrente da introdução pelo comércio de peixes de aquário[28].

Habitat

Indivíduos de *Hollandichthys* são encontrados em poças laterais ou remansos de rios e riachos e em ambientes preservados com muita vegetação ripária, ou seja, com vegetação próxima a cursos d'água (**Figuras 11 e 12**). Esses ambientes apresentam substrato com lodo, areia e folhas, e às vezes troncos e galhos de árvores submersos, água turva ou escura, e são rasos com profundidade entre 20 a 80 cm. Os indivíduos adultos (maiores que 60 mm CP) são geralmente solitários e os juvenis são encontrados em pequenos cardumes de três a seis peixes[4], como também foi observado em populações de *H. multifasciatus* de um riacho em Ubatuba, São Paulo[18].

No estado de São Paulo, mais precisamente no Vale do Ribeira de Iguape e Juréia, *H. multifasciatus* também é reconhecido popularmente pelos habitantes locais como "Maria-mole" e "Peixe-folha". Esses nomes populares são devidos ao comportamento do peixe que, quando capturado e segurado em mãos, se torna mole e muito escorregadio, e também por ser geralmente observado em ambientes com vegetação marginal e muitas folhas no substrato. Outros nomes populares conhecidos são: Lambari-bembeca, Lambari-dourado, Lambari-de-folha, Lambari-de-córrego[29].



Figura 11. Habitat de *Hollandichthys tara-mandahy*. Poça lateral ao arroio Encantado, tributário do rio Maquiné, sistema do rio Tramandaí, Rio Grande do Sul, Brasil.



Figura 12. Habitat de *Hollandichthys multifasciatus*. Riacho tributário do rio Araçatuba, Garopaba, Santa Catarina, Brasil.

Por ser encontrada em ambientes específicos como poças laterais aos cursos d'água, não significa que *H. taramandahy* é a única espécie observada nestes locais, pois outras espécies sintópicas também podem ocorrer, como *Astyanax laticeps*, *Astyanax* sp., *Deuterodon luetkenii*, *Diapoma itaimbe*, *Mimagoniates rheocharis* (Characidae), *Cyphocharax voga*, *Steindachnerina biornata* (Curimatidae), *Phalloceros spiloura* (Poeciliidae) e *Gymnotus refugio* (Gymnotidae). Nos locais de coleta, ao longo da distribuição de *H. multifasciatus*, também foram capturadas outras espécies, principalmente de caracídeos, calictídeos, loricarídeos e poecilídeos, estes últimos os mais frequentes nas amostragens.

Estratégias reprodutivas

Hollandichthys multifasciatus e *H. taramandahy* são espécies inseminadoras, isto é, os machos transferem o esperma para o ovário das fêmeas, porém sem necessariamente ocorrer fecundação interna[16,17]. Espécies inseminadoras geralmente possuem o núcleo do espermatozoide alongado (**Figura 13**), ao contrário das espécies com fertilização externa que possuem o núcleo do espermatozoide arredondado[16,17]. Ainda não se sabe como é feita esta transferência de esperma para a fêmea, tampouco em que momento ocorre à fecundação e se esta é interna ou externa. Estudos mais aprofundados da história de vida, reprodução, comportamento e biologia dos caracídeos inseminadores podem fornecer subsídios para uma melhor compreensão da evolução

desses peixes e suas estratégias de vida[20]. Em algumas espécies de caraciformes tem sido observada a presença de esperma nos ovários, mas nenhum ovo fecundado tinha sido encontrado no trato reprodutor feminino, exceto a recente descoberta em *Compsura heterura* (Characidae: Cheirodontinae) por Fukakusa e colaboradores[30].

Aspectos populacionais e reprodutivos de *H. multifasciatus* foram analisados em riachos da Estação Ecológica Juréia-Itatins (EEJI), São Paulo[31]. Os resultados apontaram que não houve diferença na proporção sexual, os machos são ligeiramente maiores que as fêmeas, o pico reprodutivo foi no mês de abril e a espécie apresenta desova total[31] (postura dos ovócitos fecundados liberados de uma única vez no período reprodutivo)[32]. Um aspecto importante é que em todos os locais com presença de *H. multifasciatus* na EEJI a vegetação ripária era abundante, demonstrando a intrínseca relação com esses ambientes para a manutenção do ciclo vital da espécie.

