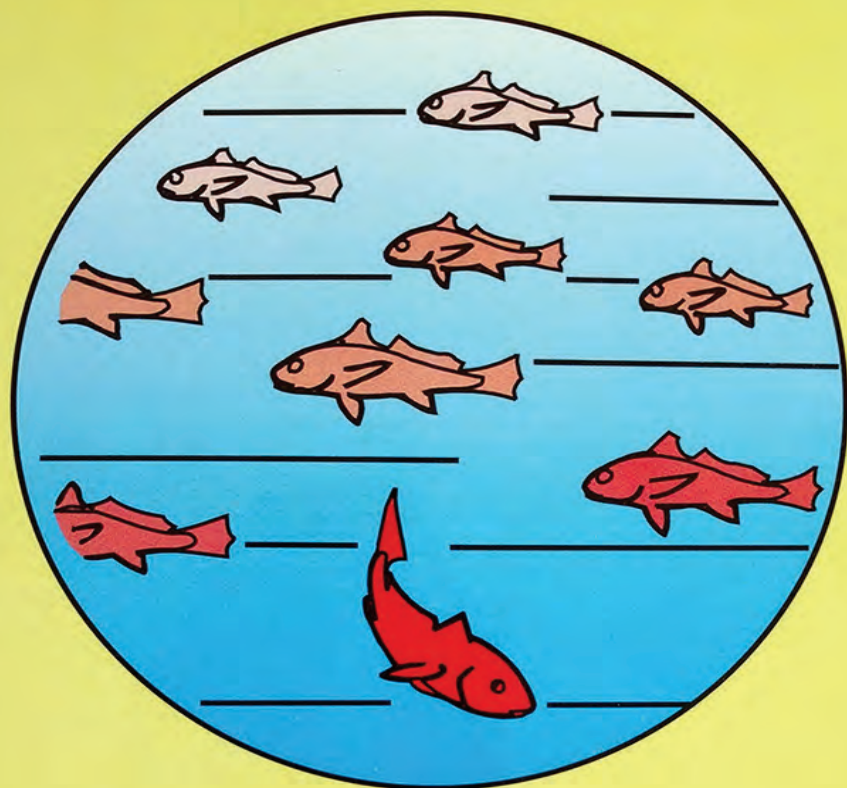


Anna Emília A. de M. Vazzoler



**BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO
DE PEIXES TELEÓSTEOS:
TEORIA E PRÁTICA**



Nupelia

**BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DE
PEIXES TELEÓSTEOS:
TEORIA E PRÁTICA**



Editora da Universidade Estadual de Maringá

Reitor: *Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza*
Vice-Reitor: *Prof^a M.Sc. Neuza Altoé*

CONSELHO EDITORIAL:

Presidente: *Prof. Dr. Erivelto Goulart.* **Coordenadora Editorial:** *Prof^a Dr^a Maria Suely Pagliarini.* **Membros:** *Prof. M.Sc. Osmar Gaspareto, Prof^a Dr^a Sílvia Inês Coneglian C. Vasconcelos, Prof^a Dr^a Maria de Fátima Garcia, Prof. Dr. Elpídio Serra, Prof. Dr. Álvaro José Periotto, Prof. Dr. Carlos Kemmelmeier, Prof. Dr. Ismar Sebastião Moscheta, Prof. Dr. Luiz Roberto Evangelista, Prof. Thomas Bonnici, Prof^a Dr^a Zélia Leonel.* **Secretária:** *Maria José de Melo Vandresen.* **Revisão Textual:** *Prof. Dr. Silvestre Rudolfo Böing, Prof^a Márcia Lorca Ventura, Prof. Antonio Augusto de Assis, Prof. M.Sc. Leonildo Carnevalli, Prof. José Hiran Sallée, Prof^a M.Sc. Edna Castilho Peres, Prof^a Dr^a Marilurdes Zanini, Prof^a Deonizia Zimovski Germani.*

Anna Emília A. de M. Vazzoler

Professora Doutora Aposentada do Instituto Oceanográfico/Unversidade de São Paulo
Pesquisadora Associada do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico/
Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura/Universidade Estadual de Maringá

**BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DE
PEIXES TELEÓSTEOS:
TEORIA E PRÁTICA**



Nupelia

Maringá-PR
1996

FICHA TÉCNICA

Editoração Eletrônica:

. *Marcos Kazuyoshi Sassaka*

Capa:**Criação:**

. *A.E.A. de M. Vazzoler*

Tiragem:

. *2000 exemplares*

Arte Final:

. *Marcos Kazuyoshi Sassaka*

FICHA CATALOGRÁFICA

Vazzoler, Anna Emília Amato de Moraes, 1936 -

W359b Biologia da reprodução de peixes teleósteos : teoria e prática / Anna Emília Amato de Moraes Vazzoler; Apresentação de Paulo de Tarso da Cunha Chaves -- Maringá : EDUEM ; São Paulo : SBI, 1996.
169 p. : il.

Co-edição com : CNPq e Nupelia (UEM).
ISBN : 85-85545-16-X

1. Peixes teleósteos - Biologia da reprodução - Teoria e prática.
2. Peixes teleósteos - Reprodução - Teoria e prática. I. Chaves, Paulo de Tarso da Cunha, apresent.

CDD 20. ed. 597.50416

Ficha catalográfica preparada pela bibliotecária Maria Salette Ribelatto Arita (CRB-9/858)

Copyright ©1996 by Anna Emília A. de M. Vazzoler
Todos os direitos reservados. Proibida a reprodução, mesmo parcial, por qualquer processo mecânico, eletrônico, reprográfico etc.,
sem a autorização por escrito, da autora.

**Endereço para correspondência:**

EDUEM - Editora da Universidade Estadual de Maringá
Universidade Estadual de Maringá / Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Av. Colombo, 5790 / 87020-900 - Maringá-Paraná-Brasil
Fone: (044) 226-2727 - R. 253 - Fax: (044) 223-2676
E-mail: PPG@BRFUEM.BITNET

A edição desta obra contou com o apoio de:



EDUEM

Editora da Universidade Estadual de Maringá



SOCIEDADE BRASILEIRA DE ICTIOLOGIA



CNPq

**Conselho Nacional de Desenvolvimento
Científico e Tecnológico**

Nupelia

Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura

In memoriam

Ao Gelso , meu esposo, e ao Sérgio, meu filho

*Ao Eduardo, meu filho, e à Andréa, Arthur,
Bruno e Raphael, meus netos*

À Maria José, minha irmã

À ELZA (1945-1980)

AO GELSO (1929-1987)

AO SÉRGIO (1964-1993)

Eles sabem por quê.

Onde estão os nossos sonhos,
Onde estão as nossas lidas,
Onde estão as nossas lutas
Por esperanças queridas?

Após dias de tristeza,
Após dias de euforia,
Após noites não dormidas
De trabalho e alegria.

Após meses, após anos,
Após tantos desenganos
Sofridos e suportados,
Vencidos e superados,

Nos momentos em que esses sonhos
Se tornavam realidade,
Deus julgou de bom arbítrio
Transformá-los em saudade.

A saudade é tão enorme, tão constante e persistente,
Que perdi todo entusiasmo que existia antigamente.
Perdi metas e caminhos, anseios e meu alento.
Não consigo mais lutar contra nossos moinhos de vento.

Mesmo assim eu continuo a palmilhar esta trilha,
Na busca, talvez, da paz daquela estrela que brilha
No insondável infinito, intrigando nossa mente.
Será lá onde estaremos juntos novamente?

Primavera de 1995

AGRADECIMENTOS

Talvez, a parte mais difícil seja agradecer a todos aqueles que, no horizonte que abrange uma vida, tiveram papel decisivo para que este livro chegasse a ser escrito. Devo agradecer a muitas pessoas, cada qual representando uma peça importante na minha vida:

A meus pais, João e Aurora de Moraes Bueno, e a meus avós maternos, Caetano e Emília Amato, que foram a mola propulsora de meus estudos e os lapidadores de meus ideais;

Aos três homens de minha vida — Gelso, meu companheiro querido de todas as horas, que me conduziu para a Ictiologia, e que foi constante fonte de incentivo; Eduardo e Sérgio, meus filhos adorados que, sem cobranças, doaram horas e horas de nosso convívio para que esta jornada não fosse interrompida;

Aos meus netos, Andréa, Arthur, Bruno e Raphael, por terem vindo encantar minha vida e, repetindo o ciclo da natureza, doarem novas horas de convivência (agora mais controladas!);

Aos meus orientados — Drs. Alfredo Martins Paiva Filho, Ayda Vera Alcântara, Bárbara Hoverter Facchini, Carlos Alberto Rego Monteiro de Araújo Lima, Carmen Lúcia Del Bianco Rossi-Wongtschowski, Elza Matta Zaneti-Prado, Emiko Kawakami de Resende, Francisco Manoel de Souza Braga, Hana Suzuki, June Ferraz Dias, Lucy Satiko Hashimoto Soares, Massuka Yamane Narahara, Paulo Armando Moralles do Nascimento, Paulo de Tarso da Cunha Chaves, Roberto Goitein, Sidinéia Aparecida Amadio, Vicente Gomes, Victória Judith Isaac-Nahum, Ms.Sc. Anadélia Toscano Bellini, Cleide Schmidt Romeiro Mainardes Pinto, Elizabeth Lima Mendes Leão, Eloci Peres Rios, Gastão Cesar Cyrino Bastos, Maria de Los Angeles Perez Lizama, Paulo Inada e Especialista Elaine Fender de Almeida Talmelli — que compartilharam comigo esta trilha, sendo reponsáveis, direta ou indiretamente, por boa parte dos conhecimentos contidos neste livro que, assim, torna-se nosso. Eles são minha maior contribuição, e tenho orgulho disso;

A meus estagiários, bolsistas, alunos e colaboradores, sem os quais muita coisa não teria sido realizada, devendo ser lembradas, de modo

especial, as Bachs. Whilar Malgor Pardo Demasi, Márcia Regina Gasparro, Dirce de Paula e Souza Mendes, Ane Sagulla, as Dras. Suzana Anita Saccardo e Patrícia Tereza Cunningham e a Srta. Zilah de Arruda Novaes;

Ao Prof. Dr. Naércio Aquino Menezes, do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências e do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, que leu o primeiro manuscrito da parte teórica e deu contribuição inestimável para a reestruturação de seu conteúdo e pela última revisão do manuscrito final;

Ao Prof. Dr. Paulo de Tarso da Cunha Chaves, pela leitura do segundo manuscrito e por seus comentários, que constituíram o impulso para que este livro fosse concluído (ele não sabe isso!), e pela análise do manuscrito final;

À Dra. June Ferraz Dias, do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, pela revisão minuciosa do manuscrito final e por suas sugestões extremamente pertinentes e criteriosas;

Ao Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho, do Departamento de Biologia e do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, à Dra. Suzana A. Saccardo, do IBAMA/São Paulo, e ao Dr. Luiz Alberto Zavala-Camin, da Divisão de Pesca Marítima do Instituto de Pesca/São Paulo, pela leitura crítica do manuscrito final e por suas sugestões;

À M.Sc. Vera Lúcia Lescano de Almeida, pela amizade constante e pela leitura paciente, revisão e sugestões das várias formas do manuscrito, e pelo apoio e companheirismo durante a arrancada final desta empreitada.

Ao Prof. José Hiran Sallée, do Departamento de Letras, Centro de Ciências Humanas, Letras e Artes da Universidade Estadual de Maringá, pela presteza e critério com que realizou a revisão lingüística do manuscrito final.

Ao Jaime Luis Lopes Pereira, desenhista do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura do Centro de Ciências Biológicas da

Universidade Estadual de Maringá, pela elaboração de parte das ilustrações deste livro.

Não posso deixar de agradecer, mesmo que não nominalmente, a meus mestres da Seção de História Natural da saudosa Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo que, além de desempenharem suas funções de professores e pesquisadores, ainda achavam tempo para nos transmitir experiências de vida e formação profissional.

De modo especial, devo agradecer à Dra. Marta Vannucci, pessoa ímpar e muito querida, ex-Diretora do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, meu berço, e ao Dr. Paulo Emílio Vanzolini, meu orientador, fontes de conhecimento e exemplos de dedicação ao trabalho e de conduta ética. Foi um privilégio ter privado de seu convívio.

Devo agradecer, acima de tudo, a Deus, que permitiu que as realizações e alegrias sobrepujassem as frustrações e tristezas, fazendo com que esta jornada tenha sido compensadora e gratificante.

*Anna Emília A. de M. Vazzoler
Maringá, setembro de 1995.*

ÍNDICE

Agradecimentos.....	xi
Prefácio	xvi
Apresentação.....	xix

PARTE I - TEORIA

Introdução	3
Estratégias e táticas reprodutivas	4
Estratégias de ciclo de vida	8
Mecanismos reprodutivos	14
Modos reprodutivos	15
Proporção sexual	31
Fases de desenvolvimento ovocitário.....	32
Tipo de desova	43
Desenvolvimento ovariano.....	48
Comprimento médio (e idade) de primeira maturação gonadal.....	58
Índices gonadais	61
Fator de condição	68
Períodos e áreas de reprodução	71
Fecundidade e diâmetro dos ovócitos maduros.....	77
Um estudo de caso: estratégias reprodutivas da comunidade de teleósteos do alto rio Paraná.....	81

PARTE II - PRÁTICA

Considerações preliminares.....	101
Métodos de conservação de gônadas.....	105
Técnica geral de preparação de cortes histológicos.....	107
Reconhecimento do sexo e escala de maturidade.....	111
Proporção sexual	114

Estimativa do comprimento (ou idade) médio de início de primeira maturação.....	117
Determinação do período reprodutivo.....	121
Variação temporal da frequência de estádios de maturidade.....	122
Variação temporal da relação gonadossomática (RGS)	125
Fator de condição	129
Determinação da área de desova	133
Tipo de desova	137
Fecundidade	142
Número de ovócitos maduros que seriam eliminados	142
I - Método estereométrico.....	142
II - Método volumétrico.....	145
III - Método gravimétrico.....	147
IV - Método de contagem de ovócitos hidratados	147
Número de vezes que ocorre desova dentro de um período reprodutivo	148
Fecundidade relativa	149
Avaliação da intensidade reprodutiva de comunidades ictílicas.....	152
Avaliação da intensidade reprodutiva	153
Estimativa do Índice de Atividade Reprodutiva (IAR)	161
Referências Bibliográficas	163

PREFÁCIO

Este livro não pretende cobrir todo o conhecimento sobre a biologia reprodutiva dos teleósteos, o que seria tarefa para uma equipe de especialistas. É dirigido a alunos de bacharelado e pós-graduação que pretendam introduzir-se no tema e, acima de tudo, foi preparado para funcionar como um "livro para ser usado sem mestre", em particular para aqueles jovens pesquisadores que se encontram atuando nos locais mais afastados do País, longe dos grandes centros, onde a consulta bibliográfica é bastante dificultada. Durante minha carreira tive contato com vários desses pesquisadores e aprendi a respeitá-los e admirá-los pelo seu espírito desbravador. Muitos deles integram os chamados "Grupos Emergentes", que impulsionam a pesquisa ictiológica, gerando uma massa considerável de conhecimentos, que constituem os elementos para a construção de uma Ictiologia forte no Brasil.

Como bem caracterizou meu mestre, Prof. Dr. Paulo Emílio Vanzolini, ao apresentar meu "Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. Reprodução e Crescimento", não tem pretensões maiores além da de ser "*literatura de instrução em um país subdesenvolvido*". Assim sendo, mantivemos uma forma simples, sem citações exaustivas da bibliografia especializada, procurando citar, sempre que possível, exemplos relativos à nossa ictiofauna marinha ou de águas continentais.

Como o livro anterior, este resultou da agregação de textos preparados para disciplinas sobre reprodução de peixes, ministradas desde 1964 no Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo e, posteriormente, no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e na Universidade Estadual de Maringá. Ele incorpora os textos atualizados sobre metodologia, apresentados no Manual, precedidos de considerações teóricas que possam dar um melhor embasamento aos usuários. O grande intervalo entre a publicação do Manual e a deste livro deve ser encarado como um período de testes. Sua eficácia foi testada na prática, em discussões com os alunos, tendo sido incorporadas dezenas de sugestões dos mesmos. Minha vontade seria continuar nesta fase, extremamente gratificante, mas ele deve ser testado por um público maior. As sugestões continuarão a ser bem-vindas.

Anna Emília A. de M. Vazzoler

APRESENTAÇÃO

Causará grata surpresa ao leitor desta obra reconhecê-la como algo “escrito para ele”. Afinal, ela foi muito feliz ao abordar, de maneira simples e objetiva, as questões com que se deparam aqueles que investigam a reprodução em peixes. Teoria e prática combinam-se de maneira harmoniosa, pois ambas estão construídas com base na larga vivência da autora em suas atividades de docência e orientação, e em projetos de pesquisa desenvolvidos no litoral de São Paulo, na região amazônica, e no rio Paraná. Por isso as informações aqui contidas não se limitam a ser um guia para o exercício de estudos nesta matéria, alcançando, sim, a condição de referência nacional e internacional sobre a reprodução em teleósteos neotropicais.

Tão felizes quanto a autora ao produzir este trabalho foram as entidades que participaram de sua edição. Por ela esperava o jovem ictiólogo brasileiro, a quem a orientação para pesquisa estava normalmente restrita a compêndios importados, estrangeiros tanto no idioma quanto na exemplificação de casos e métodos: mas com igual entusiasmo a recebe também aquele “não tão jovem”, que através de seu amadurecimento profissional entende que atualizar conhecimentos e aperfeiçoar seus métodos de trabalho constituem rotina inerente ao bom pesquisador. Dispor desta obra é, portanto, um privilégio para todos nós.

