



Os peixes híbridos e sua fragilidade reprodutiva

Hybrid fish and its reproductive fragility

Raimundo Bezerra da Costa¹, Maria Audália Marques de Carvalho¹, Ronaldo de Oliveira Sales², José Oriani de Farias¹

Resumo: Os híbridos se originam a partir de acasalamentos entre grupos populacionais de base genética distinta em uma, ou mais, característica hereditária, cuja variabilidade pode contribuir para a ocorrência dos tipos reprodutivos e interação ecológica dos mais diferentes habitats. Por isso, o entendimento dos mecanismos da hibridização torna-se um pré-requisito importante na identificação de mudanças genéticas específicas responsáveis pela caracterização de espécie e redução do *fitness* desses híbridos. Nesses descendentes híbridos, cujas populações cruzadas são geneticamente divergentes, têm-se evidenciado interações desfavoráveis dos genomas parentais proporcionados pela *introgressão* (transferência de material genético de uma espécie para outra via hibridização) documentada em animais e, principalmente, numa ampla variedade de plantas. Em peixes essas combinações tem resultado, algumas vezes, numa expressão produtiva vantajosa, como se observa em tilápias, com a obtenção de indivíduos somente do sexo masculino favorecendo manejo e crescimento, enquanto em outros nem tanto, como nos indivíduos ginogenéticos de *P. mesopotamicus*, que não deixam qualquer descendência F₂ híbrida. Quando as espécies progenitoras apresentam números diploides idênticos e os cromossomos são herdados de forma equitativa, esses descendentes híbridos geralmente são férteis. Na maioria destes tipos híbridos ocorre reprodução *sexuada*, com sua diversidade promovida por meio da recombinação meiótica; numa minoria, de unissexuais, ela é assexuada, sem que na herança da descendência ocorra qualquer modificação pela recombinação. Os genótipos recombinantes resultantes dessa hibridização, sem que sejam submetidos à seleção, tornam-se em média, conseqüentemente, constituídos de indivíduos menos adaptados que seus pais. Assim, a hibridização, face à sua complexidade, torna-se um fator crucial para se entender os sistemas da *heterose* e da *introgressão*, nas espécies progenitoras, bem como da evolução dos híbridos ao longo do tempo.

Palavras-chave: peixes; híbridos; ginogenéticos; fitness; introgressão.

Summary: The hybrids originate from matings between population groups of distinct genetic basis, for one or more inherited trait, whose variability may contribute to the occurrence of reproductive types and ecological interactions of more different habitats. Therefore, understanding the mechanisms of hybridization becomes an important prerequisite for the identification of specific genetic changes, which are responsible for the characterization of the species and for the reducing of the fitness of these hybrids. It has been show in offspring from crosses of genetically divergent populations unfavorable interactions of parental genomes of individuals provided by *introgressão* (transfer of genetic material from one species to another via hybridisation), documented in animals and especially in a wide variety of plants. In fish such combinations result is sometimes a favorable productive expression, as shown in tilapia, with the achievement of only male individuals, favoring management and growth, while in others not so much, such as gynogenetic *P. mesopotamicus*

individuals, which leave no progeny F₂ hybrid. When the diploid progenitor species have identical numbers and the chromosomes are inherited equally, these hybrids are usually fertile offspring. In most of these hybrid types occurs sexual reproduction, with its diversity promoted through meiotic recombination, while in a minority, unisexual, occurs asexual reproduction, without the occurrence of any modification by recombination on the offspring inheritance. This hybridization, leading to the production of the recombinant previously not subjected to selection, therefore, consists, on average, of individuals less adapted than their parents. Thus, hybridization, due to its complexity, becomes a crucial factor to understand heterosis and introgression systems, with respect to the parent species, as well as the development of hybrids over time.

Keywords: fish; hybrids; gynogenetic; fitness; introgression.

Autor para correspondência - * raibezcosta@hotmail.com

Recebido em 12.12.2013. Aceito em 20.12.2014

¹ Laboratório de Genética e Reprodução em Peixes Dulciaquícolas/FAVET/UECE

² Universidade Federal do Ceará - ronaldo.sales@ufc.br

<http://dx.doi.org/10.5935/1981-2965.20140142>

Introdução

Os híbridos se originam a partir de acasalamentos entre raças, tipos ou populações que apresentam base genética distinta para uma ou mais características hereditárias. Essa combinação pode resultar numa expressão produtiva favorável ou não, como se observa em tilápias cujo produto obtivo é favorável, ou em indivíduos ginogenéticos de *P. mesopotamicus* que não deixam qualquer descendência F₂ híbrida. Na maioria desses tipos ocorre reprodução *sexuada* com diversidade formada por meio de recombinação meiótica, enquanto numa minoria ela é assexuada sem que na herança da descendência ocorra qualquer modificação pela recombinação. Por isso o entendimento dos mecanismos da hibridização torna-