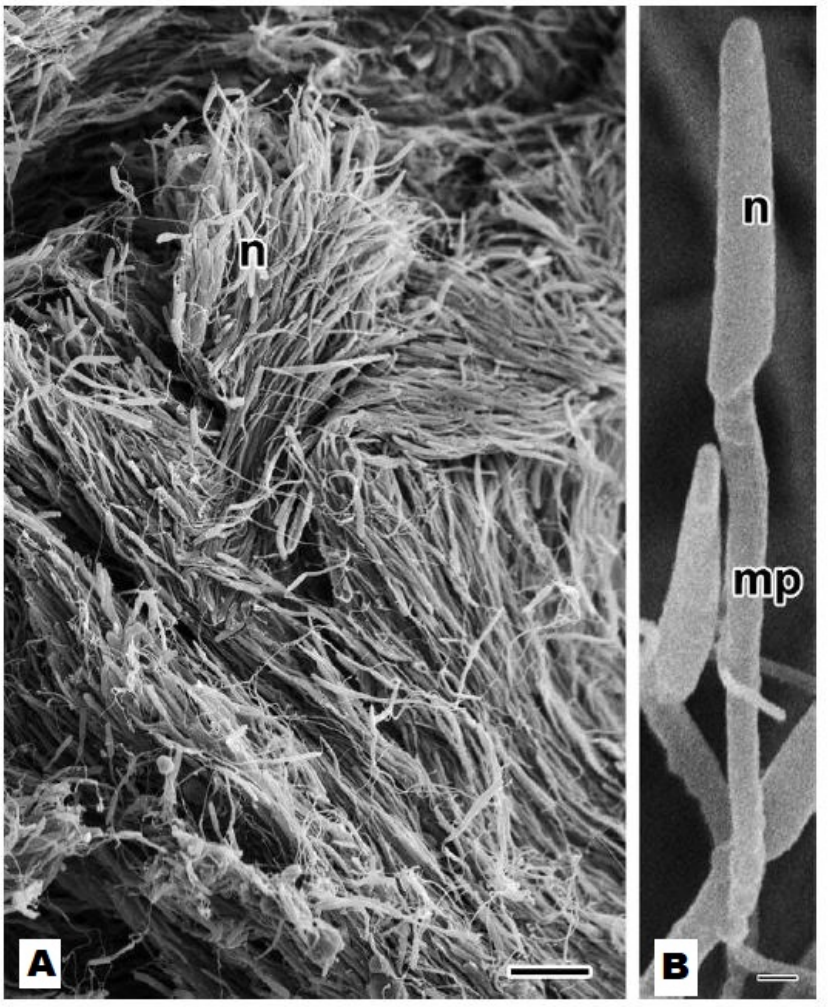


Figura 13. Foto de microscopia eletrônica de varredura de espermatozoides de *Hollandichthys multifasciatus* demostrando o núcleo alongado (n) característica de espécies inseminadoras. Modificado de Quágio-Grassiotto *et al.*, 2012.

Adaptações morfológicas para a inseminação

O clado, ou grupo de organismos originados de um único ancestral comum exclusivo, formado por *Hollandichthys* e *Rachoviscus* pode ser diagnosticado de outros caraciformes por um tipo único de espermiogênese e pela presença de mitocôndrias longas e espiraladas únicas na peça intermediária de seus espermatozoides[16,17]. Outro caráter que suporta esta relação é a presença de uma cavidade corporal ventral entre as nadadeiras pélvica e anal em machos e fêmeas que abriga internamente o ânus e a abertura urogenital[3] (**Figura 14**). Este arranjo pode desempenhar algum papel na transferência de espermatozoides de machos para fêmeas[15]. Este caráter não é observado em *Pseudochalceus* ou em qualquer outro membro da família Characidae, mas é compartilhado pelas espécies *Hollandichthys multifasciatus*, *H. taramandahy* e *Rachoviscus* e é uma sinapomorfia para os dois gêneros[3].

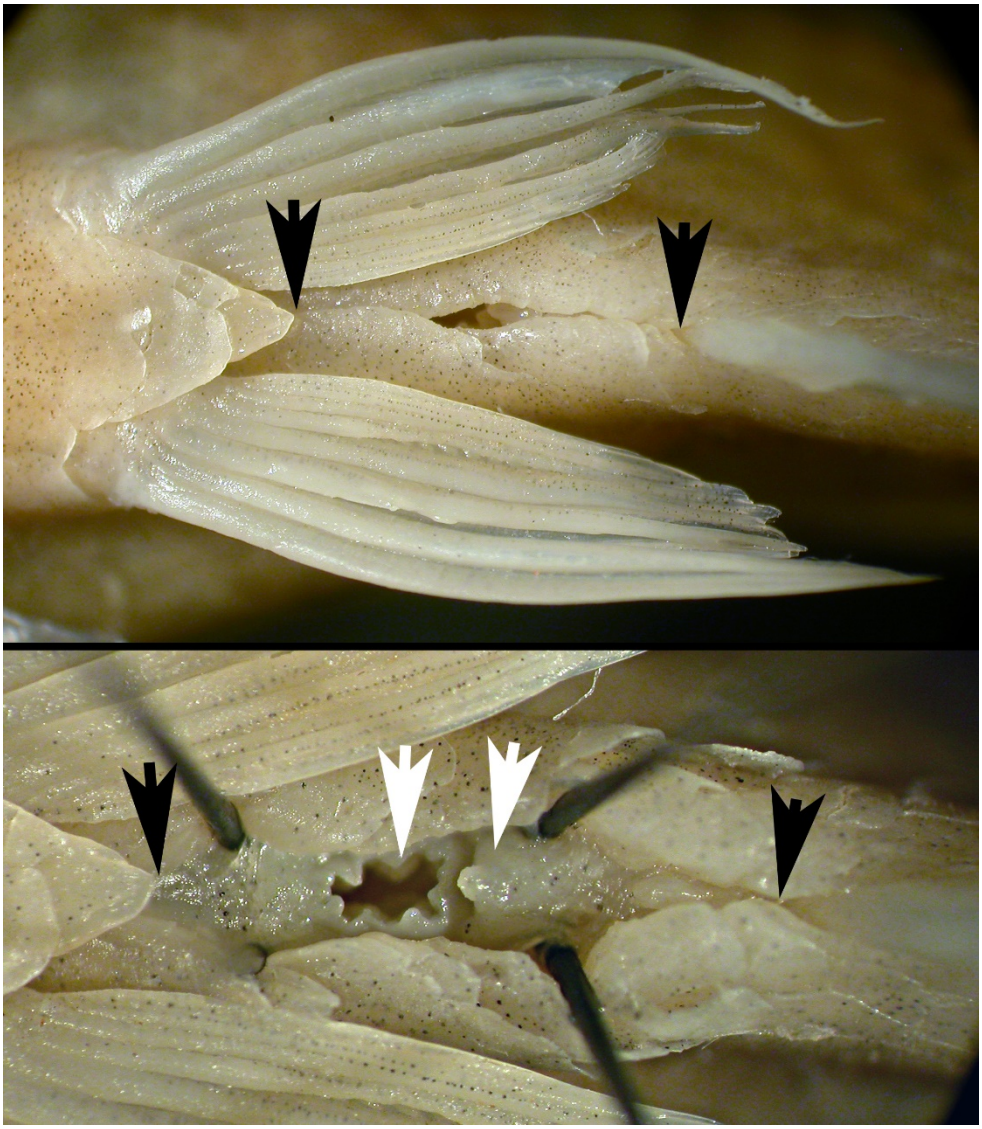


Figura 14. Cavidade ventral do corpo entre as nadadeiras pélvicas e anal de *Hollandichthys taramandahy*. Acima, uma fissura visível (entre as setas pretas) e abaixo, cavidade corporal aberta com o auxílio de alfinetes mostrando o ânus (seta branca esquerda) e a papila urogenital (seta branca direita). Modificado de Bertaco & Malabarba (2013).