*Paulo de Tarso da Cunha Chaves
Departamento de Zoologia
Universidade Federal do Paraná*

PARTE I - TEORIA

INTRODUÇÃO

Os peixes representam aproximadamente 50% dos vertebrados, englobando cerca de 24.000 espécies que ocupam ambientes aquáticos os mais diversos; ocorrem desde grandes altitudes, onde o oxigênio é rarefeito e a temperatura atmosférica, muitas vezes, abaixo de zero, como no platô tibetano e nos Andes, até as profundezas marinhas, nas fossas abissais de 11.000m, onde a pressão é de várias centenas de atmosferas. Ocorrem numa faixa de temperatura entre 40°C, em lagos da África Oriental, até abaixo de 0°C nos oceanos Ártico e Antártico. Essa adaptabilidade a habitats os mais diversos reflete a grande flexibilidade fenotípica dos peixes, que permite a expressão de diferentes opções ecomorfológicas ao ambiente constantemente variável.

Dessas 24.000 espécies, cerca de 23.400 (96%) são de teleósteos. Sua distribuição nos ambientes aquáticos continentais e marinhos, considerando-se que a água doce cobre apenas 1% da superfície terrestre, representando menos que 0,01% do volume de água da Terra, é bastante desproporcional; 41% das espécies de peixes são de água doce. Aquelas que migram de um ambiente para outro (anádromas e catádromas) representam 1% do total de espécies. Dos 58% restantes, que vivem nos mares, 45% são espécies de zonas litorâneas e costeiras, 1% da zona epipelágica e 12% de águas profundas, abaixo de 200m, que, em volume, representa o maior componente do ambiente aquático terrestre (Wootton, 1990). Uma estimativa grosseira avalia que os peixes marinhos têm de 10 a 10.000 vezes mais espaço disponível por indivíduo que os de água doce (Horn, 1972).

A riqueza (número de espécies por área) é maior em recifes de coral e águas tropicais rasas, em ambientes marinhos, e em grandes lagos e rios tropicais; diminui com o aumento da latitude e profundidade e, em ambientes continentais, com a altitude.

Essa enorme variedade de espécies apresenta formas e padrões de ciclo de vida os mais variados dentre os vertebrados.

Os teleósteos, como grupo, alcançaram sucesso em ambientes distintos por apresentarem várias estratégias reprodutivas, que englobam táticas extremas. Ocorrem espécies que apresentam desenvolvimento indireto, com

larvas, e metamorfose total, e outras que têm desenvolvimento direto, sem a fase larval. Do mesmo modo, ocorrem casos em que machos e fêmeas são indistinguíveis externamente, não exibindo comportamento de acasalamento, até outros em que indivíduos dos dois sexos desempenham papéis distintos, em comportamentos sexuais elaborados, como corte e acasalamento. Sua fecundidade apresenta uma amplitude de variação enorme (de cerca de 10 até milhões de ovócitos); temos, de um lado, espécies que liberam um grande número de ovócitos e espermatozóides, livres no meio aquático, número esse suficiente para balancear as pressões ambientais, e que não dispõem qualquer guarda à sua prole (não guardadoras); de outro, temos espécies com fecundação e desenvolvimento internos, verificando-se a liberação apenas quando o novo organismo está apto a viver independentemente (carregadoras). Entre os dois extremos existem espécies que dispõem cuidado à prole em diferentes graus (guardadoras). Nos teleósteos, a grande maioria das espécies são não guardadoras, seguindo-se as guardadoras e carregadoras.

A grande variedade de estratégias e táticas de ciclo de vida, nos teleósteos, permitiu sua adaptação a ambientes nos quais tanto as condições bióticas, como disponibilidade de alimento e pressão de predação, quanto as abióticas, como temperatura, fotoperíodo, oxigênio disponível etc., variam amplamente no espaço e no tempo. Frente a toda essa variabilidade, eles são capazes de alocar energia, via alimentação, e, através de uma gama de estratégias, utilizar parte da mesma transformando-a em prole, de modo a garantir seu sucesso reprodutivo (veja ESTRATÉGIAS DE CICLO DE VIDA).

ESTRATÉGIAS E TÁTICAS REPRODUTIVAS

REPRODUÇÃO é o processo pelo qual uma espécie se perpetua, transmitindo a seus descendentes as mudanças ocorridas em seu genoma. O sucesso obtido por qualquer espécie é determinado, em última instância, pela capacidade de seus integrantes reproduzirem-se em ambientes variáveis, mantendo populações viáveis.

ESTRATÉGIA REPRODUTIVA é o conjunto de características que uma espécie deverá manifestar para ter sucesso na reprodução, de modo a garantir o equilíbrio da população. Considerando-se que cada espécie tem sua distribuição estabelecida por determinado conjunto de condições ecológicas, ela deve

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

apresentar uma única estratégia reprodutiva e, para tanto, apresentar adaptações anatômicas, fisiológicas, comportamentais e energéticas específicas. Entretanto, as variações nas condições de determinado ambiente determinam mudanças em alguma(s) característica(s) da ESTRATÉGIA, de modo que esta venha a ser bem-sucedida. Essas características, variáveis, são as TÁTICAS REPRODUTIVAS. O grau de plasticidade entre estas características é diferente, sendo que algumas táticas exibem ampla gama de variação, enquanto em outras esta amplitude é mais restrita. Assim, ESTRATÉGIA REPRODUTIVA é o padrão geral de reprodução mostrado por uma espécie ou população, enquanto as TÁTICAS REPRODUTIVAS são aquelas características variáveis no padrão, em resposta a flutuações do ambiente. Tanto a ESTRATÉGIA como as TÁTICAS são adaptativas (Wootton, 1989).

Dentre os fatores que modulam essas respostas táticas, o grau de variabilidade e a qualidade das condições abióticas, a disponibilidade de alimento e a predação, entre outros, são de importância fundamental.

Dentre as táticas reprodutivas podemos incluir (Figura 1):

1. o modo como a espécie se utiliza dos recursos energéticos canalizados do ambiente, via alimentação, e que determina sua estratégia de ciclo de vida;
2. o desencadeamento do processo hormonal, por ação de estímulos de fatores ambientais (temperatura e fotoperíodo, principalmente), que determina o desenvolvimento das estruturas reprodutivas e culmina com a desova;
3. o mecanismo reprodutivo, que nos peixes engloba todos os tipos, com alguns exclusivos, como a superfecundação;
4. os aspectos envolvidos nos "modos reprodutivos", como a presença ou ausência de caracteres sexuais secundários, de acasalamento, de cuidado parental, refletidos no ambiente selecionado para a deposição dos produtos sexuais;
5. o tipo de fecundação (externa ou interna) e de desenvolvimento do novo organismo (externo ou interno), que determinam várias possibilidades de variações (fecundação e desenvolvimento externos; fecundação interna e desenvolvimento externo; fecundação e desenvolvimento internos, com suas diversas gradações);
6. o estilo reprodutivo, caracterizado pelo conjunto de peculiaridades no modo e ambiente de eliminação dos gametas,

ovos ou larvas sendo considerados, basicamente, os "não guardadores", os "guardadores" e os "carregadores", cada um com amplas variações;

7. o comprimento (e idade) de primeira maturação gonadal, o qual depende do modo como a espécie se utiliza dos recursos alimentares e da disponibilidade destes; além das variações interespecíficas, este tamanho (e idade) apresenta variações intra-específicas em função das condições ambientais. Assim, variações de temperatura e disponibilidade de alimento, por exemplo, podem influir tanto no comprimento como na idade de primeira maturação;
8. a proporção entre indivíduos de ambos os sexos, ao longo do ano e para as diferentes fases de desenvolvimento;
9. a(s) área(s) de desova, que pode(m) variar entre anos, em função da ocorrência das condições ambientais exigidas pela espécie ou população;
10. a(s) época(s) de desova, que varia(m) de acordo com a distribuição da espécie, em função do compromisso entre dinâmica do processo reprodutivo e da prevalência das exigências ambientais;
11. o número de períodos reprodutivos durante o tempo de vida da espécie: algumas reproduzem-se uma única vez após atingirem a maturidade gonadal (semélparas), enquanto outras o fazem mais de uma vez (iteróparas);
12. o tipo de desenvolvimento ovocitário (sincrônico total, em dois ou mais grupos e assincrônico);
13. o tipo de desova, relacionado ao tipo de desenvolvimento ovocitário e à frequência de liberação dos ovócitos maduros, em um período de reprodução;
14. a fecundidade, relacionada ao tamanho dos indivíduos e à sua condição ou, em outros termos, às condições ambientais; apresenta variações inter e intra-específicas e temporais;
15. o tempo de incubação e o período de eclosão, característicos de cada espécie, associados à ocorrência de condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento das larvas, principalmente temperatura e disponibilidade de alimento.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

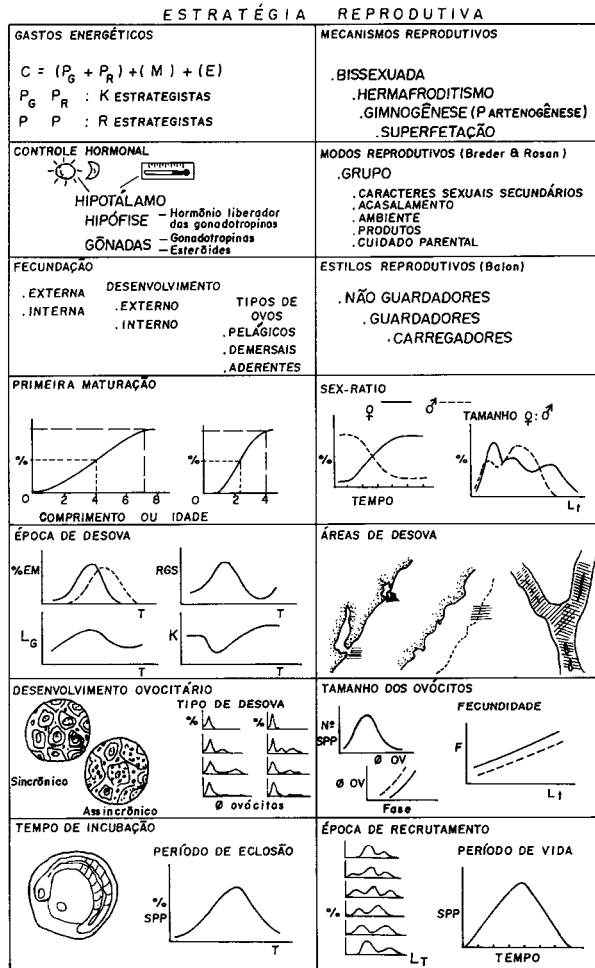


Figura 1. Esquema representativo de algumas táticas que integram as estratégias reprodutivas.

A variabilidade destas táticas, que modelam a estratégia adotada pelas diferentes espécies ou populações, é essencial para o sucesso da geração ou coorte resultante de uma desova, em função do qual serão mantidas ou não a estrutura e a abundância das mesmas, pelo recrutamento dos novos indivíduos.

ESTRATÉGIAS DE CICLO DE VIDA

Durante o ciclo de vida de um teleósteo, que se estende desde o *momento da fecundação*, com o desenvolvimento do embrião dentro da membrana do ovo, até a *senilidade*, fase em que a função sexual é decrescente e o crescimento do indivíduo quase nulo, culminando com sua *morte*, paralelamente a outros, ocorrem três eventos básicos : a alimentação, o crescimento e a reprodução, que estão intimamente ligados entre si e relacionados às condições ambientais.

Ao longo do período de vida, durante as diferentes fases de desenvolvimento (*embrionária, larval, imatura, adulta e senil*), as relações dos organismos com o meio ambiente variam em importância. Assim, podemos esquematizá-las como segue (a intensidade do hachurado expressa o grau dessa importância):

RELAÇÕES COM O MEIO AMBIENTE				
FASE	PROTEÇÃO	RESPIRAÇÃO	ALIMENTAÇÃO	REPRODUÇÃO
OVO				
LARVÁRIA				
PÓS-LARVA				
JOVEM				
ADULTA				
SENIL				

As relações entre crescimento protéico e acúmulo de reservas são específicas e características para cada período de desenvolvimento. A energia obtida através da alimentação (C) é armazenada no organismo e utilizada na síntese de tecidos (P) e nos processos metabólicos, que promovem essa síntese e em outros processos físico-químicos (M), sendo que parte é perdida através dos produtos eliminados pelo organismo (E). Uma vez que os sistemas biológicos obedecem às leis da termodinâmica, podemos escrever (Calow, 1985):

$$C = P + M + E$$

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

A produção total (P) tem dois componentes:

P_g = produção somática;

P_r = investimento reprodutivo.

O metabolismo total (M), assim como as perdas como produtos eliminados pelo organismo (E), também são constituídos por distintos componentes que, entretanto, não serão aqui especificados por não serem objeto de interesse nesta abordagem.

Assim, o balanço de energia pode ser representado por:

$$C = (P_g + P_r) + M + E$$

A parcela de energia alocada para a produção total ($P = P_g + P_r$) é utilizada de modo diferente durante o desenvolvimento do organismo: na fase juvenil, para o crescimento linear e o desenvolvimento das estruturas somáticas; na fase adulta, no armazenamento de reservas e desenvolvimento das estruturas reprodutivas; na fase senil, na manutenção do metabolismo. Na Figura 2, está esquematizada, em exemplo teórico, a relação entre crescimento em comprimento (linear) e o armazenamento de reservas (crescimento em peso), nas fases juvenil, adulta e senil.

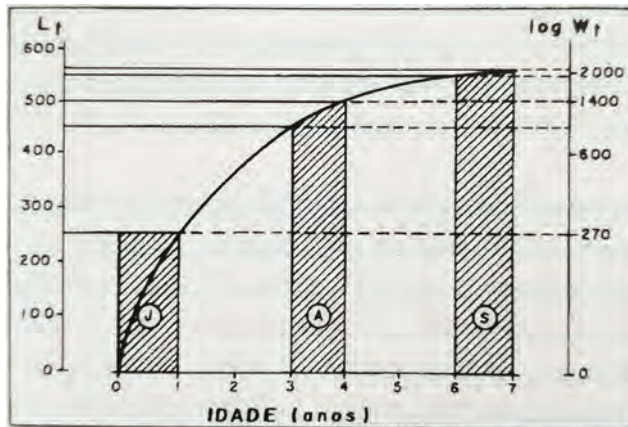


Figura 2. Utilização da energia obtida através da alimentação no crescimento linear (L_t) e em peso (W_t) (armazenamento de reservas). J = jovem; A = adulto; S = senil.

O modo como a energia é dividida entre as diferentes demandas do organismo tem um profundo efeito sobre sua forma e função e, em consequência, reflexos na estratégia de seu ciclo de vida. Pela Figura 2 temos:

Utilização da energia obtida através da alimentação.					
FASE	Δ_t (anos)	ΔL_t (mm)	ΔW_t (g)	$\Delta W_t/\Delta L_t$ (g/mm)	UTILIZAÇÃO
JOVEM	01	250	270	1,08	CRESCIMENTO SOMÁTICO
ADULTA	01	50	450	9,00	RESERVA/REPRODUÇÃO
SENIL	01	20	200	10,00	MANUTENÇÃO

Reprodução e crescimento são processos de produção e competem pelos mesmos recursos, limitados. Se partirmos do pressuposto de que toda espécie tem uma quantidade de recursos disponíveis determinada, e de que existe uma relação entre a quantidade de recursos gastos para produzir uma geração e o sucesso dessa geração, chegamos à evidência de que ocorre uma relação inversa entre o número de descendentes e seu sucesso médio.

A alocação de maior quantidade de energia para a produção reprodutiva é característica das espécies r-estrategistas, enquanto para o investimento somático, daquelas K-estrategistas. Os termos r e K referem-se aos parâmetros da curva logística de crescimento de populações, onde r é a inclinação que representa a taxa de crescimento da população, e K a assíntota superior, que representa a capacidade de suporte do ambiente. Do ponto de vista prático, o conhecimento deste aspecto é importante, uma vez que representantes das duas estratégias respondem de modo distinto à pressão de exploração.

O ponto de compromisso, para qualquer espécie, será função dos fatores de seleção que operam sobre a mesma, determinando sua posição no *continuum* r-K. Em ambientes instáveis e não previsíveis, a melhor estratégia será alocar o máximo de recursos na reprodução e produzir o maior número possível de descendentes (seleção r). Em situações opostas, nas quais os fatores de mortalidade são estáveis e/ou previsíveis, a melhor estratégia será alocar recursos para desenvolver a habilidade competitiva (seleção K), produzindo um menor número de descendentes mais "capacitados" a enfrentarem o ambiente. Essas espécies, r e K selecionadas, apresentam características distintas quanto às táticas que compõem seu ciclo de vida. Como exemplo, podemos listar:

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

CARACTERÍSTICA	K-ESTRATEGISTAS	r-ESTRATEGISTAS
COMPRIMENTO MÁXIMO	GRANDE	PEQUENO
PERÍODO DE VIDA	LONGO	CURTO
TAXA DE CRESCIMENTO	BAIXA	ELEVADA
PRIMEIRA MATURAÇÃO	TARDIA	PRECOCE
MORTALIDADE NATURAL	BAIXA	ELEVADA
FECUNDIDADE	BAIXA	ELEVADA

Adams (1980) adaptou a teoria r-K para os peixes mostrando que as espécies que tendem para r-estrategistas podem ser capturadas com idades menores e seus estoques suportam níveis de mortalidade por pesca mais elevados; elas podem recuperar-se mais rapidamente dos efeitos de sobrepesca, sendo que pescarias baseadas nessas espécies são mais produtivas. Entretanto, espécies r-estrategistas são mais suscetíveis às variações ambientais durante seu período reprodutivo, com maiores riscos de sofrerem depleção de seus estoques a curto prazo (como ocorreu com a anchoveta, no Peru e a sardinha, no Brasil). As espécies mais K-selecionadas têm um rendimento máximo por recruta mais elevado, mas existe um menor número de indivíduos; este rendimento ocorre em idades mais avançadas de recrutamento para a pesca e a níveis de mortalidade por pesca mais baixos; são mais suscetíveis à sobrepesca e depleção dos estoques. Essas espécies têm maior probabilidade de apresentarem mecanismos de ciclo de vida mais sofisticados, que podem incluir sistemas de territorialidade, de acasalamento ou de cuidado à prole. Essas espécies têm maior probabilidade de terem relações interespecíficas fortes, em geral de caráter competitivo.