se importante por possibilitar a identificação de mudanças genéticas específicas, responsáveis pela caracterização de espécies diferentes, e o estudo da redução do *fitness* desses híbridos. Nos descendentes, de cruzamentos de populações geneticamente divergentes, têm-se evidenciado interações desfavoráveis dos genomas parentais causados pela *introgressão* (transferência de material genético de uma espécie para outra via hibridização), documentada em animais e, principalmente, numa ampla variedade de plantas. Por outro lado, a hibridização pode servir de fonte de variabilidade genética contribuindo para existência de diferentes formas de reprodução e na interação dos indivíduos em variados habitats. Isto

tudo ensaja a necessidade em se avaliar o desempenho dos híbridos numa concepção evolução ao longo do tempo.

Revisão de literatura

Como surgem os híbridos em peixes

O híbrido tem origem no acasalamento de indivíduos de duas populações, ou grupos populacionais, distintas com base em uma ou mais características hereditárias (DOWLING E SECOR, 1997). Seu estudo em plantas vem ocorrendo desde o século XVIII, quando Andrew Knight trabalhou com variedades de ervilhas para produção de híbridos melhores produtivos na agricultura, chegando a receber como prêmio a medalha Complay em 1806, posteriormente recebida também por Darwin (GASKING, 1959). De uma maneira didática as hibridizações podem ser agrupadas como: *intraespecífica*, quando os cruzamentos ocorrem entre indivíduos da mesma espécie, mas de tipos ou variedades diferentes, visando novas formas; *interespecífica*, quando ocorre entre espécies distintas dentro do mesmo gênero; e a *intergenérica*, entre espécies de gêneros diferentes como ocorre entre o tambaqui, *Colossoma macropomum*, e o pacu, *Piaractus mesopotamicus*. São frequentes as hibridizações entre espécies de peixes teleosteos, inclusive nos habitats

naturais (Salzburger *et al.* 2002; Meyer *et al.* 2006), chegando a apresentar comportamentos de acasalamentos muito elaborados. No entanto, observam-se alterações dos mecanismos meióticos desses híbridos (Lampert *et al.* 2007) como dificuldade no emparelhamento cromossômico (Forejt E Iványi, 1975) e a *introgressão genética*, há bastante tempo em plantas (Arnold, 1997), mas nos animais avaliada como um erro reprodutivo (MAYR, 1963; MALLETT, 2005). A hibridização sendo considerada como uma invasão do genoma por material genético diverso (processo denominado *introgressão*), isto é: “movimento de genes entre espécies, ou entre populações genéticas bem caracterizadas, mediados por retrocruzamentos” (AVISE, 1994; PEREIRA *et al.*, 2014). Nesse processo, dado o papel dominante da hibridização na origem dos vertebrados unissexuais (LAMPERT & SCHARTL, 2008), tem se verificado uma progênie F₁ estéril ou híbrida com grau de fertilidade reduzida. No entanto em estudo de DNA mitocondrial, de *Poeciliopsis monachalucida*, tem sido demonstrado um relativo sucesso reprodutivo em peixes híbridos (QUATTRO *et. al.*, 1991). Esse sucesso acontece de forma frequente em espécies de salamandras

(BOGART *et. al.*, 2007) e lagartos (WALKER *et. al.*, 2012). Os peixes unissexuais, incluídos nesse grupo dos híbridos, são formados a partir de duas ou mais espécies aparentadas e sexualmente reprodutivas. PANDIAN (2011) reconhece sete biótipos distintos, mas apresenta o complexo *Carassius auratus* (*C. auratus* complex) como exceção, com origem a partir de um mesmo tipo “racial”. Todos os outros seis tipos unissexuais são essencialmente híbridos interespecíficos. Contudo, a dependência do espermatozoide nos unissexuais pode ser um fator limitante e a inabilidade da fêmea, em atrair o macho, significa uma falha limitante ao sucesso evolutivo de um clone específico (KEEGAN-ROGERS & SCHULTZ, 1988).