As espécies de *Hollandichthys* compartilham um caráter sexualmente dimórfico único entre os caracídeos, representado pela região posterior da nadadeira anal dos machos com uma concavidade na margem distal, formada pela redução do comprimento do vigésimo ao vigésimo-quinto raio ramificado da nadadeira anal e alongamento dos raios posteriores (**Figuras 3 e 4**). Isso não é observado entre outras espécies de caracídeos e foi considerado como uma sinapomorfia para as espécies de *Hollandichthys* e que diagnostica o gênero de *Rachoviscus*[3]. Outro caráter que distingue esses gêneros é o raio mais anterior da nadadeira pélvica ser ramificado (**Figura 6**), pois este não é ramificado nos demais caracídeos.

Alimentação

Abilhoa e colaboradores avaliaram os hábitos alimentares das populações de *H. multifasciatus* provenientes de dois riachos na ilha de São Francisco do Sul em Santa Catarina e o classificaram como uma espécie onívora[33]. Isto é, identificaram diversos itens alimentares como insetos aquáticos e terrestres, oligoquetos, decápodes, aranhas e plantas (frutas e sementes), e constataram que 78% dos itens alimentares são alóctones (provenientes de fora do ambiente aquático), demonstrando uma relação de dependência de ambientes florestados e preservados para a manutenção da espécie[33]. Os autores também observaram que indivíduos menores que 63 mm de CP se alimentam basicamente de plantas e oligoquetos aquáticos, enquanto indivíduos maiores que 72 mm de CP consomem plantas, insetos terrestres e aranhas.

Em um estudo sobre a ecologia alimentar das populações de *H. multifasciatus* de alguns riachos do município de Bertioga, São Paulo, foi observado que o hábito alimentar é invertívoro e com elevado consumo de insetos terrestres adultos[34], corroborando outros estudos que mostram que a espécie depende de ambientes florestados para a manutenção das populações.

Hollandichthys, assim como outros gêneros de caracídeos, como *Mimagoniates*, *Nematocharax* e *Rachoviscus*, possui uma dentição adaptada para apanhar a presa (geralmente insetos adultos que caem na superfície da água, ou larvas de insetos), pois o osso maxilar apresenta diversos dentes tricuspidados em quase toda a sua extensão (**Figura 15**).

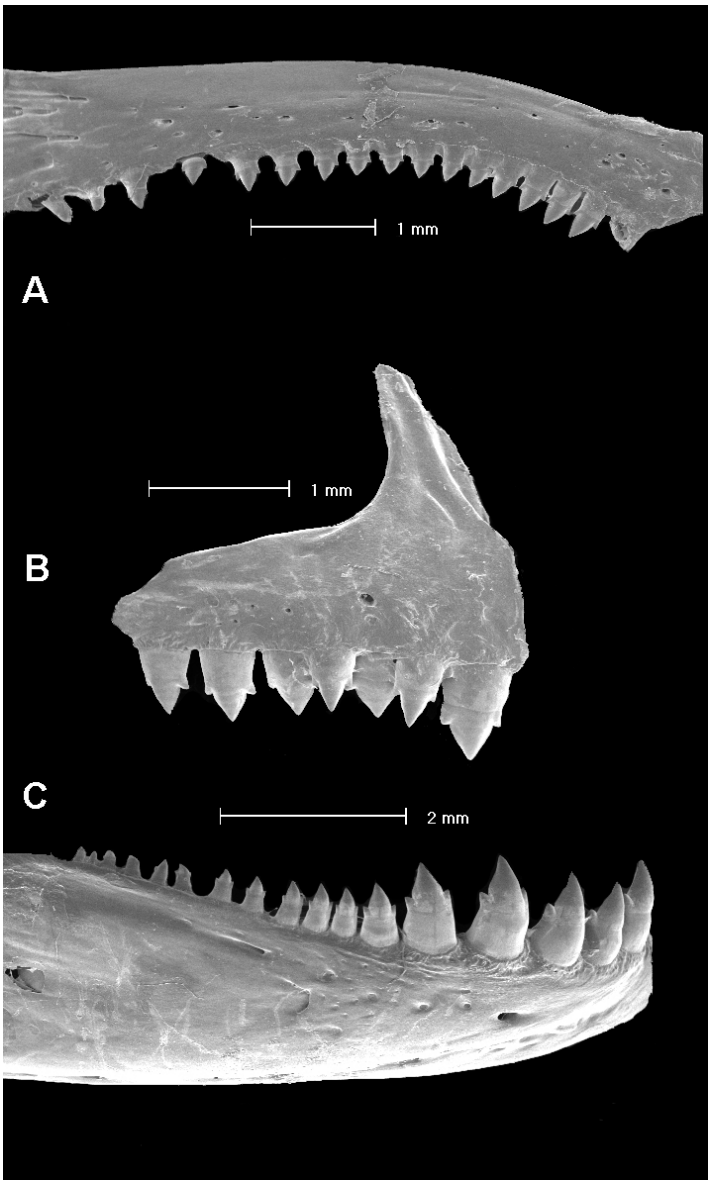


Figura 15. Imagem de microscopia eletrônica de varredura da dentição de *Hollandichthys taramandahy*, MCP 24621. Osso maxilar (A), pré-maxilar (B) e dentário (C). Barra de escala = 1 mm. Modificado de Bertaco & Malabarba (2013).

Estado de conservação

Hollandichthys taramandahy está ameaçada de extinção na categoria Em Perigo (EN), ou seja, corre um risco muito alto de extinção da natureza[35] conforme as Listas das Espécies da Fauna Silvestre Ameaçadas de Extinção no Estado do Rio Grande do Sul (Decreto Estadual nº 51.797, de 8 de setembro de 2014)[36] e a Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção (Portaria nº 445, de 17 de dezembro de 2014). Nas listas estaduais a espécie foi mencionada como *H. multifasciatus*, pois a descrição formal de *H. taramandahy* ocorreu após a finalização daquelas avaliações, mas na lista nacional o nome específico foi atualizado. As principais ameaças são o desmatamento e a redução da cobertura vegetal nas margens dos cursos d'água, pois a espécie está

intrinsecamente associada a ambientes sombreados e preservados. Além disso, estes peixes se alimentam principalmente de insetos terrestres, aracnídeos e outros invertebrados provenientes da vegetação que caem sobre a água, demonstrando uma forte dependência de áreas com cobertura vegetal preservada.