Pescarias baseadas em espécies r-selecionadas têm mais chance de sofrerem capturas muito altas ou muito baixas, sendo caracterizadas por uma produção irregular. Pescarias baseadas em espécies mais K-selecionadas, em contraste, são caracterizadas por tamanho de populações relativamente mais estável e, portanto, com capturas homogêneas. Tendo-se alguma medida inicial da força de uma classe etária a predição das capturas futuras pela pesca pode ser feita com boa precisão. Entretanto, uma vez que os estoques sobre os quais se baseiam essas pescarias sofram sobrepesca, necessitam de um longo período para recuperarem-se em níveis que possam suportar exploração rentável.

Cabe ressaltar que não existem espécies caracteristicamente r ou K estrategistas, mas aquelas que tendem mais para um ou outro extremo, estando distribuídas ao longo do continuum r-K. Espécies com estratégias r ou K foram selecionadas sob condições específicas, mas hoje estão mais amplamente distribuídas e, portanto, uma espécie \pm r, como a sardinha ou o jaraqui, é encontrada em um ambiente relativamente estável como o tropical.

Não podemos definir uma espécie como mais r ou mais K estrategista com base em apenas uma característica de seu ciclo de vida, mas sim no conjunto dessas características.

Winemiller (1989) analisou 10 atributos relacionados à teoria do ciclo de vida, de 71 espécies de teleósteos de água doce das várzeas venezuelanas: (1) flutuação populacional; (2) tempo médio de procriação; (3) duração do período de desova; (4) número de surtos reprodutivos por ano; (5) fecundidade; (6) tamanho máximo do ovócito; (7) grau de cuidado parental; (8) distribuição etária na estação seca; (9) distribuição etária na estação chuvosa; (10) comprimento padrão máximo. Com base nesta análise, este autor sugere uma nova classificação das estratégias de ciclo de vida, para peixes; estas são interpretadas como sendo adaptativas com respeito à intensidade relativa e "predictibilidade" de variação temporal e espacial nos parâmetros ambientais abióticos, disponibilidade de alimento e pressão de predação. Winemiller (op. cit.) considera um grupo intermediário entre as estratégias r e K, constituído por espécies de caraciformes e siluriformes de tamanho comparativamente pequeno, com reprodução prolongada mas claramente sazonal, ovócitos pequenos, fecundidade intermediária e cuidado parental ausente ou fracamente desenvolvido. Peixes pequenos, multidesovantes, exibindo pequeno investimento na prole individual correspondem a uma estratégia de ciclo de vida associada a curtos tempos de procriação e rápido *turnover* populacional. Peixes com fecundidade muito mais elevada e com reprodução sazonal também investem pouco na prole individual (ovócitos pequenos, sem cuidado parental), mas muito mais no esforço reprodutivo total na estação chuvosa. Em contraste a esses dois padrões, um grupo de peixes com reprodução não sazonal tem ovócitos grandes, lotes intermediários ou pequenos e cuidado parental com ovos e larvas; este último parece representar uma estratégia associada com investimento relativamente

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

maior na prole individual, levando à sobrevivência mais elevada e moderação das flutuações populacionais locais. Os três grupos mostram gradações entre si, como um *continuum* de estratégias de ciclo de vida. Seus resultados estão sumarizados a seguir:

ESTRATÉGIA	ATRIBUTOS
EQUILÍBRIO (K)	Cuidado parental bem desenvolvido; período reprodutivo prolongado; desovas repetidas; classes de tamanho uniformemente distribuídas ao longo do ano; longo período de procriação; ovócitos grandes; tamanho do corpo grande; pequenas flutuações populacionais ao longo do ano ("bagres" siluriformes).
OPORTUNÍSTICA (r)	Pequeno ou nenhum cuidado parental; período de desova prolongado; repetidos surtos reprodutivos; distribuição de tamanhos uniforme durante a estação chuvosa (para algumas espécies também durante a seca); curtos tempos de procriação; lotes relativamente pequenos; ovócitos pequenos; tamanho do corpo pequeno; flutuações populacionais intermediárias (caraciformes).
SAZONAL	Pequeno ou nenhum cuidado parental; período reprodutivo curto; poucos surtos reprodutivos por ano; predominância de adultos na estação seca e de juvenis na chuvosa; longos tempos de procriação; fecundidade intermediária a alta; ovócitos pequenos; tamanho do corpo intermediário a grande; grandes flutuações em populações locais (caraciformes; siluriformes)

MECANISMOS REPRODUTIVOS

Os teleósteos apresentam todos os mecanismos de reprodução sexuada, além de outros explicitados abaixo, únicos no reino animal:

- A. GONOCORÍSTICO ou BISSEXUADO: os indivíduos ou são do sexo feminino ou do masculino. Neste caso pode ocorrer:
- . ovuliparidade: ocorre eliminação dos gametas na massa de água, com fecundação e desenvolvimento externos. Ex.: *Sardinella*; *Micropogonias*; *Prochilodus*; *Semaprochilodus*;
 - . oviparidade: ocorre fecundação interna e desenvolvimento externo. Ex.: *Tomeurus gracilis* (Poeciliidae);
 - . ovoviviparidade: a fecundação e desenvolvimento são internos, sendo o ovo liberado com o embrião já desenvolvido, ainda dentro da casca. Ex.: *Sebastes marinus*;
 - . viviparidade: a fecundação e o desenvolvimento são internos, com diferentes relações de dependência trófica entre o embrião e o corpo materno. Ex.: *Poecilia reticulata*; *Zoarcetes viviparus*;
- B. HERMAFRODITA: os indivíduos possuem gônadas que atuam como ovários e/ou como testículos. O hermafroditismo pode ser:
- . Simultâneo: as gônadas apresentam, ao mesmo tempo, porções femininas e masculinas (ovotestes). Ex.: *Serranus*, *Diplectrum* (mixole), *Dules* (mariquita);
 - . Sequencial, que pode ser:
 - . Protândrico: as gônadas funcionam antes como masculinas. Ex.: *Lates calcifer*, *Amphiprion* (peixe-palhaço);
 - . Protogínico: o mais comum, sendo que as gônadas funcionam antes como femininas. Ex.: *Epinephelus*, *Myctoperca* (badejo, garoupa);
- C.a. PARTENOGENÉTICO: se entendido como o desenvolvimento do ovócito sem qualquer interferência do espermatozóide, este mecanismo só foi constatado experimentalmente, em laboratório;

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- C.b. GINOGENÉTICO: as populações são constituídas apenas por fêmeas, sendo todas triploides; o óvulo, para se desenvolver, deve ser ativado por um espermatozóide de uma espécie afim que, entretanto, não dará nenhuma contribuição genética à nova geração. Alguns autores consideram a ginogênese como um mecanismo de partenogênese. Ex.: *Poecilia formosa*, com machos de *P. mexicana* e *P. latipinna* (guarus);
- D. HIBRIDOGÊNESE: também aqui as populações são constituídas apenas por fêmeas, neste caso diplóides; os óvulos dessas fêmeas são fertilizados por espermatozoides de uma espécie afim, ocorrendo fusão gamética (dando origem a um híbrido verdadeiro), sendo que o genótipo do pai se expressa na descendência (fêmeas) que, entretanto, não transmite nenhum gene paterno (o perdem durante a meiose) para seus descendentes. Ex.: *Poeciliopsis* (guarus);
- E. SUPERFETAÇÃO: é um caso particular de fecundação interna, em que ocorre armazenamento dos espermatozoides nas paredes dos ovários, os quais permanecem ativos durante longos períodos, fecundando vários lotes de ovócitos. Ocorre em Poecilídeos, como *Heterandria formosa* (peixe-mosquito), na qual os espermatozoides podem viver até 10 meses e fecundar 9 lotes de ovócitos, com intervalos de 10 dias. Este mecanismo foi constatado para 32 espécies de 18 gêneros da subfamília Glandulocaudinae (Characidae) da Amazônia (Burns *et al.*, 1995).

MODOS REPRODUTIVOS

Os modos reprodutivos em peixes apresentam uma gama enorme de variações, resultante das mais variadas combinações entre os aspectos envolvidos, como presença ou não de caracteres sexuais secundários, de comportamentos de corte e acasalamento, mecanismo reprodutivo, tipo de ambiente escolhido para deposição dos gametas ou ovos, características dos ovos (flutuantes, adesivos, com prolongamentos para fixação, com cascas córneas etc.), cuidado

parental etc.. Breder & Rosen (1966) apresentam uma extensa tabela com o conhecimento disponível, à época, dos modos reprodutivos em peixes, sendo que uma síntese dessa informação para os teleósteos está mostrada no Quadro I.

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO PARENTAL	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
TELEOSTEI DIV. I .CLUPEIFORMES .CLUPEOIDEI .CLUPEIDAE	SEM EVIDÊNCIAS EXTERNAS		CARDUMES	COLUNA DE ÁGUA	OVOS PELÁGICOS NÃO ADESIVOS OU DEMERSAIS ADESIVOS	NENHUM	<i>SARDINELLA PELLONA</i> <i>HARENGULA BREVOORTIA</i>
.ENGRAULIDIDAE	-----	-----	CARDUMES	COLUNA DE ÁGUA	OVOS PELÁGICOS ESFÉRICOS OU OVAIS	NENHUM	<i>ENGRAULIS ANCHOVIELLA</i> <i>CETENGRAULIS</i>
SALMONOIDEI .SALMONIDAE	SEM EVIDÊNCIAS EXTERNAS	MACHOS COM MANDÍBULAS ESPECIALIZADAS E CORES BRILHANTES	PARES DISTINTOS	CORRENTES FLUINDO RÁPIDO OU LAGOS	GRANDES OVOS DEMERSAIS NÃO ADESIVOS	OVOS COLOCADOS EM NINHOS OU GUARDADOS	<i>ONCORHYNCHUS SALMO</i> <i>SALVELINUS</i>
OSTEOGLOSSOIDEI .OSTEOGLOSSIDAE	-----	FÊMEAS COM TUBÉRCULOS BRANCOS NA CABEÇA	TODOS PRESUMIVEL-MENTE CRUZAM	BREJOS, LAGOS OU RIOS	OVOS NÃO ADESIVOS	NINHOS CONSTRUÍDOS. OVOS GUARDADOS PELOS MACHOS OU INCUBAÇÃO ORAL	<i>ARAPAIMA OSTEOGLOSSUM</i>
TELEOSTEI DIV. II .CIPRINIFORMES .CHARACOIDEI .ANOSTOMIDAE	-----	MACHOS COM CORES MAIS BRILHANTES ENADADEIRAS MAIORES	PARES DISTINTOS	VEGETAÇÃO DENSA	OVOS DEMERSAIS ADESIVOS OU NÃO	MACHOS TENDEM A PERMANECER PRÓXIMOS AO LOCAL DO NINHO	<i>LEPORINUS</i>

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

CONTINUAÇÃO	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO PARENTAL	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
SILUROIDEI LAUCHENIPTERIDAE	MACHOS COM ÓRGÃOS INTROMITENTES EM ALGUMAS ESPÉCIES	-----	ALGUMAS ESPÉCIES COM FERTILIZAÇÃO INTERNA	RIOS, BREJOS E LAGOS	GRANDES OVOS ADESIVOS EM TODAS ESPÉCIES QUE CONSTROEM NINHOS	OVOS EM NINHOS GUARDADOS	<i>PARAUCHENIPTERUS</i>
LORICARIIDAE	-----	VÁRIAS ESTRUTURAS NA CABEÇA OU PAPILAS GENITAIS EM MACHOS DE ALGUMAS ESPÉCIES	PARES DISTINTOS	BREJOS, LAGOS OU CORRENTEZAS	GRANDES OVOS ADESIVOS	OVOS GUARDADOS CARREGADOS ADERIDOS AO VENTRE DOS MACHOS OU EM PLANTAS OU BURACOS	<i>LORICARIA</i>
TELEOSTEI DIV. IV GASTEROSTEIFORMES GASTEROSTOIDEI GASTEROSTEIDAE	MACHOS COM SECREÇÃO PARA CONSTRUIR NINHO	MACHOS MENORES COM CORES MAIS BRILHANTES E CABEÇAS MAIS LONGAS	PARES DISTINTOS	CORRENTES, ESTUÁRIOS, FUNDOS COSTEIROS	OVOS DEMERSAIS NÃO ADESIVOS	MACHO CONSTRÓI, GUARDA E AREJA O NINHO	<i>GASTEROSTEUS</i>
AULORHYNCHIDAE	-----	MACHOS MAIORES COM ANAL MODIFICADA	PARES DISTINTOS	CORRENTES, ESTUÁRIOS, FUNDOS COSTEIROS	OVOS DEMERSAIS LEVEMENTE ADESIVOS	OVOS POSTOS NA CAVIDADE PERIBRANQUIAL DE ASCIDEAS OU PRESOS A ALGAS	<i>AULORHYNCHUS</i>
SYNGNATHOIDEI SYNGNATHIDAE	MACHO COM BOLSA PARA PROLE E FÊMEA COM OVOPOSITR	-----	PARES DISTINTOS	CORRENTES, ESTUÁRIOS, FUNDOS COSTEIROS	OVOS DEMERSAIS	MACHOS CARREGAM OVOS NA BOLSA	<i>HIPPOCAMPUS</i> <i>SYNGNATHUS</i>

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

CONTINUAÇÃO	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO PARENTAL	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
TELEOSTEI DIV. V BELONIFORMES EXOCOETOIDEI .HEMIRHAMPHIDAE							
	MACHOS COM ANAL ESPECIALIZADA NAS ESPÉCIES VIVÍPARAS	FÊMEAS MAIORES	PARES DISTINTOS. FERTILIZAÇÃO INTERNA EM ALGUMAS ESPÉCIES	MARES RASOS, ESTUÁRIOS OU RIOS, LAGOS OU LAGOAS	OVOS PELÁGICOS LIVRES, COM FILAMENTOS ADESIVOS OU VIVÍPAROS	NENHUM	HEMIRHAMPHUS HEMIRHAMPHODON (VIVÍPARO)
CYPRINDONTIFORMES CYPRINODONTOIDEI .CYPRINODONTIDAE	-----	MACHOS COM CORES MAIS BRILHANTES E NADADEIRAS MAIORES	PARES DISTINTOS	MARES RASOS, ESTUÁRIOS OU RIOS, LAGOS OU LAGOAS	OVOS DEMERSAIS COM FILAMENTOS ADESIVOS	NINHOS GUARDADOS PELOS MACHOS EM ALGUMAS ESPÉCIES	FUNDULUS CYNOLEBIAS CRYZIAS PACHYPONCHOS
.POECILIIDAE	GONOPÓDIO	MACHOS MAIORES COM CORES BRILHANTES E NADADEIRAS LONGAS	PARES DISTINTOS COM FERTILIZAÇÃO INTERNA	MARES RASOS, ESTUÁRIOS OU RIOS, LAGOS OU LAGOAS	VIVÍPAROS OU OVOVIVÍPAROS. OVOS DEMERSAIS COM FILAMENTOS ADESIVOS	OVOS COM DESENVOLVIMENTO INTERNO, NA FÊMEA	HETERANDRA POECILIA
MUGILIFORMES MUGILOIDIDAE .MUGILIDAE	-----	MACHOS MENORES QUE FÊMEAS (2/3)	PARES DISTINTOS (1 FÊMEA: VÁRIOS MACHOS)	ÁGUAS RASAS MARINHAS OU ÁGUA DOCE	PELÁGICOS NÃO ADESIVOS	-----	MUGIL
TELEOSTEI DIV. VII SYBRANCHIFORMES SYBRANCHOIDEI .SYBRANCHIDAE	-----	-----	PARES COM HERMAFRODITISMO PROTOGÍNICO	BREJOS	OVOS GRANDES NÃO ADESIVOS	MACHOS CONSTROEM E GUARDAM TOCAS (TUNEL NO LODO OU NINHOS)	SYBRANCHUS

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

CONTINUAÇÃO	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
PERCIFORMES PERCOIDEI SERRANIDAE	-----	MACHOS MENORES QUE FÊMEAS, COM CORES MAIS BRILHANTES	PARES DISTINTOS OU POLIANDRIA COM ALGUM HERMAFRODITISMO FUNCIONAL	FUNDOS COSTEIRO, LAGOS E RIOS	OVOS PELÁGICOS OU DEMERSAIS ADESIVOS	NENHUM	<i>DIPLECTRUM</i>
LAPOGONIDAE	-----	MACHOS MAIS COLORIDOS	PARES DISTINTOS	ÁGUA DOCE OU MARINHA	OVOS COM FILAMENTOS ADESIVOS	INCUBAÇÃO ORAL DOIS SEXOS CARREGAM OS OVOS	<i>APOGON CHEILODIPTERUS</i>
CENTRARCHIDAE	-----	MACHOS MAIORES E MAIS COLORIDOS	PARES DISTINTOS	LAGOAS RASAS, LAGOS E ARROIOS	OVOS ADESIVOS	MACHOS CONSTROEM E GUARDAM NINHOS. ALGUMAS ESPÉCIES, OS JOVENS	<i>LEPOMIS</i>
SCIAENIDAE	-----	MACHOS PRODUZEM SONS	-----	ÁGUAS COSTEIRAS FUNDOS COM PLANTAS	OVOS PELÁGICOS	-----	<i>MICROPOGONIAS PLAGIOSCION CYNOSCION</i>
SPARIDAE	-----	MACHOS MAIS ESCUROS, COM MENTOS BRANCOS	PARES, HERMAFRODITISMO BEM DESENVOLVIDO	-----	OVOS PELÁGICOS	-----	<i>PAGRUS PAGELLUS</i>
CICHLIDAE	-----	MACHOS MAIS COLORIDOS, COM VÁRIOS PADRÕES. PEQUENAS DIFERENÇAS ESTRUTURAIS	PARES DISTINTOS OU POLIANDRIA	LAGOAS, CORRENTES, ESTUÁRIOS, EM ROCHAS, PLANTAS, CONCHAS, AREIA	OVOS DEMERSAIS ADESIVOS, COM FILAMENTOS ADESIVOS OU NÃO	OVOS ADESIVOS GUARDADOS. SE NÃO, INCUBADOS ORALMENTE JOVENS GUARDADOS EM ALGUMAS-ESPÉCIES	<i>ASTRONOTUS CICHLASOMA</i> <i>GEOPHAGUS CICHLA</i>