Para CARVALHO *et al.* (2008) ocorrem hibridizações mais frequentemente entre as seguintes espécies nativas brasileira: Tambatinga (Tambaqui fêmea - *Colossoma macropomum* x Pirapitinga macho - *Piaractus brachypomus*), Tambacu (Tambaqui fêmea - *Colossoma macropomum* x Pacu macho - *Piaractus mesopotamicus*), Paqui (Pacu fêmea - *Piaractus mesopotamicus* x Tambaqui macho - *Colossoma macropomum*), Cachapira (Cachara

fêmea - *Pseudoplatystoma reticulatum* x Pirarara macho - *Phractocephalus hemiliopterus*), Cachapinta (Cachara fêmea - *Pseudoplatystoma reticulatum* x Pintado macho - *Pseudoplatystoma corruscans*), Pintachara (Pintado fêmea - *Pseudoplatystoma corruscans* x Cachara macho - *Pseudoplatystoma reticulatum*) e Piaupara (Piauçu fêmea - *Leporinus macrocephalus* x Piapara macho - *Leporinus elongatus*), que vem sendo aproveitadas pelos criadores em função da docilidade, pela facilidade na alimentação ou por apresentarem taxa de crescimento mais elevada.

Formas reprodutivas

Nas mais de 32000 espécies de peixes existentes (<http://www.fishbase.org/>) são observadas muitas diferentes formas de reprodução. Na grande maioria delas ocorre a reprodução *sexuada*, em que a meiose proporciona a condição de diversificação na característica transferida, por meio da recombinação. Enquanto numa minoria a reprodução é assexuada, dentro da perspectiva do ciclo de vida ou da genética. No contexto do ciclo de vida, ou celular, os organismos que se reproduzem assexuadamente não ciclaram entre níveis de ploidia. Por outro lado, na perspectiva genética a herança na descendência é proveniente do genoma

de um dos pais sem modificação pela recombinação (BENGTSSON, 2009; PIGNEUR *et. al.*, 2012). Uma via desse processo é percorrida por meio da reprodução denominada *ginogênese*, onde a fêmea produz óvulos diploides, sem redução na ploidia, mas havendo a necessidade do espermatozoide do macho para desencadear a embriogênese, resultando em descendentes fêmeas geneticamente idênticas à mãe. Não há a fusão do espermatozoide com o núcleo do ovócito, portanto sem a contribuição do material genético paterno para o embrião (Turner *et al.*, 1990); e, na outra, a *hibridogênese*, cujo ovócito diploide é reduzido a haploide pelo mecanismo da meiose. O genoma materno é transferido aos descendentes, sem alteração do seu conteúdo, e o material genético paterno indutor sendo substituído a cada geração (transferência genética hemiclinal, VRIJENHOEK *et al.* 1977). Essas formas assexuadas de reprodução, em peixes unissexuais, ocorrem exclusivamente numa forma “falsa” de partenogênese dependente do espermatozoide (*ginogênese*) ou na *hibridogênese*, que os obriga a uma associação ecológica íntima com as espécies sexuais progenitoras (Beukeboom, Vrijenhoek, 1998).

Mesmo com essa dinâmica reprodutiva diminuída, é aceitável que a assexualidade já tenha evoluído significativamente na árvore da vida eucariótica, entre os muitos grupos de indivíduos, com diferentes causas como origem dessas mudanças. Bengtsson (2009) argumenta não haver uma explicação unificada para sua evolução, sugerindo que cada caso deverá ser estudado separadamente como consequência de um processo Darwiniano, tendo propriedades específicas dependentes de fatores genéticos e ecológicos.

Fragilidade reprodutiva

Até recentemente a identificação de híbridos baseava-se nas características morfológicas, o que muitas vezes não retratava sua base genética efetiva. Isso levava, frequentemente, a uma superestimação da variação dentro e entre populações. Com essa concepção o fenótipo esperado correspondia a indivíduos intermediários aos pais, o que nem sempre estava condizente com a interpretação mais adequada para o caso, pois as expressões de características morfológicas nem sempre externavam um padrão suficiente para identificação do indivíduo avaliado: se era de primeira geração (F₁), de um retrocruzado ou se

era um híbrido de geração posterior. Os progressos científicos aconteceram na direção de uma melhor compreensão, de modo que atualmente o uso de marcadores molecular vem simplificando intensamente essa identificação e sua descrição nas populações hibridizadas (Allendorf *et al.*, 2001; Prado *et al.*, 2011); inclusive tais conhecimentos contribuindo na caracterização dos seus produtos derivados (SMITH *et al.*, 2008). A extensão da propagação dos peixes híbridos, produzidos em alguns programas artificiais de cultivo, com fertilidade desconhecida, torna-se importante porque processos introgressivos podem colocar em risco de extinção as espécies nativas parentais (RHYMER & SIMBERLOFF, 1996).