Conforme a resolução nº 002 do CONSEMA, de 6 de dezembro de 2011, que reconhece a lista de espécies da fauna ameaçadas de extinção no estado de Santa Catarina, *H. multifasciatus* está ameaçada de extinção na categoria Em Perigo (EN), também conforme os critérios da IUCN. Em um levantamento de ictiofauna realizado na área de influência de um condomínio industrial na ilha de São Francisco do Sul, Santa Catarina, *H. multifasciatus* foi registrado em ambientes ainda preservados com vegetação marginal, enquanto que em um local sem vegetação, apenas um indivíduo foi coletado[37]. As **Figuras 11 e 12** ilustram as áreas de mata densa onde ocorrem as espécies de *Hollandichthys*, ressaltando a importância da preservação dos remanescentes florestais da Mata Atlântica para a conservação destas espécies.

As populações de *H. multifasciatus* são facilmente encontradas nos riachos entre os estados de Santa Catarina e Rio de Janeiro[2,22,33], já as populações de *H. taramandahy* são restritas a poucas localidades ao longo da distribuição geográfica da espécie[3] (ocorrem em menos de 1% de toda a bacia do rio Tramandaí). Portanto, as populações da última espécie são raras, e devido a suas exigências ambientais, presume-se que a área original de distribuição tenha sido reduzida juntamente com a redução da cobertura original do bioma Mata Atlântica por efeitos antrópicos. Desde o primeiro registro da espécie na bacia do rio Maquiné em 1999[10], esta foi encontrada em apenas cinco localidades, a despeito do grande esforço de coleta e das dezenas de pontos amostrados nos mais variados habitats na bacia do rio Tramandaí ao longo das últimas três décadas principalmente por pesquisadores do Museu de Ciências Naturais (da extinta Fundação Zoobotânica - FZBRS, atualmente vinculado à SEMA/RS), do laboratório de Ictiologia da UFRGS e do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS[38].

Mais recentemente, a espécie foi registrada na Reserva Biológica Estadual Mata Paludosa, bacia do rio Três Forquilhas, município de Itati, RS (MCN 19971)[40]. Registros de espécies ameaçadas de extinção em Unidades de Conservação são extremamente importantes para garantir a manutenção da espécie, uma vez que áreas protegidas são criadas como uma das principais estratégias contra a degradação ambiental e declínio da biodiversidade.

Por outro lado, o fato de algumas populações de *Hollandichthys* serem encontradas e registradas em unidades de conservação estadual e federal não garante a proteção integral a essas populações. Para que a conservação da biodiversidade de uma ecorregião se efetive é necessário que as unidades de conservação abriguem amostras representativas dos ambientes e espécies da região[39]. Por outro lado, menos de 2% das águas continentais da Mata Atlântica estão contempladas

por unidades de conservação no estado do Rio Grande do Sul[38]. Antes de tudo temos que conhecer e identificar as espécies e suas distribuições geográficas para que possam ser incluídas nas listas de avaliações de espécies ameaçadas de extinção e, portanto, possibilitando que estratégias de conservação sejam estabelecidas para os táxons ameaçados. Além disso, por se tratar de um complexo de espécies com alta estruturação, é necessário um plano de conservação que abranja as populações dessas espécies.

As informações aqui apresentadas vão ao encontro do Plano de Ação Nacional para a Conservação de Espécies de Peixes e Eglas Ameaçados de Extinção da Mata Atlântica (PAN-PEMA) (Portaria Nº 370, de 1º de agosto de 2019). Este PAN tem o objetivo geral de, em um período de cinco anos, melhorar o estado de conservação e popularizar peixes, eglas, rios e riachos da Mata Atlântica, com o intuito de estabelecer estratégias prioritárias de conservação para 90 espécies constantes na Lista Nacional de Espécies Ameaçadas de Extinção (Portaria Nº 445, 17 de dezembro de 2014), sendo uma delas *H. taramandahy*.

Material catalogado em coleções científicas

Ao longo de dois períodos, 2001-2003 e 2009-2011, analisei 202 lotes e 1.612 exemplares de *Hollandichthys* catalogados em coleções científicas de 11 instituições nacionais e internacionais, além de diversos lotes e exemplares incluídos em material comparativo. Entre esses dois períodos foram feitas expedições de coleta para obter mais amostras de tecido muscular em álcool 96% para o projeto de dissertação de A. T. Thomaz[24]. Deste total, 110 (60,8%) lotes e 980 (54,4%) exemplares foram coletados a partir de 2001 e catalogados em coleções científicas de peixes de quatro instituições brasileiras (MCN, MCP, MNRJ e UFRGS). Todos os lotes de *Hollandichthys* catalogados nas coleções do MCN e da UFRGS e mais de 80% dos lotes da coleção do MCP foram coletados a partir de 2001 (**Figura 16**). O material analisado destas instituições, incluindo o MZUSP, representa 84% dos lotes e 91% dos exemplares catalogados de *Hollandichthys* em coleções científicas nacionais. Entre os estados do RS e RJ foram amostradas mais de 50 localidades distintas com a ocorrência de *Hollandichthys* durante os anos de 2001-2003 e 2008 (**Figura 17**).

Atualmente, de acordo com as buscas de registros realizadas em 17 coleções de peixes nacionais disponibilizadas no Specieslink (www.specieslink.net), foram encontrados 421 lotes de *Hollandichthys* catalogados, sendo que a coleção do MHNCI tem o maior número (131 lotes, maioria do estado do Paraná). Em sete coleções não foram encontrados registros, das quais seis estão localizadas na região norte do país. Além destas, a coleção de peixes do MNRJ possui 51 lotes de *Hollandichthys* (**Figura 17**).