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

CONTINUAÇÃO	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
EMBIOTICIDAE	MACHO COM PEQUENO ÓRGÃO TUBULAR	MACHOS MAIS COLORIDOS, COM VÁRIOS PADRÕES. PEQUENAS DIFERENÇAS ESTRUTURAIS	PARES DISTINTOS COM FERTILIZAÇÃO	COSTAS MARINHAS. ÁGUA DOCE.	OVOS DEMERSAIS ADESIVOS, COM FILAMENTOS ADESIVOS OU NÃO.	OVOS GUARDADOS SE ADESIVOS. SE NÃO, INCUBADOS ORALMENTE	<i>CYMATOGASTER</i>
POMACENTRIDAE	SEM EVIDÊNCIAS EXTERNAS	MACHOS MAIS COLORIDOS, COM VÁRIOS PADRÕES. PEQUENAS DIFERENÇAS ESTRUTURAIS	PARES DISTINTOS	MARES RASOS, COSTAS ROCHOSAS E RECIFES DE CORAL	OVOS DEMERSAIS COM PEDESTAIS ADESIVOS	MACHOS GUARDAM E AREJAM OVOS	<i>CHROMIS</i>
COTTOIDEI SCORPAENIDAE	GRANDES PAPILAS GENITAIS EM MACHOS DE ALGUMAS ESPÉCIES	MACHOS MENORES COM PADRÕES DIFERENTES. CORES BRILHANTES E PEQUENAS DIFERENÇAS ESTRUTURAIS	PARES, COM FERTILIZAÇÃO INTERNA	ROCHAS OU EM LOCAIS COM VEGETAÇÃO, EM MARES RASOS OU FUNDOS	VIVÍPAROS, OVOVIVÍPAROS, OVÍPAROS COM CORES BRILHANTES. PELÁGICOS EM MASSA GELATINOSA	-----	<i>SEBASTES SCORPAENA</i>
CYCLOPTERIDAE	GRANDES PAPILAS GENITAIS EM MACHOS DE ALGUMAS ESPÉCIES	MACHOS MENORES, COM PADRÕES DIFERENTES. CORES BRILHANTES E DIFERENÇAS ESTRUTURAIS.	PARES DISTINTOS	MARES RASOS. LOCAIS ROCHOSOS E ARENOSOS	OVOS DEMERSAIS COLORIDOS E ADESIVOS, EM MASSAS ESPONJOSAS	MACHOS GUARDAM OVOS. ALGUMAS ESPÉCIES DEPOSITAM EM CÂMARAS BRANQUIAIS DE CARANGUEJOS	<i>CYCLOPTERUS</i>

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

QUADRO I. SÍNTESE DE INFORMAÇÕES SOBRE MODOS REPRODUTIVOS EM PEIXES TELEÓSTEOS (ADAPTADO DE BREDER & ROSEN, 1966).

CONTINUAÇÃO	CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS		ACASALAMENTO	AMBIENTE	PRODUTO	CUIDADO	EXEMPLO
	REQUISITO	ACESSÓRIO					
TRACHINOIDEI OPISTHOGNATIDAE	-----	-----	PARES PROVÁVEIS	MARES RASOS	OVOS DEMERSAIS E ADESIVOS EM GRUPOS	INCUBAÇÃO ORAL	OPISTHOGNATHUS
BLENNIOIDEI ZOARCIDAE	MACHOS COM PAPILAS GENITAIS AUMENTADAS, OU ÓRGÃO INTROMITENTE CARNOSO OU ÓSSEO	MACHOS MENORES COM NADADEIRAS PEITORAIS MUITO COLORIDAS	PARES DISTINTOS COM FERTILIZAÇÃO INTERNA EM ALGUMAS ESPÉCIES	ÁGUAS COSTEIRAS RASAS OU ESTUARINAS. CORAL, ROCHAS, ALGAS	OVOS DEMERSAIS ADESIVOS OU VIVÍPAROS	OVOS GUARDADOS POR UM DOS PAIS, NOS OVÍPAROS	ZOARCES
TETRAODONTOIDEI TETRAODONTIDAE	-----	MACHOS MENORES QUE FÊMEAS.	PARES DISTINTOS	MARES RASOS. ÁGUA	OVOS DEMERSAIS ADESIVOS.	MACHOS GUARDAM OVOS EM ALGUMAS ESPÉCIES	SPHOEROIDES
BATRACHOIDIFORMES BATRACHOIDIDAE	-----	-----	PARES DISTINTOS	ÁGUAS RASAS, SOB ROCHAS E CONCHAS. EM RECESSOS, ÁGUAS PROFUNDAS	OVOS GRANDES, COM DISCOS ADESIVOS	MACHOS GUARDAM OVOS NINHOS E, JOVENS	PORICHTHYS
LOPHIIFORMES LOPHIOIDEI LOPHIIDAE	-----	-----	PARES PROVÁVEIS	MARES RASOS. ALGUMAS ESPÉCIES EM MARES PROFUNDOS	OVOS EM MASSAS GELATINOSAS FLUTUANTES, COMO FITAS OU BALÕES	-----	LOPHIUS
CAULOPHYRAENIDAE	-----	FÊMEAS MUITO MAIORES QUE MACHOS	UM OU MAIS MACHOS FIXAM-SE A OU TORNAM-SE PARASITAS DAS FÊMEAS	MARES PROFUNDOS	-----	-----	CAULOPHYRNE

.CARACTERES SEXUAIS

Os caracteres sexuais primários, relativos ao processo reprodutivo em si, são os órgãos reprodutores, as gônadas, que requerem dissecação para reconhecimento. Além destes, que estão presentes em todas as espécies, podem existir outros, secundários, de presença restrita a algumas espécies. Os caracteres sexuais secundários podem ser de dois tipos:

- I. Sem relação com o ato reprodutivo, como forma do corpo (fêmeas com ventre mais desenvolvido), tamanho (fêmeas das espécies que não cuidam da prole, em geral, maiores que os machos) e nadadeiras (em geral mais desenvolvidas nos machos, como em *Syacium papillosum*, em que o 1º raio da peitoral é muito longo);
- II. Acessórios da desova, de reconhecimento mais fácil, como:
 - . papilas genitais;
 - . tubérculos nupciais: presença de excrescências córneas nos machos, antes da reprodução, induzidas por ação hormonal;
 - . órgãos sexuais acessórios, resultantes de transformações de nadadeiras, como, por exemplo, o gonopódio (da nadadeira anal) que passa a atuar como órgão copulador;
 - . coloração: dicromatismo sexual, os machos mais coloridos que as fêmeas;
 - . ovopositor: tubos por onde são eliminados os ovócitos/ovos, presentes em fêmeas.

.CUIDADO PARENTAL

O grau de cuidado que os pais dispensam à prole, associado a outras características como ambiente selecionado para deposição dos gametas ou dos ovos, determina os ESTILOS REPRODUTIVOS. Balon (1975, 1984) apresenta

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

uma classificação dos estilos reprodutivos, acentuando que a mesma é restrita, principalmente, para peixes de água doce, resumida abaixo:

I. NÃO GUARDADORES	
I.1. QUE ELIMINAM GAMETAS EM SUBSTRATO ABERTO ESPÉCIES REPRESENTATIVAS	
I.1.a. Pelágicos	<i>Sardinella brasiliensis</i>
I.1.b. Fundos de rochas e cascalho, tendo larvas pelágicas	<i>Porichthys porosissimus</i>
I.1.c. Fundos de rochas e cascalho, tendo larvas bentônicas	<i>Catostomus commersoni</i>
I.1.d. Plantas, não obrigatórios	<i>Odonthestes, Xenomelaniris</i>
I.1.e. Plantas, obrigatórios	<i>Cyprinus carpio</i>
I.1.f. Fundos de areia	<i>Gobio gobio</i>
I.1.g. Terrestres	<i>Galaxias maculatus</i>
I.2. OCULTADORES DE PROLE ESPÉCIES REPRESENTATIVAS	
I.2.a. Em praias	<i>Leuresthes tenuis</i>
I.2.b. Peixes anuais	<i>Cynolebias bellotti</i>
I.2.c. Rochas e cascalho	<i>Salvelinus namaycush</i>
I.2.d. Em cavidades	<i>Astyanax mexicanus</i>
I.2.e. Em invertebrados vivos	<i>Rhodeus sericeus</i>
II. GUARDADORES	
II.1. SELECIONADORES DE SUBSTRATOS ESPÉCIES REPRESENTATIVAS	
II.1.a. Pelágicos	<i>Anabas testudinosus</i>
II.1.b. Sobre a água	<i>Copeina arnoldi</i>
II.1.c. Rochas	<i>Chromis chromis</i>
II.1.d. Plantas	<i>Leucaspius delineatus</i>
II.2. QUE DESOAVAM EM NINHOS ESPÉCIES REPRESENTATIVAS	
II.2.a. Espuma	<i>Macropodus percularis</i>
II.2.b. Materiais variados	<i>Lepomis gibbosus</i>
II.2.c. Rochas e cascalho	<i>Micropterus dolomieu</i>
II.2.d. Materiais compactados	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
II.2.e. Materiais vegetais	<i>Amia calva</i>
II.2.f. Areia	<i>Balistes capricus</i>
II.2.g. Buracos	<i>Neogobius melanostomus</i>
II.2.h. Anêmonas	<i>Amphiprion chrysopterus</i>

III. CARREGADORES	
III.1. EXTERNOS	ESPÉCIES REPRESENTATIVAS
III.1.a. Que transferem a prole	<i>Corydoras aeneus</i>
III.1.b. Auxiliares da prole	<i>Kurtus gulliveri</i>
III.1.c. Prole na boca	<i>Labeotropheus trewavasae</i>
III.1.d. Prole na câmara branquial	<i>Amplyopsis spelaea</i>
III.1.e. Prole em bolsas	<i>Syngnathus abaster</i>
III.2. INTERNOS	ESPÉCIES REPRESENTATIVAS
III.2.a. Facultativos	<i>Oryzias latipes</i>
III.2.b. Obrigatórios	<i>Poecilia reticulata</i>
III.2.c. Canibais embrionários	<i>Lamna cornubica</i>
III.2.d. Vivíparos trofodérmicos	<i>Zoarcetes viviparus</i>

Na seção etológica dos NÃO GUARDADORES estão englobadas aquelas espécies que não protegem seus ovos e jovens. Englobam dois grupos ecológicos: o das espécies que simplesmente eliminam seus gametas no ambiente (desovam em substrato aberto) e o das que ocultam os ovos como parte de seu comportamento reprodutivo (ocultadores de prole).

Dentro do grupo dos que desovam em substrato aberto, em geral, formam-se grandes agregados de indivíduos maduros, com predominância de machos, não ocorrendo comportamento de corte nem estruturas reprodutivas especializadas. Dentre as várias guildas incluídas neste grupo, a dos que desovam em ambientes pelágicos, reproduzem-se em águas abertas, próximo à superfície, e muitas espécies com esse comportamento vivem em cardumes; são espécies pelágicas, como os atuns (Scombridae) e sardinhas (Clupeidae). Entretanto, vários peixes de fundo também apresentam esse comportamento, subindo temporariamente às camadas mais superficiais para desovarem, em especial aqueles de recifes de coral como os budiões e peixe-papagaio (Scaridae e Labridae). A ocorrência de desova pelágica é um meio eficiente de assegurar uma ampla dispersão de ovos, larvas e jovens através das correntes. As demais guildas deste grupo (I.1.) são constituídas por espécies que apresentam desova em massa, sem rituais de corte elaborados, sendo que vários machos seguem uma fêmea e vão fertilizando os ovócitos à medida que estes vão sendo eliminados; os ovos podem ser flutuantes ou aderentes, fixando-se na superfície sobre a qual são depositos. As espécies que selecionam fundos de cascalho ou rochas, são de água doce e habitam ambientes com certo grau de correnteza, como os representantes da família Prochilodontidae (que têm larvas pelágicas), e peixes marinhos intertidais, habitats onde este tipo de substrato é dominante; algumas espécies,

entretanto, migram para estas áreas apenas na época de reprodução. Em córregos há algumas espécies que colocam seus ovos em fundos de areia ou em raízes de plantas adjacentes. Em lagos ou águas oceânicas rasas, as plantas são importantes substratos para as fases iniciais das espécies que têm ovos aderentes (*Serrasalmus*, *Xenomelaniris*). Algumas espécies, como a carpa (*Cyprinus carpio*), desovam apenas em vegetação que é carregada pelas enchentes; quando este substrato não está disponível, ou não ocorre desova ou esta tem pouco sucesso. Após a eclosão, os jovens permanecem entre as plantas, onde contam com alimento abundante. Poucas espécies pertencem à guilda com desova terrestre, eliminando os ovócitos em plantas ou outro material expostos nas margens, seus embriões se desenvolvendo mesmo durante o período em que as águas baixam.

O grupo dos ocultadores de prole engloba espécies que ocultam seus ovos, de um modo ou de outro, mas não dispensam nenhum cuidado parental depois da desova. A maioria se utiliza de ambientes bênticos, onde constroem ninhos nos quais os ovos, geralmente maiores que aqueles daquelas espécies que não os ocultam, são depositados. Durante o período que antecede a desova, quando esses ninhos são construídos, um ou ambos membros do par os defendem, sendo abandonados assim que os ovócitos são depositados, fertilizados e enterrados pelas fêmeas. Algumas espécies escavam depressões (salmão e truta), enquanto outras fazem pilhas de pedras onde depositam seus ovos, que, geralmente, são maiores que os daquelas que não os ocultam. Outras espécies que ocultam a prole, como os peixes anuais da família Rivulidae, enterram seus ovos no lodo do fundo de poças, como um meio de manutenção de suas populações em ambientes que secam a cada ano; os embriões permanecem nesse estado, eclodindo apenas quando as chuvas enchem novamente as poças. Algumas espécies de trutas depositam ovos grandes e adesivos em fendas, de modo a evitar a predação. Outras, ainda, depositam seus ovos na cavidade branquial de moluscos, que oferecem aos embriões tanto proteção como oxigênio (Cyprinidae, através de um longo ovopositor), ou de crustáceos (Cyclopteridae). Esses métodos parecem ter evoluído como um meio de proteger os embriões contra a predação.

Os não guardadores que eliminam seus gametas em ambientes abertos, principalmente os pelágicos, podem apresentar comportamentos migratórios complexos relacionados à reprodução, como requisito para que ocorra desova.

Podem deslocar-se por longas distâncias, como ocorre com *Prochilodus scrofa* na bacia do rio Paraná (Godoy, 1975; Agostinho *et al.*, 1993) (Figura 3), ou *Semaprochilodus insignis* e *S. taeniurus* na bacia amazônica (Ribeiro, 1983; Vazzoler & Amadio, 1990). As migrações destas duas espécies apresentam características interessantes, estando associadas a outros aspectos comportamentais como agregação em cardumes com estrutura e comportamento

distintos ao longo de um ciclo reprodutivo; Vazzoler & Amadio (op. cit.) apresentaram um modelo de comportamento para essas espécies (Figura 4), que parece representar um mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico, do tipo estacional. O conhecimento sobre migrações reprodutivas de Characiformes da América do Sul está sumarizado e discutido em Menezes & Vazzoler (1992).

Os GUARDADORES cuidam dos ovos e embriões até que ocorra a eclosão e, muitas vezes, também das fases larvais, sendo comum apresentarem comportamentos de corte elaborados e territorialidade. Os embriões são quase sempre guardados pelos machos (com exceções entre os ciclídeos), que os protegem contra predadores, provocam correntes de água que garantem a oxigenação do ambiente e mantêm os embriões livres de materiais aderidos. Os guardadores incluem espécies que não constroem ninhos (selecionadores de substrato) e que o fazem (que desovam em ninhos).

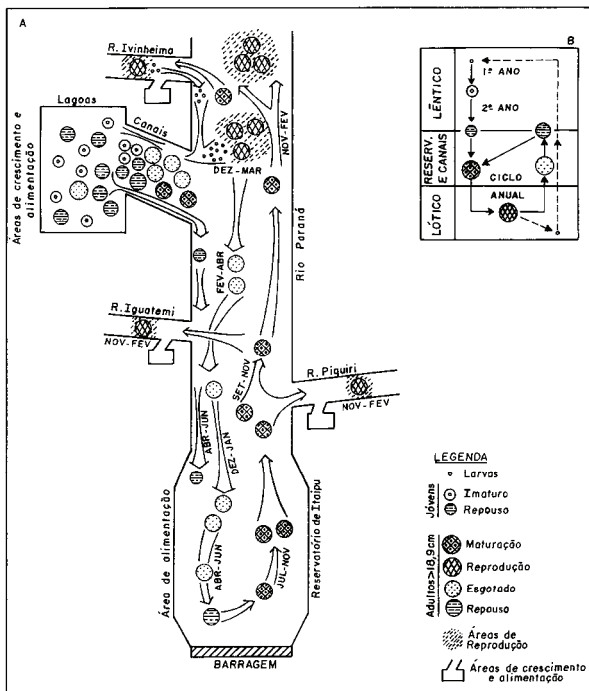


Figura 3. Modelo descritivo do comportamento de *Prochilodus scrofa* no reservatório de Itaipu, rio Paraná e seus tributários e planície de inundação, durante o ano. (Seg. Agostinho *et al.*, 1993).