Esses híbridos também podem resultar em combinações cromossômicas alteradas a diferentes níveis, dependendo das espécies progenitoras: como pequenas alterações promovidas por rearranjos (Moses *et al.* 1979; Dollin *et al.* 1991) e anormalidades meióticas amplas, até mesmo as espécies tendo cariótipos muito similares, dando origem a uma nova composição genética com incompatibilidade funcional (FOREJT & IVÁNYI, 1975). Nos híbridos em que os cromossomos, provenientes dos

progenitores, são herdados de forma equitativa (Zhang & Tiersch, 1997) e nos casos em que essas espécies apresentam números diploides idênticos, esses descendentes geralmente são férteis (KRISHNAJA & REGE, 1979).

Numa análise cromossômica das espécies *P. mesopotamicus* e *C. macropomum*, e do híbrido “tambacu”, foi demonstrado uma constância no número diploide $2n=54$ cromossomos, com os cariótipos parentais apresentando uma morfologia muito similar. Ao ser efetuado o bandeamento-C ficou demonstrado, no entanto, que alguns pares cromossômicos apresentavam padrões diferentes na distribuição da heterocromatina das duas espécies, ressaltando uma caracterização citogenética clara dos híbridos, pois revelava uma diferença considerável na sua organização que dificultava o pareamento dos homólogos na meiose desses híbridos (ALMEIDA-TOLEDO *et al.* 1987, 1988). Com o intuito de esclarecer esses mecanismos, Bernardino *et al.* (1990) desenvolveram um experimento preliminar com machos “tambacu”, em que se verificou uma impossibilidade de fertilização de óvulos de *P. mesopotamicus* e de *C. macropomum*. Posteriormente, em um

segundo experimento, um macho “tambacu” fertilizou alguns óvulos de *P. mesopotamicus* resultando em 40 nascimentos, mas com a sobrevivência de somente dois deles. A análise citogenética, desses sobreviventes, demonstrou ser constituída de indivíduos ginogenéticos de *P. mesopotamicus* e não produziram qualquer descendência F₂ híbrida (almeida-toledo *et al.* 1996; Santos *et al.*, 2002), o que fortalecia a hipótese do “tambacu” ser estéril. Assim, ainda que o “tambacu” possa produzir espermatozoides fisiologicamente funcionais, eles não são geneticamente. Rodionova *et al.* (1996) encontraram uma divergência genética entre as espécies progenitoras, em estudo com o híbrido de *Poecilia* (*P. velifera* x *P. reticulatus*), o que impedia a ocorrência de rearranjos cromossômicos de grandes amplitudes. Esse não pareamento observado devia-se às diferenças existentes nos mecanismos espécie-específico controladores da prófase meiótica, ao invés de uma divergência cromossômica.

No entanto, Forejt & Iványi (1975), estudando camundongos híbridos, sugeriram que a esterilidade observada, a partir de pequenas diferenças cromossômicas, podia resultar da ausência de compatibilidade

genética entre as linhagens parentais. Em outros estudos, com híbridos estéreis de espécies mamíferas (Groop *et al.* 1982; Rong *et al.* 1985; Ryder *et al.* 1985), ficaram constatados que os indivíduos apresentavam pequenas diferenças cromossômicas conforme observara RODIONOVA *et al.* (1996).

Esses resultados observados sugerem a limitação da propagação reprodutiva em muitos híbridos obtidos, no entanto, ainda traz preocupação quando esses indivíduos são férteis porque podem levar a resultados danosos e com consequências desconhecidas.

Considerando um outro aspecto, burke & Arnold (2001) levantam o papel controverso da epistasia na evolução adaptativa em função da possibilidade da fixação de novos alelos para qualquer uma das linhagens parentais, sem considerar a compatibilidade entre os tipos já existentes. Essa hibridização pode levar a produção de grande número de genótipos recombinantes que antes não tinham sido submetidos à seleção e, conseqüentemente, na média, são menos adaptados que seus pais.

De modo que duas subpopulações genéticas obtidas, quando inter cruzadas, levavam a

produção de descendentes com níveis de viabilidade e/ou fertilidade reduzidos.

O foco, nesse modelo, recai sobre interações negativas entre uma ou mais regiões diferentes do genoma nuclear e, inclusive, com alguns componentes do citoplasma podendo ter um papel importante na incompatibilidade do híbrido.

Resultados e Discussão

O esperado é que a maioria dos híbridos não apresente qualquer forma de propagação reprodutiva (Mayr, 1963), por ser estéril, e com isso prestando-se exclusivamente para realçar a combinação genética desejada através do desempenho produtivo, como: ganho de peso mais rápido, obtenção de monossexos sem a utilização de hormônios, indivíduos mais dóceis e mais resistentes a patógenos e as variações nas condições ambientais como salinidade, temperatura, etc. por apresentar variabilidade ampla. No entanto são observadas diferentes formas de expressão e da propagação ou não do material genético.