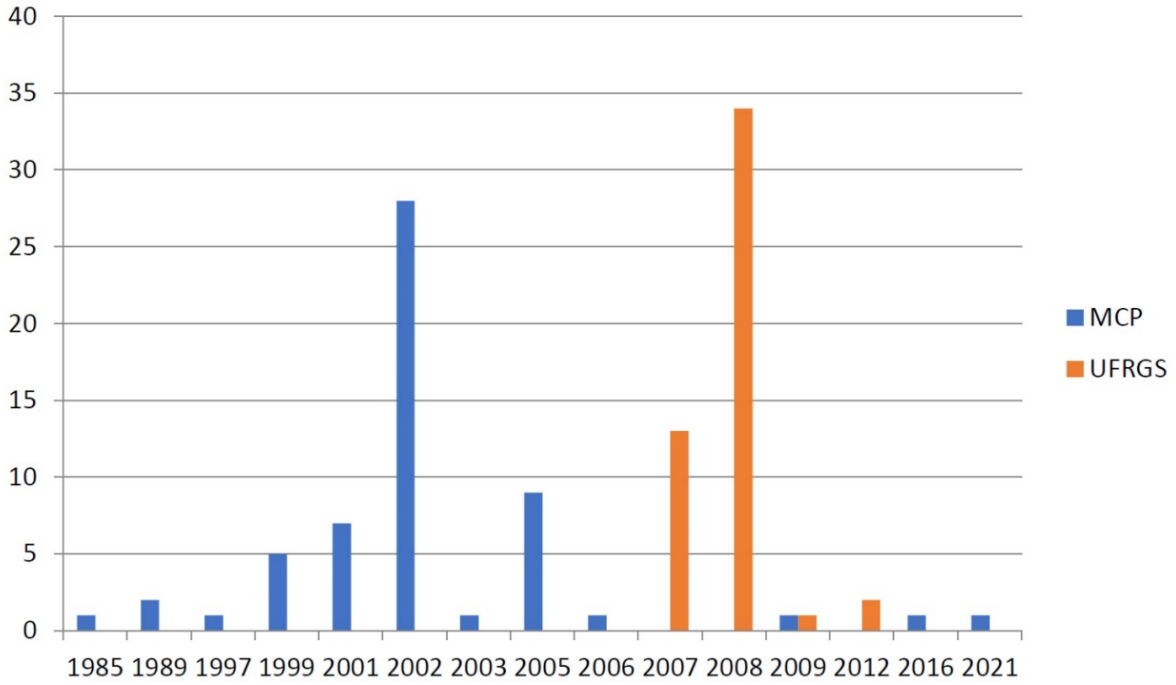


Figura 16. Número de lotes de *Hollandichthys* coletados por ano e catalogados nas coleções de peixes do MCP e UFRGS.

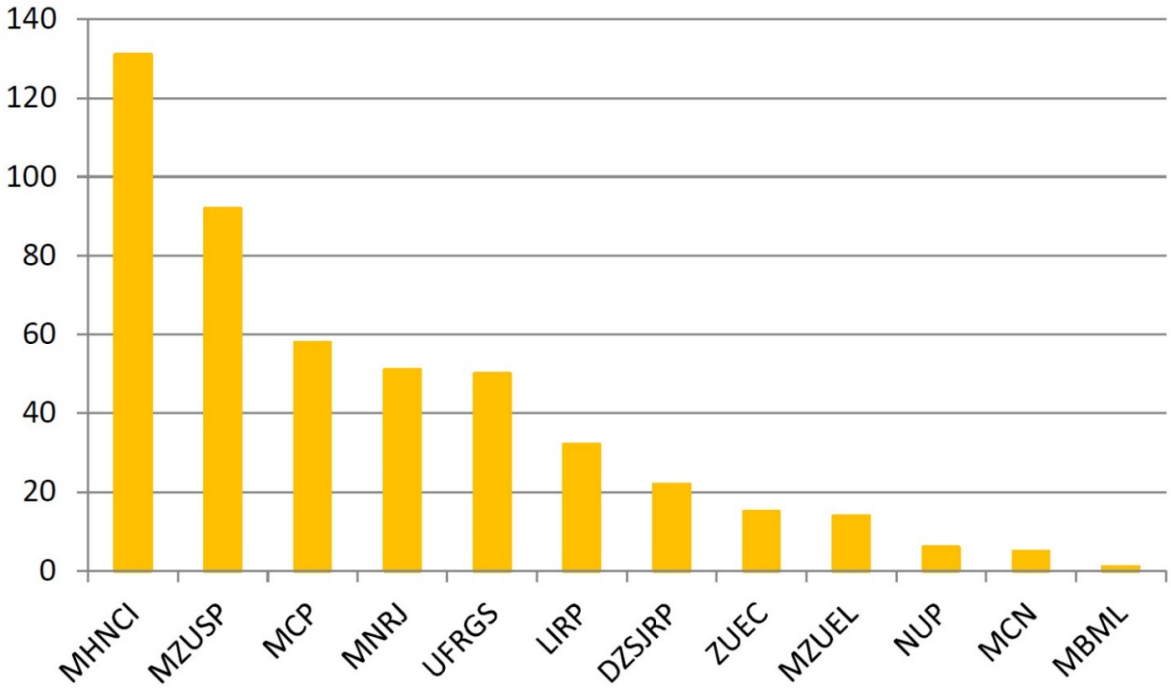


Figura 17. Número de lotes de *Hollandichthys* registrados em coleções de peixes nacionais disponibilizadas no Specieslink (www.specieslink.net); Dados da coleção de peixes do MNRJ fornecidos pelo curador.

O material tipo incluindo o holótipo (espécime ao qual este vinculado o nome do táxon) e diversos parátipos (outros exemplares utilizados na descrição da espécies) de *H. taramandahy* estão depositados em coleções científicas de peixes das instituições brasileiras MCN, MCP e UFRGS[3,41]. Esse material foi utilizado para descrever as características morfológicas externas e internas assim como o padrão de colorido da espécie e estão catalogados nestas coleções científicas para a conservação dos indivíduos testemunhos da descrição original e para a realização de possíveis novos estudos. O material tipo de uma espécie é único e extremamente relevante para o reconhecimento da diversidade de peixes mundial, e devido a esta importância, estes indivíduos devem ser armazenados em local com condições controladas e receber uma manutenção periódica para garantir a conservação por tempo indeterminado.