Dentre os selecionadores de substrato, o macho promove a limpeza do substrato de reprodução antes de atrair a fêmea para ali desovar. Todos os representantes com respiração aérea acessória das famílias Anabantidae, Helostomatidae e Channidae desenvolveram com embriões que flutuam na superfície da água, onde os níveis de oxigênio são altos, por meio de gotas de gordura, sendo que os conjuntos flutuantes são guardados. *Copeina arnoldi* (Lebiasinidae) desova fora da água, na superfície inferior de folhas e rochas emersas, nas margens, sendo que os ovos são constantemente umedecidos, com borrifos, pelo macho.

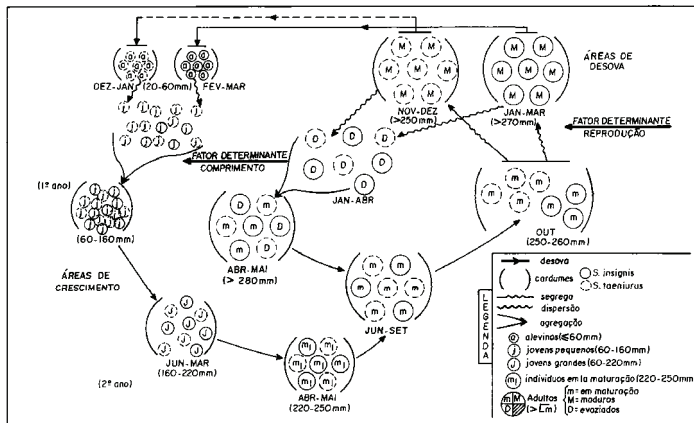


Figura 4. Esquema do modelo de comportamento de *Semaprochilodus taeniurus* e *S. insignis* no baixo rio Negro, Amazonas. (Seg. Vazzoler & Amadio, 1990)

Em *Lebiasina pleurotaenia* macho e fêmea saltam juntos, de costas, para fora da água, pressionando seus ventres no material emerso e desovando; os embriões aderem ao substrato, e os machos os mantêm úmidos borrifando água sobre eles até que ocorra a eclosão, em dois ou três dias. Vários Gobiidae têm tendência a se utilizarem de substratos rochosos, limpando a superfície de rochas planas, onde os ovos são depositados e defendidos. Os que desovam em ninhos depositam seus ovócitos em algum tipo de cavidade ou cova nas quais são fertilizados e os embriões defendidos. Os jovens são freqüentemente defendidos nos ninhos e, em algumas espécies, os pais mantêm os cardumes de jovens ao seu redor por certo período de tempo. Os machos do "peixe-de-briga" *Betta splendens* (Belontiidae) constroem ninhos flutuantes de bolhas de espuma onde são colocados

os ovos e embriões, na superfície da água ou são tomados e cuspidos neles pelos machos. Os tipos mais comuns de ninhos são depressões rasas, em fundos de cascalho e rochas, construídas e defendidas pelos machos territoriais. Muitos Centrarchidae constroem ninhos deste tipo, freqüentemente em colônias; os machos defendem os embriões e jovens até que eles estejam suficientemente ativos para abandonarem os ninhos. Em locais onde o fundo é lodoso, os ninhos são construídos de agregações de material vegetal frouxo, onde os ovos são colocados. Poucas espécies constroem ninhos em fundos de areia, e tanto os ovos como embriões possuem adaptações para reduzir a probabilidade de serem sufocados, sendo semiflutuantes ou manuseados pelos pais durante um período de tempo considerável. Em alguns ciclídeos, como a tilápia, os ovos são colocados e incubados em uma depressão, mas os jovens são cuidados, por ambos os pais, em uma ou mais depressões adicionais construídas próximo. Representantes das famílias Gobiidae e Cottidae, membros de Stichaeidae e Pholidae, habitantes de regiões intertidais, e vários membros de famílias de água doce como Cyprinidae, Ictaluridae e Percidae, constroem ninhos em grutas, cavidades ou tocas. Os primeiros são típicos de peixes de riachos, onde os constroem na parte inferior de rochas, no meio da correnteza, onde o suprimento de oxigênio é satisfatório. Alguns Cottidae e vários Percidae depositam seus ovos em conjunto, no teto desses abrigos, e guardam seus embriões até a eclosão. Muitos bagres grandes depositam seus ovos em cavidades e objetos submersos sendo os embriões guardados pelos machos, que continuam a fazê-lo com os cardumes de jovens por uma ou mais semanas depois que estes abandonam os ninhos. O pulmonado sul-americano *Lepidosiren paradoxa* constrói um longo buraco no lodo, onde introduz folhas mortas e capim; os ovos são guardados pelo macho que, para prover o oxigênio necessário, apresenta as nadadeiras pélvicas altamente vascularizadas, capazes de liberar oxigênio para a água próxima aos embriões. *Amphiprion akallopisos* (Pomacentridae) utiliza-se de um invertebrado para proteger seus ovos, colocando-os na base de uma anêmona do mar, e guardando seus embriões até que ocorra a eclosão, não sendo afetados pelos cnidócitos dos tentáculos da anêmona.

A seção etológica dos CARREGADORES engloba as espécies que carregam embriões, e algumas vezes jovens, externa (carregadores externos) ou internamente (carregadores internos).

Os mecanismos utilizados pelos carregadores externos exibem uma ampla gama de variedades, incluindo transferência da prole de um local para outro, auxiliares da prole e aquelas que carregam os embriões e/ou jovens na boca, na câmara branquial e em bolsas especiais. Dentre os que transferem a prole de local, que mantém ligações com os embriões por um curto tempo até que um local adequado para colocá-los seja encontrado, são conhecidos, principalmente, representantes de poucas famílias de bagres sul-americanos e uns poucos ciprinodontóides, como *Oryzias latipes*, na qual um conjunto de embriões fica ligado ao ventre da fêmea até que ela o deposite em uma planta ou ocorra a eclosão. Nos auxiliares da prole, os embriões permanecem ligados a seus pais até a eclosão, sendo que o local mais comum de ligação é o ventre; este hábito é característico das famílias Aspredinidae e Loricariidae, de cascudos sul-americanos, nas quais se desenvolve, no ventre das fêmeas, uma camada de pele esponjosa, à qual os ovos aderem após serem fertilizados, sendo que, eventualmente, cada um pode ser rodeado por um pedúnculo de tecido vascularizado, que cresce da pele da prole. Em *Loricaria* a ligação ocorre com o lábio inferior do macho. Nos Syngnathidae (peixe-cachimbo, cavalo-marinho) ocorre uma variedade de formas, com carregadores na pele, bolsas abertas no ventre, e bolsas fechadas com apenas uma abertura, como nos cavalos marinhos. Nestes, após um longo período de corte, as fêmeas depositam os ovócitos na bolsa (marsúpio) do macho por meio de um oviduto, os quais são fertilizados à medida que entram na mesma, onde cerca de 25 a 150 embriões podem ser incubados. Após eclosão dos ovos, os embriões são carregados na bolsa até que sejam capazes de nadar ativamente, época em que são expelidos pelo macho. Aqueles que carregam a prole, na boca, incluem famílias bastante diversas como Ariidae (bagres marinhos), Cichlidae, Apogonidae e Osteoglossidae (aruanã). Carregam grandes embriões com vitelo até que ocorra a eclosão e, também, os embriões livres; mesmo depois que se tornam ativos, os jovens podem manter íntima associação com o membro parental por certo período de tempo, podendo fugir para dentro da cavidade bucal quando ameaçados. Nos Cichlidae, usualmente, as fêmeas carregam os embriões, os quais ela toma rapidamente depois de desovar. Como forma extrema desta guilda, temos aquelas espécies que carregam a prole na câmara branquial, da família Amblyopsidae, peixes de caverna norte-americanos.

No grupo etológico dos carregadores internos, a fecundação sempre é interna e as fêmeas carregam os embriões e/ou jovens. Do

mesmo modo que no grupo anterior, ocorre ampla gama de variação nos mecanismos, desde a liberação dos embriões após a fecundação, até a incubação interna dos mesmos, sendo os nutrientes fornecidos pela mãe. Os integrantes deste grupo produzem, tipicamente, um pequeno número de jovens grandes e ativos, uma estratégia característica de certas famílias de peixes ósseos como Poecilliidae e Embiotocidae. Os comportamentos de corte não são regra geral, sendo pouco conhecidos entre os pecilídeos, nos quais o aspecto mais importante para os machos terem sucesso na copulação parece ser a persistência. Em contraste, alguns Embiotocidae têm comportamento de corte elaborado, os machos estabelecendo territórios reprodutivos para atraírem as fêmeas que passam.

Os carregadores internos facultativos são representados por espécies de poucas famílias de ciprinodontídeos, nas quais poucos ovócitos retidos pelas fêmeas são acidentalmente fertilizados durante o processo normal de desova no substrato, tendo um curto período de desenvolvimento embrionário antes de serem liberados. Alguns teleosteos eliminam os embriões logo após a fecundação, como em *Tomeurus gracilis* (Poecilliidae), que não provê nutrição interna para seus jovens; outros os retêm até que possam ser eliminados como larvas já com capacidade de natação, como em *Sebastes* spp (Scorpenidae). Esta estratégia permite a proteção dos jovens durante o estágio de desenvolvimento mais vulnerável, apesar da fecundidade ser relativamente alta. Em alguns Embiotocidae os jovens obtêm nutrientes, no ovário da mãe, através de um íntimo contato entre suas longas nadadeiras e a parede do ovário. Os embriões de goodeídeos desenvolvem expansões da região anal, semelhantes à placenta (trofotenia). Muitos embriões de pecilídeos têm um tecido pericardial extremamente vascularizado que se enlaça em torno do "pescoço" e está em íntimo contato com a parede do ovário. O número de jovens produzidos por fêmea é pequeno, apesar de nos pecilídeos várias gerações, em diferentes estágios de desenvolvimento, poderem ocorrer de uma vez, de modo que a produção de jovens seja quase contínua, quando as condições são favoráveis.

PROPORÇÃO SEXUAL

A proporção sexual em peixes varia ao longo do ciclo de vida em função de eventos sucessivos, que atuam de modo distinto sobre os indivíduos de cada sexo.

A mortalidade é um dos fatores que podem atuar de modo diferencial sobre machos e fêmeas, determinando o predomínio de indivíduos de um dos sexos nas diferentes fases de desenvolvimento. O crescimento é outro, determinando diferenças na proporção sexual, em função de crescimento diferencial entre machos e fêmeas. Em muitos casos observa-se, para a população como um todo, uma proporção de 1:1 mas, quando a análise é aprofundada em nível de classes de comprimento, pode ocorrer predomínio de fêmeas nas classes de comprimentos maiores, em função destas apresentarem taxa de crescimento maior que os machos e, como consequência, atingirem comprimentos superiores para uma mesma idade.

Em outros casos, um comportamento diferencial dos indivíduos, durante um evento do ciclo de vida, pode determinar a predominância de indivíduos de um dos sexos. Por exemplo, Alheit *et al.* (1984) relatam que para a anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), fêmeas com ovários apresentando ovócitos já hidratados, prontas para desovarem, parecem atrair os machos, formando-se "cardumes de desova", que se segregam do cardume normal durante a noite, período em que ocorre a desova, com predominância de machos. Vazzoler *et al.* (1989a) constataram que, em *Semaprochilodus insignis* e *S. taeniurus* do baixo rio Negro, a proporção sexual das populações como um todo é 1:1; entretanto, a análise da variação temporal dessa proporção evidenciou que ocorrem diferenças significativas em determinados meses do ano; em outubro, novembro e março para *S. insignis*, e em junho, agosto e outubro para *S. taeniurus*. As autoras, na época, não levantaram nenhuma hipótese para explicar tais diferenças; entretanto, à luz de conhecimentos posteriores sobre o comportamento dessas espécies, relativos à agregação de indivíduos das duas espécies em cardumes multiespecíficos, e sua segregação para reprodução (Vazzoler & Amadio, 1990), tais diferenças devem ser determinadas pelo comportamento reprodutivo das mesmas (Figura 5).

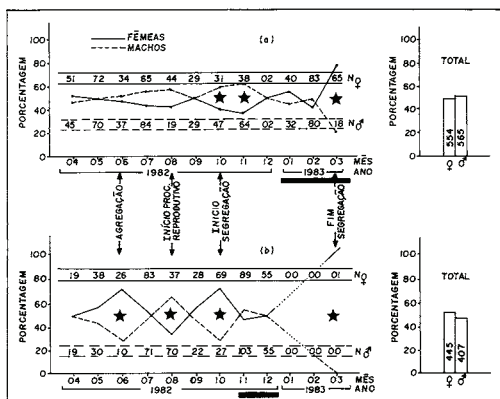


Figura 5. Variação temporal da proporção entre fêmeas e machos, para *Semaprochilodus taeniurus* (a) e *S. insignis* (b) no baixo rio Negro, Amazonas. (Seg. Vazzoler *et al.*, 1989a, modificado). Os asteriscos indicam as proporções significativamente diferentes (χ^2 ; nível de 5%); os números de indivíduos estão indicados nas barras horizontais e verticais; as barras abaixo dos meses indicam os períodos de reprodução; entre os dois gráficos estão indicadas as fases comportamentais, segundo Vazzoler & Amadio (1990).

Os estudos sobre proporção sexual necessitam ser aprofundados, com análises mais diversificadas que aquelas realizadas comumente pela maioria dos autores, de modo a se evidenciar aspectos mais detalhados da composição das populações com relação à proporção sexual e buscar as causas que determinam variações a esse nível; tais estudos devem abordar análises da proporção sexual por classe de comprimento e por fase de desenvolvimento gonadal.

FASES DE DESENVOLVIMENTO OVOCITÁRIO

As células germinativas femininas, ou ovogônias, passam por profundas modificações durante seu desenvolvimento, podendo-se caracterizar fases ao longo desse processo. Essas fases recebem denominações distintas por diferentes autores. Serão aqui referidas com duas denominações: a primeira, comumente utilizada para peixes marinhos no Brasil (Vazzoler e outros), e a segunda, entre parêntesis, correspondente à terminologia adotada por Yamamoto (1956), utilizada, mais comumente, para peixes de água doce (Agostinho e outros).

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- FASE I: *Células germinativas jovens (Cromatina-nucleolar)*: essas células aparecem grupadas em "ninhos" inseridos nas lamelas ovíferas, em regiões vascularizadas; seu citoplasma é escasso, o núcleo arredondado, intensamente basófilo, geralmente com um único nucléolo de posição central. Podem ser ovogônias ou ovócitos nas primeiras fases de desenvolvimento, de tamanho muito reduzido. São visíveis em ovários "virgens", em repouso e nas últimas etapas dos ovários em recuperação (Figura 6);
- FASE II: *Ovócitos do estoque de reserva (Perinucleolar)*: separam-se do grupamento em "ninho", provavelmente, devido ao aumento de seu volume. O citoplasma é bem definido e mais basófilo que na fase anterior; o núcleo apresenta, inicialmente, 1 ou 2 nucléolos esféricos e intensamente basófilos, que se vão tornando mais numerosos e volumosos, migrando para a periferia nuclear. Estão presentes em gônadas em todos os estádios de maturidade, sendo inicialmente arredondados e, posteriormente, devido à pressão de uns contra os outros aparecem triangulares, retangulares ou ovais. Destes ovócitos do "estoque de reserva" irão originar-se as populações celulares que vão iniciar a vitelogênese (Figura 7);
- FASE III: *Ovócitos com vitelogênese lipídica (Formação da vesícula vitelínica)*: a vitelogênese, processo celular pelo qual o citoplasma acumula substâncias de reserva para posterior utilização na alimentação do embrião, caracteriza-se por um acelerado crescimento citoplasmático. Ocorre a vacuolização do citoplasma, que representa a deposição lipídica; esta pode iniciar-se no citoplasma cortical, próximo à membrana celular (*Sardinella brasiliensis*, *Urophycis brasiliensis*, *Eucinostomus argenteus*, *Brycon cephalus*, *Pimelodus maculatus*, *Geophagus brasiliensis*, *Salminus maxillosus*), ou no citoplasma perinuclear (*Pellona castelnaena*, *Merluccius hubbsi*, *Micropogonias furnieri*, *Diplectrum radiale*, *Plagioscion squamosissimus*, *Cichla ocellaris*,

Geophagus surinamensis), invadindo todo o citoplasma (Chaves, 1991). O núcleo cresce, mas não na mesma proporção do citoplasma, contendo vários nucléolos alongados e achatados (evidência de intensa síntese), localizados na periferia do núcleo, nem sempre bem identificados. Observa-se o surgimento de uma película acidófila contínua, que é a membrana vitelina, acelular, acoplada à membrana citoplasmática do ovócito. Esta aparece rodeada por uma camada de células foliculares, com núcleo de posição central, um nucléolo e citoplasma basófilo. O conjunto ovócito + membrana vitelina + camada de células foliculares é chamado de *folículo ovocitário*, que é a unidade fundamental do ovário. Estes ovócitos ocorrem em ovários em estágio de maturação inicial (Figuras 8 A,B);