Segundo Carvalho *et al.* (2008) no Brasil alguns híbridos vêm sendo cultivados em pisciculturas no lugar das espécies puras, como se observa em relação a *Pseudoplatystoma corruscans*

(surubim) e *P. reticulatum* (cachara): o cachapinta (cruzamento de fêmea de cachara com macho de pintado) e o pintachara (cruzamento de fêmea de pintado com macho de cachara) que já vêm sendo encontrados na natureza (no rio Paraná), mas dados do seu desempenho ainda é pouco substancial. Pouco se conhece acerca dos híbridos produzidos pelo cruzamento entre *L. macrocephalus* e *L. elongatus* quanto à fertilidade e sua viabilidade em retrocruzamentos. Sua existência nos rios, em função da similaridade morfológica com as espécies parentais, e escassez de marcadores genéticos para identificação (Hashimoto *et al.*, 2010) podem trazer danos irreparáveis às espécies parentais.

No peixe híbrido, resultante do acasalamento entre as espécies de peixes *Tambaqui* (*Colossoma macropomum*) com *Pirapitinga* (*Piaractus brachypomum*) denominado Tambatinga, foi estudado seu crescimento em relação à *pirapitinga* e ao *tambaqui* (PAULA, 2009). Esse híbrido quando comparado com a *pirapitinga* demonstrou que tanto o consumo como a conversão alimentar eram menores, mas ambos os tipos não diferiam do *tambaqui*. No entanto a *pirapitinga* mostrou maior rendimento de filé, enquanto o *tambaqui* apresentou

melhor desempenho produtivo, elevado rendimento quando eviscerado e, conseqüentemente, lucratividade superior. Nos cruzamentos do tambaqui (*Colossoma macropomum*) com pacu (*Piaractus mesopotamicus*), na idade de 140 dias, ao se considerar as duas espécies ora como paterna ora como materna, os acasalamentos de macho pacu com fêmeas *tambaquis* resultaram em descendentes mais pesados; mesmo assim, os juvenis *tambaquis* ainda apresentavam conformação corporal superior, indicando maior eficiência na apreensão e no aproveitamento de alimento e, conseqüentemente, maior desenvolvimento (REIS NETO, 2007). Com as tilápias, cruzamento da linhagem macho Zanzibar (*Oreochromis hornorum*) com fêmea do Nilo (*O. niloticus*) resultaram em proles 100% do sexo masculino. Os híbridos obtidos dessa forma oferecem ao piscicultor as vantagens de um crescimento e ganho de peso mais rápidos, aumento da resistência a doenças, melhor rendimento de carne e maior eficiência na conversão-alimentar (LOPES, 2014).

Quanto aos unissexuais, dado o papel dominante da hibridização interespecífica ou intergenérica na sua origem (Lampert & Scharl, 2008), normalmente a progênie F₁ é estéril ou

com grau de fertilidade reduzido, como observado por Rodionova *et al.* (1996) nos híbridos de *Poecilia* (*P. velifera* x *P. reticulatus*) e do *tambacu*, *Piaractus mesopotamicus* x *Colossoma macropomum* (Santos *et al.*, 2002), que apresentaram divergência genética entre as espécies progenitoras, impedindo a ocorrência de rearranjos cromossômicos de grandes amplitudes. Por outro lado, Pandian (2011) relata casos de unissexualidade envolvendo a *Poecilia formosa*, cuja indução espermiática era promovida pela *P. mexicana*, deixando somente descendentes 2n do sexo feminino.

No entanto para que uma nova linhagem de unissexuais se estabeleça faz-se necessário que diferenças genéticas, entre as entidades em hibridização, sejam suficientes para interromper os processos recombinantes durante a meiose sem que, no entanto, inviabilize a sobrevivência, a fecundidade e outras características que afetam a adaptação (*fitness*) dos híbridos (MORITZ *et al.*, 1989).

Conclusão

Houve um tempo em que os híbridos eram considerados uma aberração reprodutiva de baixa sobrevivência (MAYR, 1963; MALLETT, 2005). Mas nos últimos anos o interesse sobre o conhecimento desses

animais e o impacto sobre os processos evolutivos. Mas nos últimos anos o interesse sobre o conhecimento desses animais e o impacto sobre os processos evolutivos vêm crescendo de importância intensamente (SEEHAUSEN, 2004; MALLET, 2005). Isto porque o acasalamento entre duas espécies, produzindo descendentes híbridos, pode trazer benefícios importantes para o produtor, como acontece com alguns tipos de tilápias que deixam somente indivíduos estéreis do sexo masculino, facilitando o manejo e apresentando um maior desempenho no crescimento (LOPES, 2014). Contudo, apesar dos híbridos expressarem características desejáveis, eles também podem apresentar outras que são deletérias, como se verifica naqueles indivíduos férteis que são semelhantes às espécies progenitoras (CARVALHO *et al.*, 2008).