Todo o material estudado está devidamente catalogado em coleções científicas. As instituições nacionais citadas no texto são: DZSJRP, Departamento de Zoologia e Botânica, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto; LIRP, Laboratório de Ictiologia de Ribeirão Preto, Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto; MBML, Coleção Zoológica, Museu de Biologia Professor Mello Leitão, Santa Teresa; MCN, Museu de Ciências Naturais, SEMA/RS, Porto Alegre; MCP, Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MHNCI, Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba; MNRJ, Museu Nacional, Rio de Janeiro; MZUEC, Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Zoologia, Museu de História Natural "Prof. Dr. Adão José Cardoso", Campinas; MZUEL, Museu de Zoologia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina; MZUSP, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo; NUP, Coleção Ictiológica do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, Universidade Estadual de Maringá, Maringá; UFRGS, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Divulgação científica

Em função dos trabalhos de mestrado de Bertaco[1] e Thomaz[24] ocorreu um aumento significativo no acervo das coleções científicas com relação a este gênero e suas espécies (**Figura 16**), sem considerar todas as outras espécies coletadas com *Hollandichthys* ao longo da sua distribuição geográfica. Como resultados alcançados até o momento, foram publicados um artigo científico com a descrição de uma espécie nova[3] e três artigos relacionados a análises moleculares e paleodrenagens[24,25,26], todos publicados em revistas científicas conceituadas. Além destes, nove resumos foram apresentados em congressos em conjunto com colaboradores de diversas instituições de pesquisa e, mais recentemente, um artigo de divulgação sobre o registro de *H. taramandahy* na Reserva Biológica Estadual Mata Paludosa, RS foi publicado no Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia[40]. Também, as informações sobre as características morfológicas,

biologia, distribuição e habitat de *H. taramandahy* foram disponibilizadas no "Guia de Identificação dos Peixes da Bacia do Rio Tramandaí"[4] e no "Guia Digital de Identificação de Peixes do Estado do Rio Grande do Sul"[42]. A avaliação de estado de conservação das espécies só foi possível graças a esses estudos e a todos os registros documentados em coleções científicas. Todos esses estudos tiveram a participação e contribuição de vários bolsistas de iniciação científica, mestrado e doutorado em atividades de laboratório e expedições de campo para a coleta de peixes.

Com isso, ressalto a extrema importância de investimentos em pesquisas científicas no país, como bolsas de estudos e auxílios financeiros, para possibilitar-nos a conhecer a real diversidade de peixes da Mata Atlântica e de outros biomas. Só desta maneira, a manutenção e a preservação das espécies e de seus habitats, além da formação de novos pesquisadores, será garantida e o Brasil continuará sendo reconhecido mundialmente como um país megadiverso, ou seja, um país com grande representatividade das espécies do planeta. Devo ressaltar que a Mata Atlântica é o bioma mais alterado e impactado do país, com apenas 12,6% da área original preservada[43], e com diversas espécies da fauna e flora ainda não conhecidas para ciência, muitas ameaçadas de extinção, o que aumenta a preocupação e a nossa responsabilidade em divulgar cada vez mais estes conhecimentos à comunidade em geral.

Perspectivas

Por fim, novos estudos são necessários para conhecer a real distribuição de *H. taramandahy* nas bacias dos rios Tramandaí (incluindo os rios Maquiné e Três Forquilhas), Mampituba e Araranguá, para caracterizar os habitats preferenciais da espécie e descrever aspectos básicos das suas populações (proporção sexual, hábito alimentar, comportamento reprodutivo, etc.) e propor medidas de proteção para garantir a preservação da espécie e dos remanescentes de Mata Atlântica na sua área de ocorrência. Algumas dessas medidas estão relacionadas com a conservação de vegetação ripária em riachos de terras baixas, ao pé da Serra Geral e da Serra do Mar e na Planície Costeira, especialmente onde há populações conhecidas, e a inclusão de populações em áreas protegidas ou unidades de conservação, sejam existentes ou a ser criadas.

Somente com projetos de pesquisa *in situ* será possível identificar e caracterizar outras possíveis ameaças às populações e seus habitats além das ameaças já conhecidas como perda de vegetação ripária e desconexão do habitat específico. Além disso, as populações conhecidas de *H. taramandahy* são relativamente pequenas (geralmente até 10 indivíduos) e ocorrem em ambientes fragmentados, o que aumenta ainda mais o risco de extinção da espécie. A preservação da espécie é diretamente dependente da proteção dos habitats, de forma que as ações de conservação tanto do habitat quanto da espécie devem ser concomitantes e, para isso, é imprescindível conhecer as características ambientais exigidas pela espécie. Cabe ressaltar, que as populações pequenas de

peixes não possuem toda a gama de oportunidades de recuperação das populações maiores. Sendo assim, espécies com populações reduzidas e com pressões negativas sobre seus habitats devem ter prioridades em projetos de conservação e urgência na formulação de ações de proteção. Portanto, estudos mais conclusivos incluindo análises molecular e morfológica, de evidência total assim como a busca por novos caracteres diagnósticos ainda são necessários para reconhecer aquelas populações e/ou morfotipos do complexo *H. multifasciatus* como espécies distintas e válidas. Esses estudos estão em andamento pelo autor e seus colaboradores L. R. Malabarba e A. T. Thomaz.

Com essa divulgação, espero ter contribuído para a popularização da ciência no que diz respeito aos peixes de riachos da Mata Atlântica, assim como ressaltar a extrema importância da preservação das matas ciliares não só para a manutenção do ciclo vital dos organismos que dela dependem, mas também para alertar a comunidade em geral que água doce do planeta é finita, e todos nós dependemos dela para viver.