FASE IV: *Ovócitos com vitelogênese lipídica e protéica: (Vitelogênese)*: o aparecimento de deposição de proteínas na forma de plaquetas acidófilas, geralmente a partir da periferia do citoplasma, marca o início desta fase. Esses grânulos avançam centripetamente, empurrando os vacúolos para o centro da célula. O núcleo continua mantendo as características da fase anterior, apenas com contorno um pouco irregular. A membrana vitelina torna-se mais espessa e as células foliculares crescem e tornam-se mais alongadas e evidentes (Figuras 9 A,B);

FASE V: *Ovócitos com vitelogênese completa (Maduro)*: o ovócito aumenta rapidamente de tamanho, em função do aumento acelerado do número de grânulos de vitelo acidófilo. Já não mais se percebem as vesículas lipídicas; os grânulos protéicos aumentam de tamanho, mudando totalmente o aspecto do ovoplasma. A basofilia desaparece quase totalmente. O núcleo mantém suas características, com nucléolos bem pequenos, perde sua forma esférica e contrai-se. A membrana vitelina pode tornar-se mais espessa e apresentar estrias de disposição radial, visíveis sob grandes aumentos, quando pode ser denominada de

"zona radiata"; as células foliculares passam a constituir uma paliçada regular, achatando-se no final desta fase. Aparentemente, são as células mais maduras observadas na linhagem germinativa, ocorrendo em ovários em maturação avançada (nos peixes marinhos) ou maduros (nos de água doce). Quando os ovócitos atingem esta fase inicia-se a desintegração e migração do núcleo para onde será o polo animal da célula. Em peixes de água doce, esses ovócitos estão prontos para serem eliminados do folículo. Nos marinhos, entretanto, ocorre mais uma fase, em que se verifica a hidratação desses ovócitos, poucas horas antes de sua eliminação (Figuras 10 A,B);

FASE VI: *Ovócitos em hialinização* (Não referida por Yamamoto, *op. cit.*): mostram-se muito modificados. Sua característica é a hidratação sofrida pelo citoplasma, que faz com que ocorra coalescência dos grânulos de vitelo que, então, parecem maiores e sem individualidade, dando ao citoplasma um aspecto manchado róseo, com intensidades distintas, ao lado de outras manchas mais basófilas, que evidenciam o local onde originalmente se encontrava o núcleo, na região central do citoplasma. Além disso, ocorre um marcado aumento em seu volume; segundo Chaves (1989), esse volume sofre um incremento de 6 a 8 vezes. Os vacúolos lipídicos, já concentrados na fase anterior, condensam-se em uma ou poucas gotas centrais que migram, depois, para o polo vegetativo da célula. O núcleo, agora basófilo, aparece com contornos altamente irregulares, em função da desintegração da carioteca, sofrendo migração para o pólo animal. As células foliculares aparecem aplanadas. Tais ovócitos constituem-se nos mais avançados, estando prontos para serem eliminados. Foram evidenciados apenas em ovários maduros de peixes marinhos e anádromos (*Anchoviella*) (Figura 11).

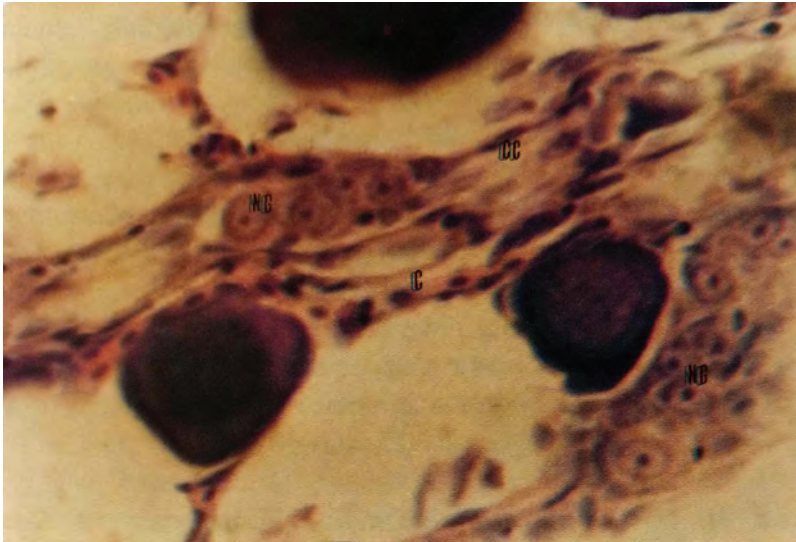


Figura 6. *Células germinativas jovens* (fase I): ninhos de células germinativas jovens (NG), capilares (C) e células conjuntivas (CC). (Aum. 600X).

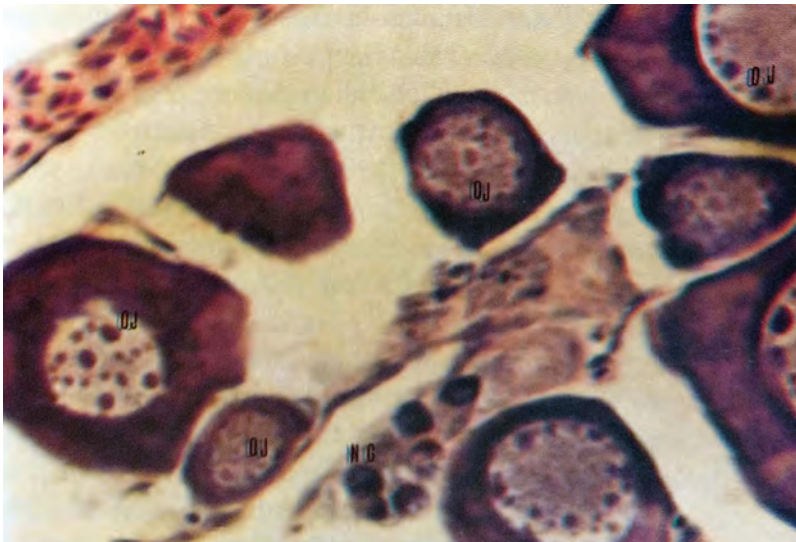


Figura 7. *Ovócitos do estoque de reserva* (fase II): ovócitos jovens (OJ) em diferentes etapas (note-se o grande número de nucléolos) e ninho de células germinativas (NG). (Aum. 600X).

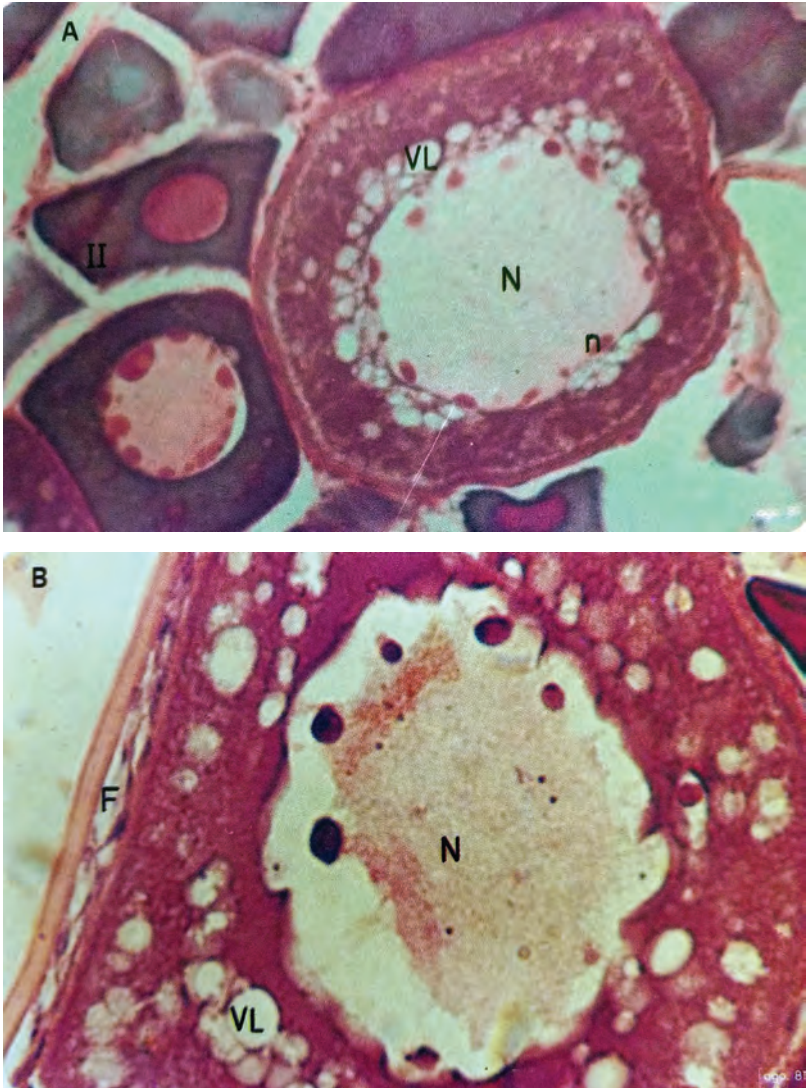


Figura 8. Ovócitos com vitelogênese lipídica (fase III): A - ovócito com vitelogênese lipídica incipiente, com vacúolos lipídicos (VL); N = núcleo; n = nucléolos. (Aum. 745X). B - detalhe de ovócito na fase III avançada; N = núcleo com contorno irregular; VL = vacúolos lipídicos; F = células foliculares. (Aum. 745X).

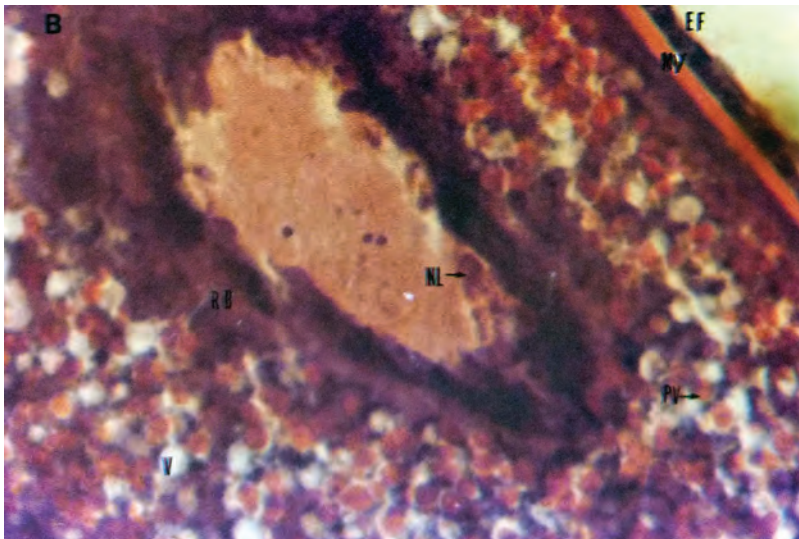
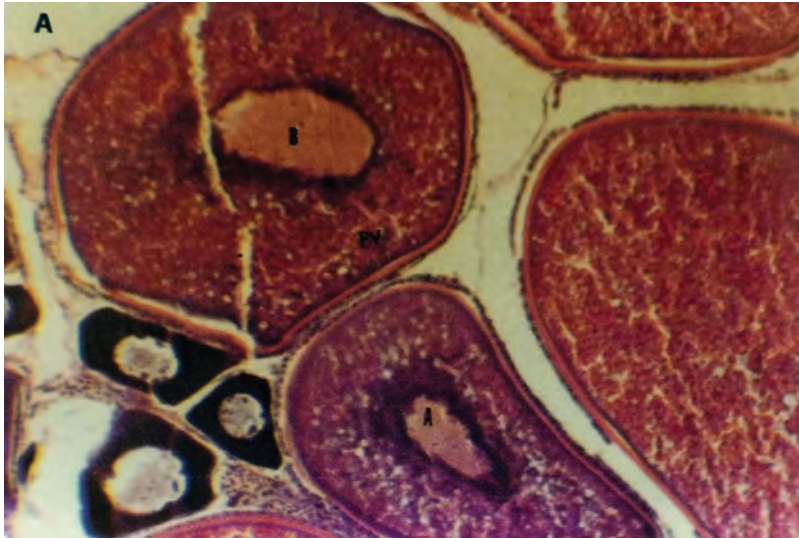


Figura 9. *Ovócitos com vitelogênese lipídica e protéica (fase IV):* A - ovócitos com vacúolos e plaquetas vitelinas (PV) típicos, em duas etapas sucessivas de desenvolvimento (A,B). (Aum. 150X). B - Detalhe de um ovócito na fase IV, mostrando vacúolos (V) e plaquetas vitelinas (PV), a membrana vitelina (MV) e o epitélio folicular (EF), a região basófila perinuclear (RB) e nucléolo (NL). (Aum. 600X).

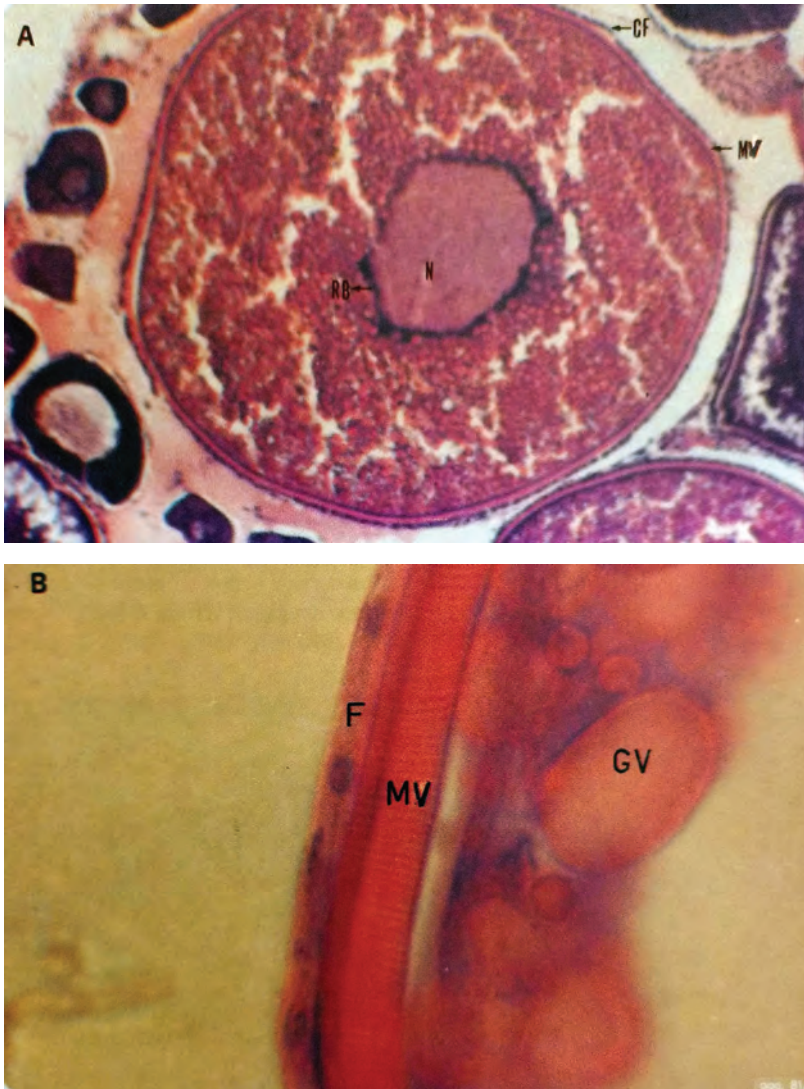


Figura 10. *Ovócitos com vitelogênese completa* (fase V): A - ovócito maduro, observando-se faixa de citoplasma basófilo (RB) apenas as redor do núcleo (N), a membrana vitelina (MV) espessada e a paliçada de células foliculares (CF). (Aum. 150X). B - Detalhe da membrana vitelina (MV) de um ovócito maduro com sua estrutura radiada, aparecendo células foliculares (F) e grânulos de vitelo (GV). (Aum. 1863X).

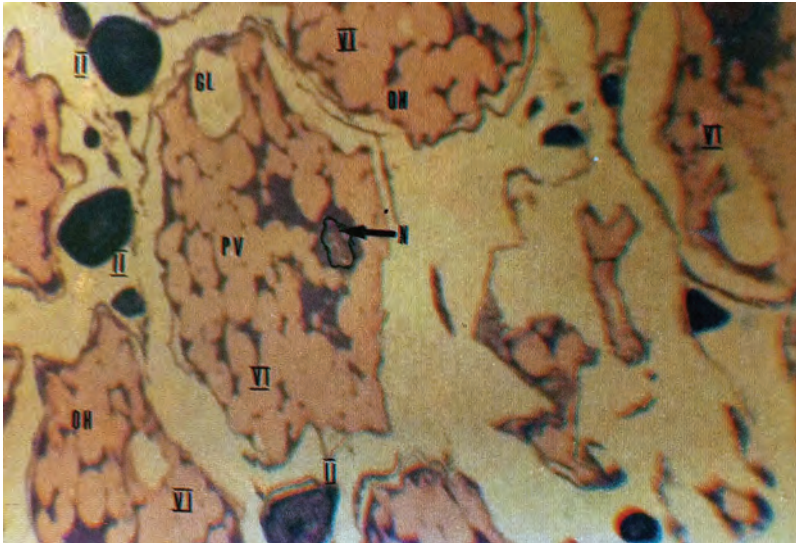


Figura 11. Ovócitos em hialinização (fase VI): ovócitos em hialinização (OH), com citoplasma hidratado, plaquetas vitelinas (PV) sem individualidade, gota única de lipídeos (GL) e núcleo (N) de contorno irregular. (Aum. 600X).



Figura 12. *Corpos foliculares ou folículos pós-ovulatórios*: corpo folicular constituído por cordões celulares (setas) unido à lamela ovígera (LO), e vaso sanguíneo (V). (Aum. 298X).