A reprodução desses híbridos pode colocar estas espécies em risco pela possibilidade da ocorrência de uma miscigenação generalizada, com consequências desconhecidas (BURKE & ARNOLD, 2001). Quanto aos híbridos unissexuais, que eram considerados com tempo de evolução reduzido e caminhando para extinção, vem adquirindo novos alentos por terem sido encontradas populações bem

sucedidas quanto à distribuição geográfica e ao número de indivíduos. Isto demonstrando uma escala de tempo evolutivo muito superior ao esperado, o que contraria os modelos teóricos existentes (QUATTRO *et al.* 1992; SCHARTL *et al.* 1995b; KEARNEY *et al.* 2006).

Assim, o desenvolvimento da hibridização, face à sua complexidade, torna-se um fator crucial para o entendimento dos sistemas da *heterose* e da *introgressão* quanto às espécies progenitores, bem como da evolução dos híbridos ao longo do tempo.

Agradecimento

Pelo suporte financeiro proporcionado pelo CNPq, MPA, MCTI, MDA, MEC e MAPA, conforme Edital 81/2013.

Referências Bibliográficas

- ALLENDORF, F.W., LEARY, R.F., SPRUELL, P., WENBURG, J.K. TRENDS in Ecology & Evolution, 16: 613-622, 2001.
- ALMEIDA-TOLEDO, L.F., FORESTI, F., TOLEDO FILHO, S.A., BERNARDINO G., FERRARI, W., ALCANTARA, R.C.G. *Cytogenetic studies of Colossoma mitrei, Colossoma macropomum and their interespecific*

- hybrid. In: K. Tiews, (Ed.) Proc. World Symposium on “Selection, Hybridization, and Genetic Engineering in Aquaculture”, vol. 1, pp. 189-195. Bordeaux, FAO, 1987.
- ALMEIDA-TOLEDO, L.F., FORESTI, F., RAMOS, S.M., ORMANEZI, R., CAROLSFELD, V.J.S., TOLEDOFILHO, S.A. *Estudos citogenéticos de híbridos entre fêmeas de pacu (Piaractus mesopotamicus) e machos de tambaqui (Colossoma macropomum)*. **B. Téc. CEPTA**, 1: 11-17, 1988.
- ALMEIDA-TOLEDO, L.F., BERNARDINO, G., OLIVEIRA, C., FORESTI F., TOLEDO-FILHO S.A. *Gynogenetic fish produced by a backcross involving a male hybrid (female Colossoma macropomum x male Piaractus mesopotamicus) and a female Piaractus mesopotamicus*. **B. Téc. CEPTA**, 9: 11-17, 1996.
- ARNOLD, M.L. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, 1997.
- AVISE, J.C. *Molecular markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York., 1994.
- BERNARDINO, G., ALCÂNTARA, R.C.G., RAMOS, S.M., SENHORINI, J.A. *Nota sobre o híbrido tambacutambaqui, Colossoma macropomum (Cuvier, 1818) fêmea x pacu, Piaractus mesopotamicus (Holmberg, 1887) macho*. In: “Proceedings of the IV Simpósio Brasileiro de Aqüicultura”, pp. 58, Maceió, Brazil, 1990.
- BENGTSSON, B.O. Asex and evolution: a very large-scale overview. In: SCHÖN, I., MARTENS, K., van DIJK, P., (eds). *Lost Sex*. Springer Publications: Berlin, pp 1–19, 2009.
- BEUKEBOOM, L. W., VRIJENHOEK, R. C. Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis. **J. Evol. Biol.**, 11, 755–782, 1998.