Agradecimentos

Agradeço muito ao Prof. Dr. Luiz R. Malabarba (UFRGS) pela orientação no mestrado e supervisão no pós-doutorado, e pelas parceiras em todos os artigos publicados; a Dra. Andrea T. Thomaz (Universidad del Rosario, Bogotá) pelos seus importantes e relevantes estudos com o gênero, pelas figuras e sugestões no texto do manuscrito. Ao Dr. Fernando G. Becker (UFRGS) pela coleta dos peixes na bacia do rio Maquiné e pelas valiosas contribuições no manuscrito. Ao. Dr. Fernando C. Jerep (UEL) pelas correções no texto. Agradeço a Andrea T. Thomaz, Fernando G. Becker, Fernando R. Carvalho, José F. P. da Silva, Juan A. Anza, Juliano Ferrer, Marco A. Azevedo, Pablo C. Lehmann e Verônica C. Baumbach pela ajuda nas expedições de coleta. As informações aqui apresentadas foram obtidas, principalmente, durante a dissertação de mestrado de VAB (CNPq, 2001-2003) realizado no PPG em Biociências da PUCRS e pós-doutorado entre 2009-2011 (CNPq Processo: 150042/2009-4) no PPG em Biologia Animal da UFRGS, e ao Programa Pesquisador Gaúcho - FAPERGS (Processo: 0903014) pelo auxílio financeiro. Ao PRONEX (Projeto de Conhecimento, conservação e utilização racional da diversidade da fauna de peixes do Brasil) pelo suporte financeiro para as expedições de coleta.

Referências e notas

1 - Bertaco, V.A. 2003. Taxonomia e Filogenia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae) do Sul e Sudeste do Brasil. Porto Alegre, PUCRS. Dissertação de Mestrado em Zoologia.

2 - Bertaco, V.A. 2009. Freshwater fishes, Ilha de Santa Catarina, southern coastal drainage of the state of Santa Catarina, Brazil. Check List 5 (4): 898-902. https://doi.org/10.15560/5.4.898

3 - Bertaco, V.A., Malabarba, L.R. 2013. A new species of the characid genus *Hollandichthys* from coastal rivers of southern Brazil (Teleostei: Characiformes) with a discussion on the diagnosis of the genus. Neotropical Ichthyology 11 (4): 767-778. https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000400004

4 - Malabarba, L.R., Neto, P.C., Bertaco, V.A., *et al*. 2013. Guia de identificação dos peixes da bacia do rio Tramandaí. Porto Alegre, Ed. Via Sapiens.

5 - Eigenmann, C. H. 1909. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory, p. 225-374. In: Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3(3). Princeton University & Stuttgart. 511p.

6 - Eigenmann, C. H. 1910. Catalogue of the freshwater fishes of tropical and south temperate America, p. 375-511. In: Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3(4). Princeton University & Stuttgart. 511 p.

7 - Schultz, L.P. 1966. *Pseudochalceus kyburzi*, a new characid fish from Colombia. Ichthyologica, the Aquarium Journal 37 (1): 25-30.

8 - Géry, J. 1972. Contribution à L'étude des poissons Characoïdes de l'Équateur. Avec une révision du genre Pseudochalceus et la description d'une nouveaux genre endémique du rio Cauca em Colombie. Acta Humboldtiana, Series Geologica, Paleontologica et Biologica 2: 1-110.

9 - Weitzman, S.H., Menezes, N.A., Britski, H.A. 1986. *Nematocharax venustus*, a new genus and species of fish from the rio Jequitinhonha, Minas Gerais, Brazil. Proceedings of the Biological Society of Washington 99 (2): 335-346. Available at https://www.biodiversitylibrary.org/page/34595802#page/359/mode/1up

10 - Becker, F.G. 2002. Distribuição e abundância de peixes de corredeiras e suas relações com características de habitat local, bacia de drenagem e posição espacial em riachos de Mata Atlântica (bacia do rio Maquiné, RS, Brasil). São Carlos, UFSCar. Tese de Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais.

11 - Fricke R, Eschmeyer WN, Van der Laan R, editors. Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references [Internet]. San Francisco: California Academy of Sciences; 2020. Available from: http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp

12 - Thomaz, A.T., Malabarba, L.R., Bonatto, S.L. 2010. The phylogenetic placement of *Hollandichthys* Eigenmann 1909 (Teleostei: Characidae) and related genera. Molecular and Phylogenetics and Evolution 57: 1347-1352. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.10.006

13 - Javonilo, R., Malabarba, L.R., Weitzman, S.H., *et al*. 2010. Relationships among major lineages of characid fishes (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), based on molecular sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution 54 (2): 498-511. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.026

14 - Mirande, J.M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. Neotropical Ichthyology 8(3):385-568. https://doi.org/10.1590/S1679-62252010000300001

15 - Quevedo, R. 2006. Estudo taxonômico e filogenético da subfamília Paragoniatinae Géry (Characiformes: Characidae). Porto Alegre, UFRGS. Dissertação de Mestrado em Biologia Animal.

16 - Azevedo, M. A. 2004. Análise comparada de caracteres reprodutivos em três linhagens de Characidae (Teleostei: Ostariophysi) com inseminação. Porto Alegre, UFRGS. Tese de Doutorado em Biologia Animal.

17 - Quagio-Grassiotto, I., Malabarba, L.R., Azevedo, M.A., *et al*. 2012. Unique derived features in spermiogenesis and sperm morphology supporting a close relationship between the species of *Hollandichthys* and *Rachoviscus* (Characiformes: Characidae). Copeia 2012 (4): 609-625. https://doi.org/10.1643/CG-11-171

18 - Sabino, J., Castro, R.M.C. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (Sudeste do Brasil). Revista Brasileira de Biologia 50 (1): 23-36.

19 - Vieira, K.B.L., Oliveira, C., Almeida-Toledo, L.F. 1988. Estudos citogenéticos em Tetragonopterinae: o cariótipo, heterocromatina constitutiva e regiões organizadoras de nucléolo de *Hollandichthys multifasciatus*. In: Simpósio de citogenética evolutiva e aplicada de peixes neotropicais, Maringá.