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Outras estruturas derivadas estão presentes no ovário:

- i. *Corpos foliculares ou folículos pós-ovulatórios* (Figura 12): originam-se das células foliculares, a partir dos folículos vazios (pós-desova). As células foliculares começam a hipertrofiar-se, penetrando no espaço antes ocupado pelo ovócito, constituindo um corpo formado por cordões contíguos de células, os quais, dobrados em todas as direções, ocupam a cavidade folicular; estas células, apresentam-se retangulares, com citoplasma basófilo e ligeiramente granular;
- ii. *Folículos atrésicos em absorção* (Figura 13): por não terem sido eliminados ou por outras razões fisiológicas, alguns ovócitos sofrem processos degenerativos, sendo desintegrados e absorvidos. Ocorre perda de turgidez celular, ruptura da zona pelúcida ou membrana vitelina, os grânulos de vitelo, quando presentes, perdem sua individualidade constituindo uma massa amorfa de substância acidófila. Os núcleos emitem prolongamentos no citoplasma e desintegram-se rapidamente; ocorrem células da linhagem linfocitária e macrófagos. São encontrados, mais comumente, em ovários nos estádios em maturação, maduros e parcialmente ou totalmente esvaziados;
- iii. *Corpos residuais* (Figura 14): em alguns ovários, mais comumente em maturação final, maduros e esvaziados, ocorrem pequenos corpos maciços de células poliédricas, grandes, com núcleos excêntricos e citoplasma de cor marrom, sem afinidade pelos corantes mais comumente utilizados (HE), rodeados por delgada lâmina de células conjuntivas. Essa figuras, denominadas de "*corpos residuais*", podem ser resultado dos processos como os descritos nos dois itens anteriores.

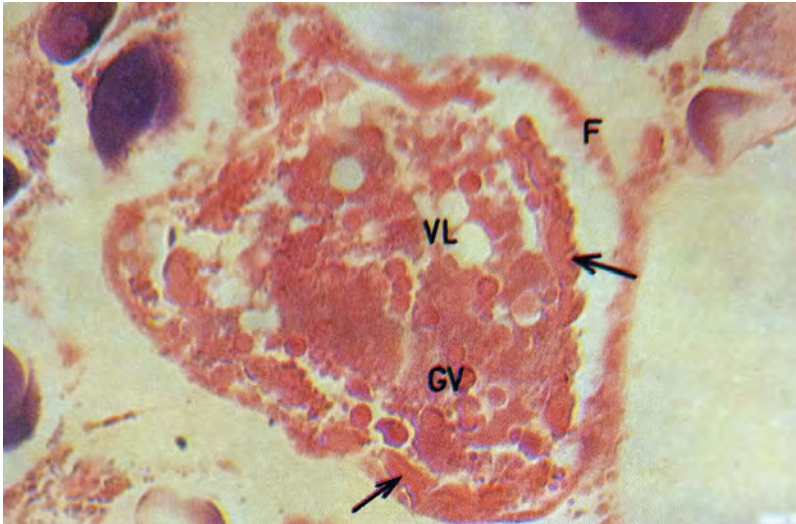


Figura 13. *Folículos atrésicos*: folículo em absorção, mostrando a desintegração da membrana vitelina (setas), que se apresenta quebrada, o aspecto geral do citoplasma com grânulos de vitelo (GV) e vacúolos lipídicos (VL), e células foliculares (F). (Aum. 298X).

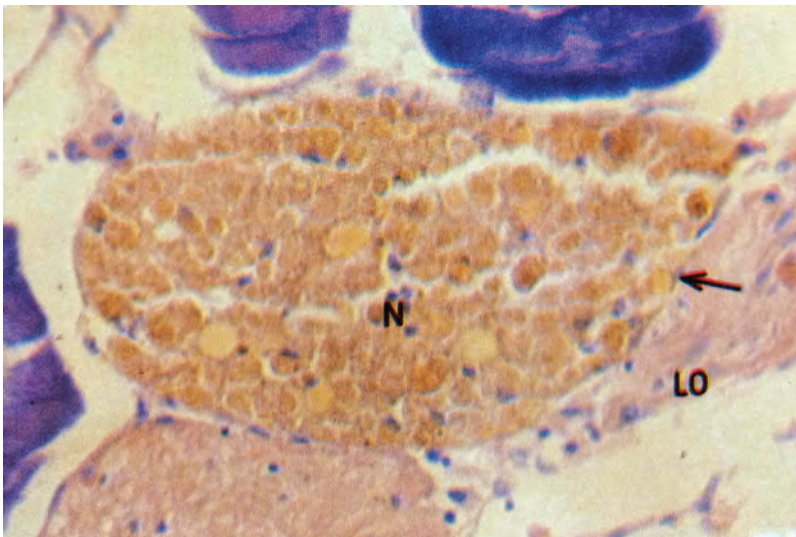


Figura 14. *Corpo residual*: aspecto de um corpo residual colado a uma lamela ovígera (LO), contendo células em tons amarronzados, com núcleos excêntricos (N), e rodeado por uma delgada camada de células conjuntivas (seta). (Aum. 745X).

TIPO DE DESOVA

O tipo de desova de um peixe é determinado pela interação entre dinâmica do desenvolvimento ovocitário, frequência de desovas dentro de um período de reprodução e do número desses períodos durante sua vida. Podemos dizer que, em última instância, o tipo de desova é o modo como as fêmeas liberam os ovócitos maduros dentro de um período reprodutivo. Assim, não pode ser caracterizado unicamente pela dinâmica do desenvolvimento ovocitário ou pelas fases ovocitárias presentes em um ovário, dependendo, basicamente, de como ocorre a seqüência de eliminação daqueles lotes de ovócitos presentes no mesmo.

Segundo Marza (1938, *apud* Wallace & Sellman, 1981), ocorrem os seguintes mecanismos de desenvolvimento ovocitário:

- . *Sincrônico em um grupo*: as células ovocitárias existentes nos ovários maturam concomitantemente, sendo eliminadas de uma só vez durante o período de desova (Figura 15A);
- . *Sincrônico em dois grupos*: a cada período de reprodução evidenciam-se dois lotes de ovócitos dentro dos ovários - o dos ovócitos do estoque de reserva e aquele dos ovócitos que irão maturar sincronicamente e serem eliminados no período de desova (Figura 15B);
- . *Sincrônico em mais de dois grupos*: neste mecanismo, ao lado do lote de ovócitos do estoque de reserva, evidenciam-se lotes de ovócitos em distintas fases de desenvolvimento, sendo que os ovócitos que compõem cada lote se desenvolvem sincronicamente e, à medida que aqueles do lote mais desenvolvido atingem a maturação completa, são eliminados (Figura 15C);
- . *Assincrônico*: neste caso, dentro dos ovários, não se evidenciam lotes, estando presentes ovócitos em todas as fases de desenvolvimento, ocorrendo sua eliminação à medida que vão atingindo a maturação completa (Figura 15D).

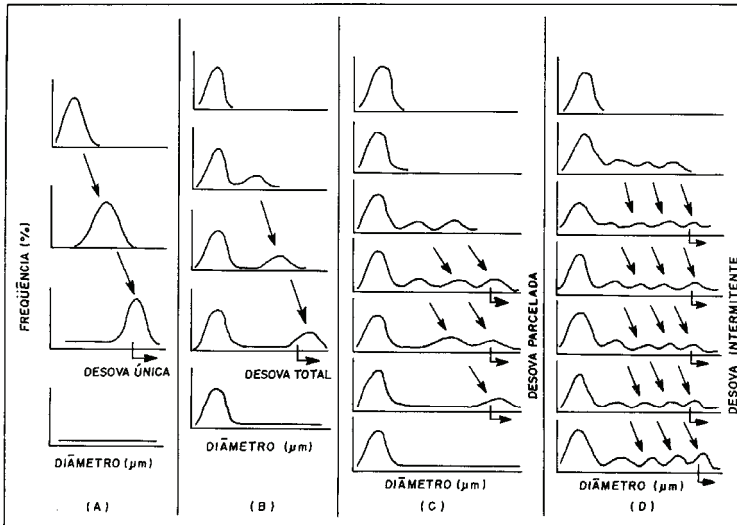
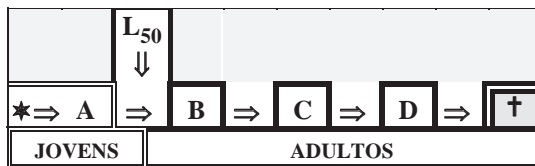


Figura 15. Representações esquemáticas das distribuições de freqüência de diâmetros de ovócitos durante o processo de desenvolvimento ovocitário em espécies com: (A) desenvolvimento sincrônico em um grupo; (B) sincrônico em dois grupos; (C) sincrônico em mais de dois grupos; (D) assincrônico.

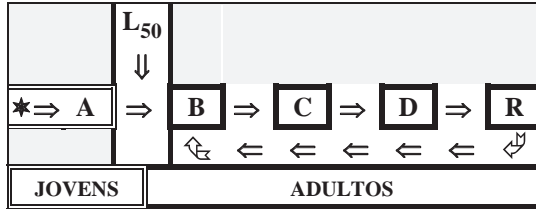
Tendo em vista esses mecanismos de desenvolvimento ovocitário, podemos considerar que:

- I. o desenvolvimento "*sincrônico em um grupo*" implica que a espécie desova uma única vez durante seu período de vida, pois não restam, nos ovários, ovócitos de reserva para desovas subsequentes; esse mecanismo caracterizaria uma desova **ÚNICA** (espécies semélparas);

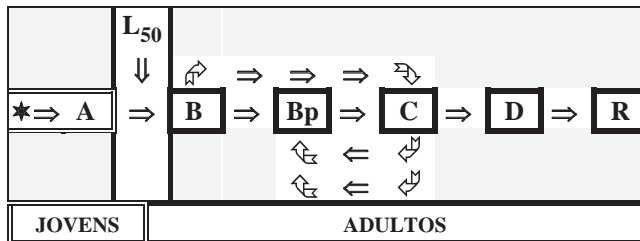


Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- II. o mecanismo de desenvolvimento "*sincrônico em dois grupos*" ocorre em espécies que desovam periodicamente durante sua vida, sendo que a cada período apenas um lote de ovócitos é eliminado; nestes casos, teríamos desova *TOTAL*;



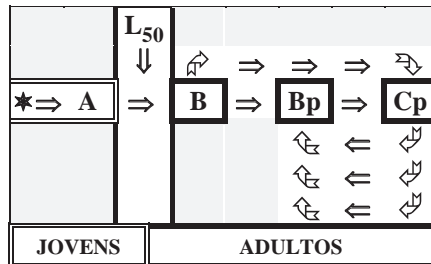
- III. quando a espécie apresenta o mecanismo de desenvolvimento "*sincrônico em mais de dois grupos*", os ovócitos que compõem cada lote se desenvolvem sincronicamente e, à medida que aqueles lotes mais desenvolvidos atingem a maturação completa, são eliminados; desse modo, a cada período de desova, verifica-se a eliminação sucessiva de lotes de ovócitos maduros. Nestes casos, o número de lotes intra-ovarianos é de, no mínimo, três, podendo atingir mais de uma dezena. Este caso ocorre em espécies que desovam periodicamente durante sua vida, sendo que em cada período um número *n*, igual ou maior que 2, de lotes de ovócitos maduros são eliminados, caracterizando-se uma desova *MÚLTIPLA* ou *PARCELADA*.



Alguns mecanismos paralelos podem ocorrer:

(1) Foucher & Beamish (1980) mostraram, em *Merluccius productus*, que apesar de ocorrerem nos ovários várias classes de diâmetros de ovócitos, a desova não ocorre parceladamente, havendo a eliminação do lote de ovócitos mais desenvolvidos e a absorção de todos os outros lotes; (2) Andrianov & Lisovenko (1983) evidenciaram, *Merluccius gayi peruanus*, que apesar de estarem presentes nos ovários alguns grupos modais de diâmetros de ovócitos, quando aquele mais avançado atinge o desenvolvimento completo não é eliminado, mas fica estacionário até que os demais atinjam essa mesma fase de desenvolvimento sendo, então, todos eliminados em conjunto. Nestes dois casos, a simples análise das distribuições de diâmetros de ovócitos ou de lâminas histológicas sugeriria desova múltipla (parcelada), conduzindo para uma conclusão errônea, pois na realidade a desova, para estas espécies, é total. Assim, os ovócitos que compõem cada lote se desenvolvem sincronicamente até que o desenvolvimento daquele mais avançado se complete, ocorrendo, então, um dos mecanismos descritos acima, ou algum outro ainda não descrito, que determinam que, apesar do desenvolvimento ovocitário ser do tipo *sincrônico em mais de dois grupos*, a desova é do tipo *TOTAL*. Acreditamos que poucos casos deste tipo são descritos na literatura por escassez de trabalhos que obedeçam a uma metodologia suficientemente rígida para detectá-los. Suzuki (1992) supõe que esse mecanismo ocorra para 13 espécies de teleósteos da bacia do alto rio Paraná, denominando-o, entretanto, de assincrônico acumulativo.

IV. nas espécies em que ocorre o mecanismo de desenvolvimento "assincrônico" não se evidenciam períodos de reprodução definidos, uma vez que a liberação dos ovócitos maduros é contínua durante a vida dos indivíduos, caracterizando-se casos de desova *INTERMITENTE*. Estes seriam casos extremos de desova múltipla.



A desova parcelada (múltipla ou em lotes) representa um mecanismo através do qual determinadas espécies aumentam o número de ovócitos que produzem em um período de reprodução, a níveis muito mais elevados que aqueles que poderiam ser predizíveis pelo seu porte, considerando-se que a fecundidade é relacionada ao comprimento do peixe. *Sardinella brasiliensis* (sardinha), um clupeídeo marinho pelágico de médio porte ($L_{\max}=26\text{cm}$), elimina lotes com cerca de 21.000-36.000 ovócitos a um intervalo estimado de 2 dias (Isaac-Nahum et al, 1988), durante o período reprodutivo que vai de novembro a março; assim, considerando-se apenas o pico da desova, que ocorre em dezembro-janeiro, uma fêmea pode eliminar 30 lotes, num total de 630.000 a 1.080.000 ovócitos. Dias (1989) estimou a fecundidade por lote em 38.182 ovócitos, eliminados a intervalos de 4-5 dias, com a eliminação de até 36 parcelas. O valor da relação gonadossomática em fêmeas prontas para desovar (com lote de ovócitos hidratados nos ovários) pode atingir 25%, ou seja, os ovários, no momento que precede a eliminação de cada lote de ovócitos maduros, representam 25% do peso total da fêmea. Os custos energéticos da desova múltipla são bastante elevados, determinando queda ou parada do crescimento durante o período em que os ovócitos estão sendo produzidos, podendo, também, aumentar a taxa de mortalidade.

As espécies que apresentam desova total, por outro lado, eliminam apenas um lote de ovócitos maduros em um intervalo de tempo relativamente curto, de horas ou poucos dias, sendo que o lote seguinte só irá maturar no período reprodutivo seguinte. Em ambientes tropicais este tipo de desova é exibido, em geral, por espécies que realizam longas migrações reprodutivas, como *Prochilodus scrofa* (curimba), um proquilodontídeo de água doce, de grande porte ($L_{\max}=77,9\text{cm}$), que elimina até 1.600.000 ovócitos em uma estação de desova, e *Salminus maxillosus* (dourado), um caracídeo de grande porte ($L_{\max}=77,6\text{cm}$), de água doce, que elimina até 2.600.000 ovócitos; os valores máximos da RGS registrados para essas duas espécies são, respectivamente, 20% e 16%.

Fica evidente que a complexidade para a determinação do tipo de desova de uma espécie tem sido subestimada nos estudos sobre reprodução de peixes, baseados, em sua grande maioria, nas freqüências de estádios de maturidade avaliados macroscopicamente,

suficientes apenas para indicar o(s) período(s) de reprodução, e em distribuições de frequência de diâmetros de ovócitos de ovários dissociados e/ou em cortes histológicos, que refletem o mecanismo de desenvolvimento ovocitário, e não o tipo de desova.

Na fase atual de conhecimento, os estudos sobre tipo de desova passam a exigir um delineamento amostral que cubra a área de reprodução da espécie, com coletas a curtos intervalos de tempo durante todo o período de reprodução e acompanhamento histológico dos eventos que ocorrem durante o processo de maturação final dos ovários e eliminação dos ovócitos maduros.