- BOGART, J.P., BI, K., FU, J., NOBLE, D.W.A., NIEDZWIECKI, J. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes. **Genome** 50, 119–136, 2007.
- BURKE, J.M., ARNOLD, M.L. GENETICS AND THE FITNESS OF HYBRIDS. **Annu. Rev. Genet.**, 35: 31–52, 2001.
- CARVALHO, D.C., SEERIG, A., MELO, D.C., SOUSA, A.B., PIMENTA, D., OLIVEIRA, D.A.A. Identificação molecular de peixes: o caso do Surubim (*Pseudoplatystoma* spp.). *Molecular Identification of Fishes: the case of Surubim (Pseudoplatystoma spp.)*. **Rev Bras Reprod Anim**, 32: 215-219, 2008.
- DOLLIN, A.E., MURRAY, J.D., GILLIES, C.B. Synaptonemal complex analysis of hybrid cattle. III. Meiotic pairing mechanisms in F1 Brahman x Hereford hybrids. **Genome**, 34: 228-235, 1991.
- DOWLING, T.E., SECOR, C.L. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. **Ann. Rev. Ecol. Syst**, 28: 593–619, 1997.
- FOREJT, J., IVÁNYI, P. *Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (Mus musculus L.)*. **Genet. Res.**, 24: 189-206, 1975.
- GASKING, E.B. Why was Mendel's work ignored? **Journal of the History of Ideas**, 20: 60-84, 1959.
- GROOP A., TETTENBORN U., VON LEHMANN E. Chromosomenvariation vom Robertson's chen typus bei der Tabakmaus, *M. poschiavinus*, und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus. **Cytogenetics**, 9: 9-23, 1982.
- HASHIMOTO, D.T., MENDONÇA, F.F., SENHORINI, J.A., BORTOLOZZI, J., OLIVEIRA, C., FORESTI, F., PORTO-FORESTI, F. Identification of hybrids between Neotropical fish *Leporinus macrocephalus* and *Leporinus elongatus*

- by PCR–RFLP and multiplex-PCR: tools for genetic monitoring in aquaculture. **Aquaculture**, 298: 346–349, 2010.
<http://www.fishbase.org/>, busca realizada em 27/10/2014.
- KEARNEY, M., BLACKET, M. J., STRASBURG, J. L., MORITZ, C. Waves of parthenogenesis in the desert: evidence of the parallel loss of sex in a grasshopper and a gecko from Australia. **Mol. Ecol.**, 15: 1743–1748, 2006.
- KEEGAN-ROGERS, V., SCHULTZ, R. J. SEXUAL SELECTION AMONG CLONES OF UNISEXUAL FISH (POECILOPSIS : POECILIDAE): GENETIC FACTORS AND RARE-FEMALE ADVANTAGE. **The American Naturalist**, 132: 846-868, 1988.
- KRISHNAJA A.P., REGE M.S. Genetic studies on two species of the Indian carp *Labeo* and their fertile F1 and F2 hybrids. **Indian J. Exp.Biol.**, 17: 253-257, 1979.
- LAMPERT, K. P., LAMATSCH, D. K., FISCHER, P., EPPLEN, J. T., NANDA, I., SCHMID, M., SCHARTL, M. Automictic reproduction in interspecific hybrids of poeciliid fish. **Curr. Biol.** 17, 1948–1953, 2007.
- LAMPERT, K.P., SCHARTL, M. The origin and evolution of a unisexual hybrid: *Poecilia formosa*. **Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, 363: 2901–2909, 2008.
- LOPES, J.P. Tilápia: o Vigor do Híbrido. <http://www.panoramadaaquicultura.com.br/paginas/Revistas/52/TILAPIA.asp>.
Busca realizada em 05/09/2014.
- MALLET, J. Hybridization as an invasion of the Genome. **TRENDS in Ecology and Evolution**, 20: 229-237, 2005.
- MEYER, M. M., SALZBURGER, W., SCHARTL, M. Hybrid origin of a swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. **Mol. Ecol.**, 15: 721–730, 2006.

- MAYR, E. The breakdown of isolating mechanisms (hybridisation). In: Mayr, E. (Ed.), *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA, pp. 110–135, 1963.
- MOSES M.J., KARATSISS P.A. and HAMILTON A.E. Synaptonemal complex analysis of heteromorphic trivalent in Lemur hybrids. **Genetica**, 70: 141-160, 1979.
- MORITZ, C. C., WRIGHT, J. W., BROWN, W. M. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). III. *C. uelox* and *C. exsanguis*. **Evolution**, 43: 958-968, 1989.
- PAULA, F.G. DESEMPENHO DO TAMBAQUI (*Colossoma macropomum*), DA PIRAPITINGA (*Piaractus brachypomum*), E DO HÍBRIDO TAMBATINGA (*C. macropomum* x *P. brachypomum*) MANTIDOS EM VIVEIROS FERTILIZADOS NA FASE DE ENGORDA. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás, Escola de Veterinária, 2009.
- PEREIRA, C.S.A., ABOIM, M.A., RÁB, P., COLLARES-PEREIRA, M.J. Introgressive hybridization as a promoter of genome reshuffling in natural homoploid fish hybrids (Cyprinidae, Leuciscinae). **Heredity**, 112: 343-350, 2014.
- PANDIAN, T.J. Sexuality in Fishes. CRC Press. Taylor & Francis Group, New York, UK. 2011. 189p. ISBN 978-1-57808-685-6 – www.crcpress.com
- PIGNEUR, L.M., HEDTKE, S.M., ETOUNDI, E., VAN DONINCK, K. Androgenesis: a review through the study of the selfish shellfish *Corbicula* spp. **Heredity**, 108: 581–591, 2012.
- PRADO, F.D., HASHIMOTO, D.T., MENDONÇA, F.F., SENHORINI, J. A., FORESTI, F., PORTO-FORESTI, F. Molecular identification of hybrids between Neotropical catfish species *Pseudoplatystoma corruscans* and