20 - Carvalho, M.L., Oliveira, C., Foresti, F. 2002. Cytogenetic analysis of five species of the subfamily Tetragonopterinae (Teleostei, Characiformes, Characidae). Caryologia 55 (3): 181-188. https://doi.org/10.1080/00087114.2002.10589275

21 - Soares, L.B., Paim, F.G., Ramos, L.P., *et al*. 2021. Molecular cytogenetic analysis and the establishment of a cell culture in the fish species *Hollandichthys multifasciatus* (Eigenmann & Norris, 1900) (Characiformes, Characidae). Genetic and Molecular Biology 44 (2): e20200260. https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2020-0260

22 - Balen, R.E., Noleto, R.B., Vicari, M.R., *et al*. 2013. Comparative citogenetic among populations of *Hollandichthys multifasciatus* (Teleostei: Characidae). Zoological Science 30: 105-109. https://doi.org/10.2108/zsj.30.105

23- Moreira-Filho, O., Bertollo, L.A.C. 1991. *Astyanax scabripinnis* (Pisces: Characidae): a species complex. Brazilian Jornal of Genetics, 14 (2): 331-357.

24 - Thomaz, A.T. 2010. Filogenia e filogeografia do gênero *Hollandichthys* Eigenmann, 1909 (Teleostei: Characidae). Porto Alegre, UFRGS. Dissertação de Mestrado em Biologia Animal.

25 - Thomaz, A.T., Malabarba, L.R., Bonatto, S.L., *et al*. 2015. Testing the effect of palaeodrainages *versus* habitat stability on genetic divergence in riverine systems: study of a Neotropical fish of the Brazilian coastal Atlantic Forest. Journal of Biogeography 42 (12): 2389-2401. https://doi.org/10.1111/jbi.12597

26 - Thomaz, A.T., Malabarba, L.R., Knowles, L.L. 2017. Genomic signatures of paleodrainages in a freshwater fish along the southeastern coast of Brazil: genetic structure reflects past riverine properties. Heredity 119: 287-294. https://doi.org/10.1038/hdy.2017.46

27 - Azevedo, M.A., Bertaco, V.A. 2016. Fishes from Parque Estadual de Itapeva, Rio Grande do Sul, Brazil. Check List 12 (4): 1-11. https://doi.org/10.15560/12.4.1950

28 - Carvalho, F.R., Jesus, G.C., Langeani, F. 2014. Redescription of *Hyphessobrycon flammeus* Myers, 1924 (Ostariophysi: Characidae), a threatened species from Brazil. Neotropical Ichthyology 12 (2): 247-256. https://doi.org/10.1590/1982-0224-20130197

29 - Oyakawa, O.T., Akama, A., Mautari, K.C., *et al*. 2006. Peixes de riachos da Mata Atlântica nas unidades de conservação do Vale do Rio Ribeira de Iguape no Estado de São Paulo. São Paulo, Editora Neotrópica. 201p.

30 - Fukakusa, C. K., Mazzoni, T. S., Malabarba, L. R. 2020. Zygoparity in Characidae – the first case of internal fertilization in the teleost cohort Otomorpha. Neotropical Ichthyology 18 (1) :e190042. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0042

31 - Oliveira, I.F. 2019. Aspectos reprodutivos do lambari-listrado *Hollandichthys multifasciatus* (Characiformes: Characidae) de riachos costeiros da Mata Atlântica, São Paulo, Brasil. Trabalho de conclusão de curso, UNESP.

32 - Vazzoler, A.E.A.M. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá, EDUEM.

33 - Abilhoa, V., Bornatowski, H., Otto, G. 2009. Temporal and ontogenetic variations in feeding habits of *Hollandichthys multifasciatus* (Teleostei: Characidae) in coastal Atlantic rainforest streams, southern Brazil. Neotropical Ichthyology 7 (3): 415-420. https://doi.org/10.1590/S1679-62252009005000001

34 - Silva, V. P. G. 2018. Simpatria entre duas espécies de peixes invertívoras de Bertioga, SP. Dissertação de Mestrado, UFSCar.

35 - International Union for Conservation of Nature (IUCN). Standards and petitions subcommittee. Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria. Version 14 [Internet]. Gland; 2019. Available from: https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines

36 - Reis, R.E., Lucena, Z.M.S., Lucena, C.A.S., *et al*. 2003. Peixes. In Fontana, C.S., Reis, R.E., Bencke, G.A. (eds.): Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Edipucrs.

37 - Ticiani, D., Keppeler Jr., R., Onghero Jr., O., *et al*. 2022. Ictiofauna da área de influência de condomínio industrial localizado em fragmento de Mata Atlântica, no litoral norte de Santa Catarina, Brasil. Acta Ambiental Catarinense 19 (1): 1-18. https://doi.org/10.24021/raac.v19i1.5500

38 - Bertaco, V.A., Ferrer, J., Carvalho, F.R., *et al*. 2016. Inventory of the freshwater fishes from a densely collected area in South America – a case study of the current knowledge of Neotropical fish diversity. Zootaxa 4138 (3): 401-440. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4138.3.1

39 - Jacobi, C. M. 2018. Representatividade de habitats aquáticos continentais e espécies de peixes ameaçadas em unidades de conservação do Rio Grande do Sul. Bacharel em Ciências Biológicas, UFRGS.

40 - Bertaco, V.A., Culau, C.N. 2018. Peixe da Vez - *Hollandichthys taramandahy* Bertaco & Malabarba, 2013. Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia, setembro de 2018 (127): 29.

41 - Bertaco, V.A., Azevedo, M.A. 2018. Type catalog from the fish collection of the Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Brazil. Zootaxa 4392 (1): 83-100. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4392.1.4

42 - Malabarba, L. R. & Bertaco, V. A. 2022. Characidae – Stethaprioninae. In: Malabarba, L. R. (ed). GUIA DIGITAL DE IDENTIFICAÇÃO DE PEIXES DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL. Disponível em: https://www.ufrgs.br/peixesrs/ordem-characiformes/characidae-stethaprioninae/. Acessado em 7 de janeiro de 2022.

43 - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE. 2020. Contas de ecossistemas: o uso da terra nos biomas brasileiros: 2000-2018 / IBGE, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Coordenação de Contas Nacionais, Número 73. Rio de Janeiro: IBGE.