- Pseudoplatystoma reticulatum. **Aquaculture Research**, 42: 1890-1894, 2011.
- QUATTRO, J.M., AVISE, J.C., VRIJENHOEK, R.C. Molecular evidence for multiple origins of hybridogenetic fish clones (Poeciliidae: Poeciliopsis). **Genetics**, 127: 391–398, 1991.
- REIS NETO, R.V. Avaliações morfológicas de juvenis de pacu (*Piaractus mesopotamicus*), tambaqui (*Colossoma macropomum*) e seus híbridos. 2007. 63p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- RHYMER, J.M., SIMBERLOFF, D. Extinction by hybridization and introgression. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, 27: 83-109, 1996.
- RODIONOVA, M.I., NIKITIN, S.V., BORODIN, P.M. Synaptonemal complex analysis of interspecific hybrids of Poecilia (Teleostei, Poeciliidae). **Rev. Brasil. Genet.**, 19: 231-235, 1996.
- RONG, R., YANG, X., CAI, H., WEI, J. Fertile mule in China and her unusual foal. **J. Royal Soc. Med.**, 78: 821-825, 1985.
- RYDER A.O., CHEMNICK L.G., BOWLING A.T., BENIRSCHKE K. Male mule foal qualifies as the offspring of a female mule and jack donkey. **J. Hered.**, 76: 379-381, 1985.
- SALZBURGER, W., BARIC, S., STURMBAUER, C. Speciation via introgressive hybridization in East African cichlids? **Mol. Ecol.** 11, 619–625, 2002.
- SANTOS, V.H., FORESTI, F., OLIVEIRA, C., ALMEIDA-TOLEDO, L.F., TOLEDO-FILHO, S.A., BERNARDINO. Synaptonemal complex analysis in the fish species *Piaractus mesopotamicus* and *Colossoma macropomum*, and in their interspecific hybrid. **Caryologia: International Journal of Cytology**,

- Cytosystematics and Cytogenetics**, 55: 73-79, 2002.
- SCHARTL, M., WILDE, B., SCHLUPP, I., PARZEFALL, J. Evolutionary origin of a parthenoform, the Amazon molly *Poecilia formosa*, on the basis of a molecular genealogy. *Evolution* 49, 827–835, 1995.
- SEEHAUSEN, O. Hybridization and adaptive radiation. **Trends Ecol. Evol.**, 19: 198–207, 2004.
- SMITH, P.J., MCVEAGH, S.M., STEINKE, D. DNA barcoding for the identification of smoked fish products. **J Fish Biol**, 72: 464-471, 2008.
- TURNER, B.J., ELDER, J.F., LAUGHLIN, T.F., DAVIS, W.P. Genetic variation in clonal vertebrates detected by simple sequence DNA fingerprinting. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, 87: 5653–5657, 1990.
- VRIJENHOEK, R.C., ANGUS, R.A., SCHULTZ, R.J. Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. **Evolution**, 31: 767–781, 1977.
- WALKER, J.M., TAYLOR, H.L., MANNING, G.J., CORDES, J.E., MONTGOMERY, C.E., LIVO, L.J., KEEFER, S., LOEFFLER, C. MICHELLE’S LIZARD: IDENTITY, RELATIONSHIPS, AND ECOLOGICAL STATUS OF AN ARRAY OF PARTHENOGENETIC LIZARDS (GENUS *ASPIDOSCELIS*: SQUAMATA: TEIIDAE) IN COLORADO, USA. **Herpetological Conservation and Biology**, 7: 227–248, 2012.
- ZHANG, Q., TIERSCH, T.R. Chromosomal inheritance patterns of intergeneric hybrids of ictalurid catfishes: odd diploid numbers with equal parental contributions. **J. Fish Biol.**, 51: 1073-1078, 1997.