DESENVOLVIMENTO OVARIANO

Durante o desenvolvimento ovariano, as células ovocitárias evoluem de uma fase pré-vitelogênica, constituída pelas células germinativas jovens e ovócitos do estoque de reserva, na qual o citoplasma se mostra basófilo nas preparações histológicas, para uma fase vitelogênica desencadeada pela ação de hormônios hipofisários (veja PERÍODO REPRODUTIVO). Apesar do desenvolvimento ovariano ser um processo contínuo e cíclico, ele é descrito em fases artificiais, os estádios de maturidade, sendo que o número desses estádios varia de acordo com o tipo de desova e o grau de conhecimento sobre o processo reprodutivo de cada espécie. Uma escala de aplicação geral está descrita abaixo:

ESTÁDIO A: IMATURO OU VIRGEM (Figura 16A,B) - os ovários são muito pequenos, ocupando menos de 1/3 da cavidade celomática; são filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização; não se observam ovócitos a olho nu. As gônadas não atingem o poro genital, estando ligadas a este pelos ovidutos, de diâmetro muito reduzido. Histologicamente são caracterizadas pela organização, apresentando lamelas ovíferas em disposição quase paralela, que partem da região da cápsula, próximo aos grandes vasos; estas lamelas são recobertas por células basófilas, os ovócitos do estoque de reserva (fase II). Em algumas regiões do

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

epitélio germinativo, em geral próximas aos pequenos vasos, aparecem, sob maiores aumentos, ninhos de células germinativas jovens (fase I), às vezes em divisão;

ESTÁDIO B: EM MATURAÇÃO (Figuras 17 e 18) - os ovários são maiores, ocupando de 1/3 a 2/3 da cavidade celomática, intensamente vascularizados, aproximando-se mais do poro genital, sendo que o oviduto apresenta-se como uma lâmina delgada, em forma de tubo, transparente e vazia. A olho nu observam-se ovócitos opacos, pequenos e médios. Histologicamente esta fase de desenvolvimento gonadal caracteriza-se por apresentar ocorrência simultânea de várias fases ovocitárias (II, III e IV); inicialmente aparecem ovócitos do estoque de reserva (II) e em vitelogênese lipídica (III) e, posteriormente, estas evoluem para a fase de vitelogênese lipídica e protéica (IV), mantendo-se as fases II e III. Nas fases finais podem aparecer alguns ovócitos com vitelogênese completa (V); ocorrem, freqüentemente, ovócitos em absorção. Histologicamente este estágio poderia ser dividido em dois subestádios: EM MATURAÇÃO INICIAL (B_1), pela presença marcante de ovócitos nas fases II e III, e EM MATURAÇÃO FINAL (B_2), pela ocorrência, além destes, de ovócitos na fase IV e alguns na V; macroscopicamente esta diferenciação é de difícil caracterização. Apenas com a prática adquirida pelo manuseio contínuo de exemplares de uma espécie pode-se chegar ao estabelecimento de algumas características macroscópicas diferenciais entre B_1 e B_2 (que devem ser confirmadas pela análise microscópica de ovários em ambos subestádios);

ESTÁDIO C: MADURO (Figuras 19 e 20) - os ovários apresentam-se túrgidos, ocupando de 2/3 a, praticamente, toda a cavidade celomática, sendo visível um grande número de ovócitos grandes opacos e/ou translúcidos

que podem ocupar, inclusive, os ovidutos; sua vascularização, inicialmente, é reduzida e, no final, torna-se imperceptível. Em peixes de água doce, a presença desta grande quantidade de ovócitos grandes e opacos que ocupam, inclusive, os ovidutos, é sinal de que os ovários atingiram seu desenvolvimento pleno. Em peixes marinhos, estes ovócitos ocorrem na etapa inicial deste estágio, evoluindo para a fase VI, visíveis como grandes ovócitos translúcidos que, na etapa final, ocupam todo o ovário e, também, os ovidutos. Histologicamente, a característica fundamental deste estágio é a alta frequência de ovócitos na fase V, que já ocorriam em baixa frequência no estágio anterior, mas agora são mais desenvolvidos, apresentando um aumento em seu diâmetro (volume). As lamelas ovíferas estão distendidas para fornecer o espaço requerido por estes ovócitos maduros que, a fresco, aparecem opacos. Os ovócitos do estoque de reserva (II) continuam presentes, colados às lamelas, mas estão bem separados entre si em função da distensão destas; ovócitos em fase III são escassos, praticamente não ocorrendo ovócitos na fase IV, o que sugere que a mesma é rápida.

Em peixes de água doce a fase V é a última do desenvolvimento ovocitário; na etapa final, próxima à desova, o núcleo torna-se irregular e migra para um dos pólos da célula, ocorrendo, a seguir, o rompimento do folículo e a eliminação do ovócito para o meio aquático.

Em peixes marinhos, ovócitos na fase V ainda vão sofrer intensas modificações, passando pelo processo de hialinização (fase VI); a fresco, estes ovócitos são bastante grandes e translúcidos. Na etapa final, quando a desova é iminente, os ovócitos que serão eliminados encontram-se na fase VI; ocorrem, ainda, ovócitos do estoque de reserva (II) e alguns nas fases III e V, dependendo do tipo de desova da espécie. Nas preparações histológicas os ovócitos VI aparecem bastante irregulares e muito separados entre si, em função da desidratação provocada pelo processamento dos ovários. Assim, em peixes marinhos, macroscópica e histologicamente, este estágio pode ser dividido em dois subestádios: MADURO INICIAL (C₁), caracterizado

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

pela predominância de ovócitos na fase V (grandes e opacos), e MADURO FINAL (C₂), com predominância de ovócitos na fase VI (bem grandes e translúcidos), que, pelo rompimento do folículo, serão eliminados para o ambiente;

ESTÁDIO D: Esvaziado "EM RECUPERAÇÃO" (Figura 21) - os ovários apresentam-se flácidos, com membranas distendidas, de tamanho relativamente grande mas não volumosos, ocupando menos da metade da cavidade celomática; observam-se poucos ovócitos, em estado de absorção, muitas vezes formando grumos esbranquiçados; a característica mais marcante é a presença de zonas hemorrágicas. Histologicamente, apresentam aspecto desordenado e de esvaziamento; as lamelas ovígeras, distendidas no estágio anterior pelos ovócitos maduros, deixam agora enormes espaços vazios entre si. Ocorrem restos foliculares em grande quantidade e, em alguns casos, folículos atrésicos, em absorção, próximos à inserção dos vasos. Proliferam células macrofágicas e linfócitos, espalhados por todo o parênquima, que irão absorver os restos celulares que permaneceram após a desova. Aparecem vasos sanguíneos dilatados, sendo comuns derrames de sangue, que dão o aspecto hemorrágico a estes ovários. Ninhos de células germinativas jovens (fase I) e ovócitos do estoque de reserva (II) aumentam em número, indicando a ocorrência de processos que levarão a uma reorganização dos ovários e ao estágio de repouso, antes do início de um novo ciclo;

ESTÁDIO E: REPOUSO (Figura 22) - os ovários apresentam tamanho reduzido, ocupando cerca de 1/3 da cavidade celomática, sendo claramente maiores que os imaturos (A); são translúcidos, com fraca vascularização, não se observando ovócitos a olho nu. Histologicamente, são bastante similares àqueles imaturos (estádio A); ocorrem apenas células germinativas jovens (fase I) e ovócitos do estoque de reserva (II). As lamelas ovígeras são mais longas devido ao aumento de volume sofrido no decorrer do

ciclo anterior; nem sempre voltam a apresentar disposição tão ordenada como a de ovários imaturos. O que caracteriza ovários no estágio E é o diâmetro de sua seção transversal, sempre marcadamente superior àquele de gônadas imaturas.

Esta escala é aplicável a espécies com DESOVA TOTAL. Nas espécies com DESOVA MÚLTIPLA OU PARCELADA, em que mais de um lote de ovócitos é eliminado durante um período de reprodução, ocorrem ovários em estádios intermediários.

Ovários em maturação (B_p) (Figura 23) não exibem características dos estádios B e D, ou seja, aparecem regiões hemorrágicas indicativas de que uma parcela de ovócitos, que maturaram, foi eliminada há pouco tempo; uma nova geração de ovócitos começa a se desenvolver, aparecendo mais separados entre si, visíveis como grânulos opacos, pequenos e médios. Histologicamente, apresentam grande variedade de tipos celulares, ocorrendo ovócitos nas fases II e III em número significativo, além de ovócitos IV, alguns dos quais evoluem para as fases V/VI; ocorrem, ainda, ovócitos atrésicos, em absorção, e corpos foliculares, remanescentes da eliminação de um lote de ovócitos maduros.

Ovários maduros (C_p) (Figura 24) também exibem características mistas de ovários B e C; nunca atingem o grau de turgidez característico do estágio C. A olho nu observam-se ovócitos grandes e opacos mas, junto a eles, ocorrem regiões hemorrágicas resultantes da eliminação de um lote de ovócitos que maturaram. Histologicamente, são semelhantes àqueles no estágio B_p , com a única diferença de que a proporção de ovócitos na fase V é bem maior e, nos casos em que será eliminado o último lote, a quantidade de ovócitos III e IV é insignificante. A presença de corpos foliculares, derrames de sangue, parênquima rico em linfócitos e macrófagos, constitui elemento auxiliar para a determinação microscópica deste estágio.

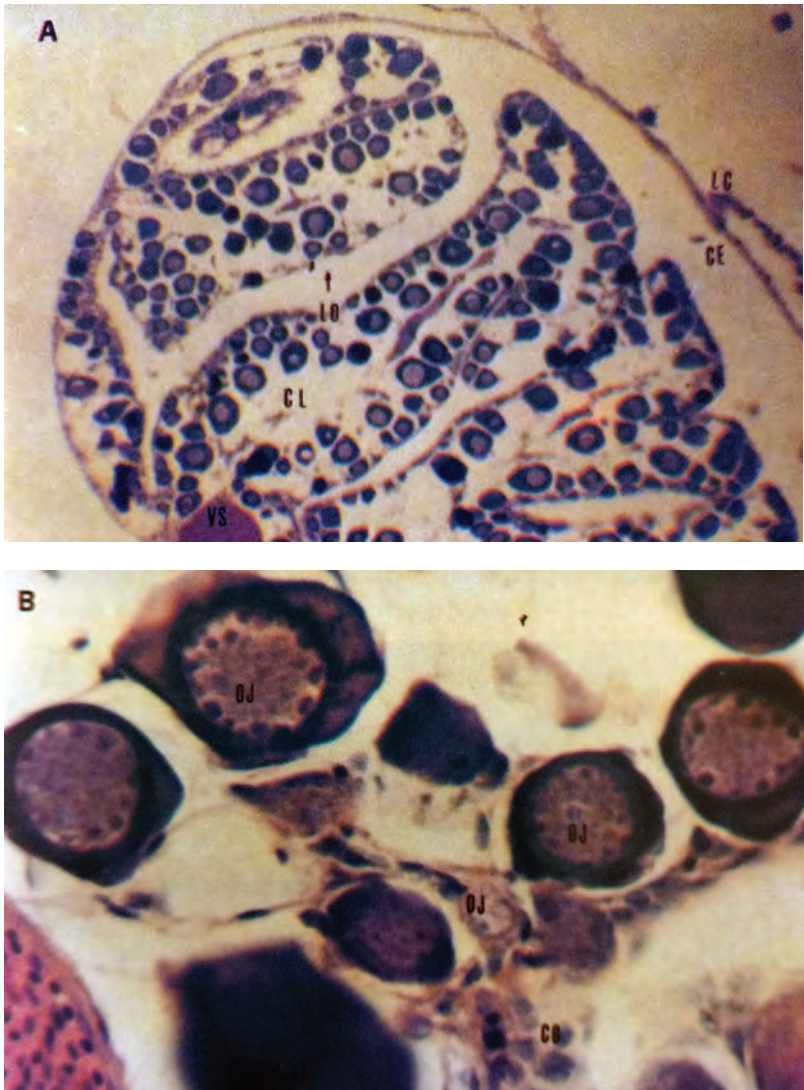


Figura 16. A - Corte de ovário imaturo ou virgem (estádio A), mostrando ovócitos do estoque de reserva (fase II), a inserção das lamelas ovígeras (LO), a posição do filete vascular súpero-visceral (VS) e parte da lâmina conjuntiva (LC) e as cavidades extra-lamelar (CE) e da loja (CL). (Aum. 60X). B - Detalhe de corte de ovário imaturo, mostrando células germinativas (CG) (fase I) e ovócitos jovens (OJ) do estoque de reserva (fase II). (Aum. 600X).

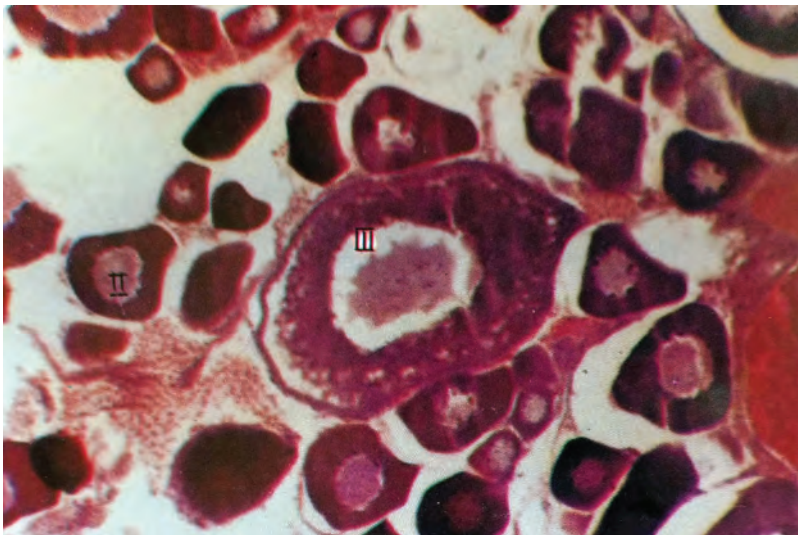


Figura 17. Aspecto geral de um ovário em início de maturação (estádio B₁), mostrando ovócitos do estoque de reserva (fase II) e com vitelogênese incipiente (fase III). (Aum. 150X).

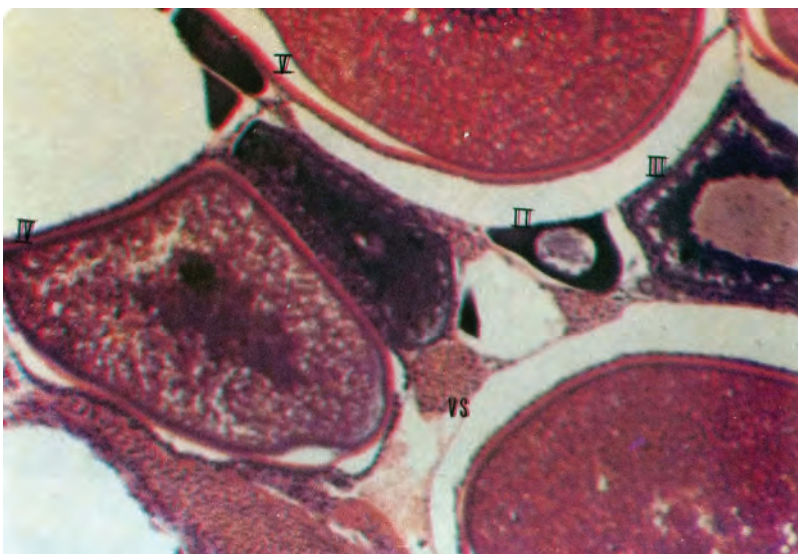


Figura 18. Corte de um ovário em maturação final (estádio B₂), mostrando ovócitos do estoque de reserva (fase II), com vitelogênese lipídica (fase III), lipídica e protéica (fase IV) e completa (fase V), e alguns vasos sanguíneos (VS). (Aum. 150X).

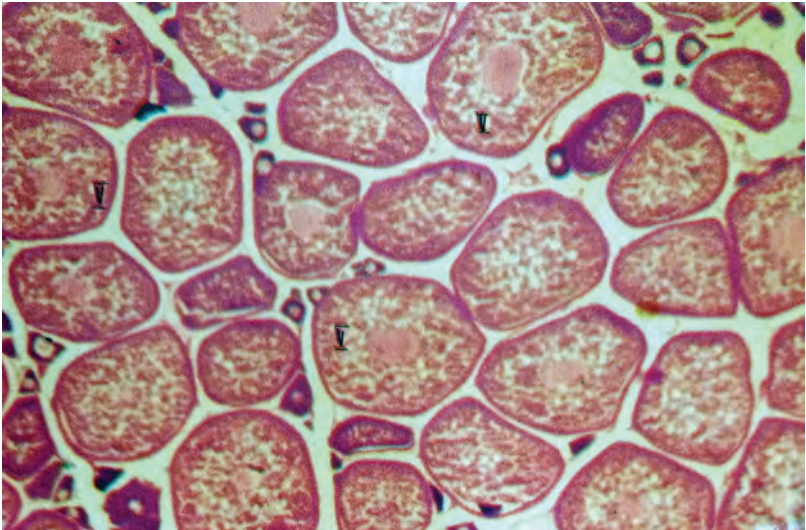


Figura 19. Corte de um ovário em início do estágio maduro (C_1), mostrando clara predominância de ovócitos com vitelogênese completa (fase V) e alguns ovócitos do estoque de reserva (fase II) entre eles. (Aum. 80X).

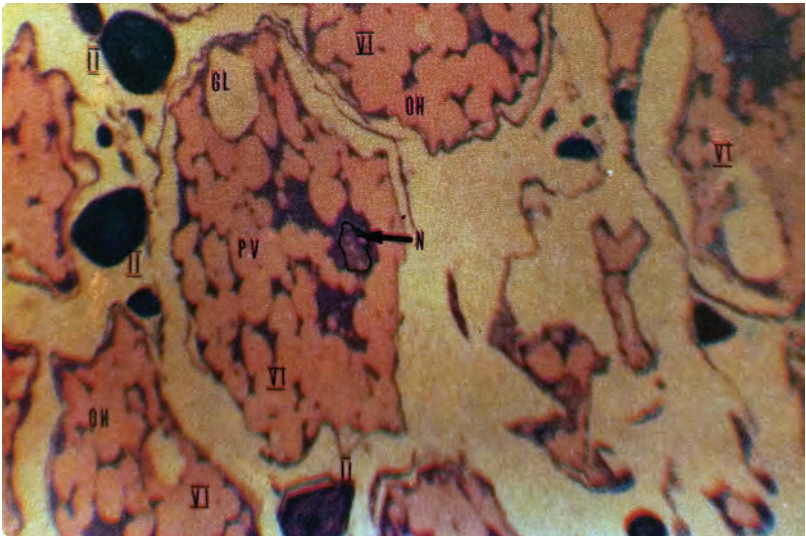


Figura 20. Corte um de ovário no final do estágio maduro (C_2), desovando, evidenciado pela predominância de ovócitos em hialinização (fase VI) e alguns ovócitos do estoque de reserva (fase II). (Este estágio ocorre apenas em peixes marinhos). (Aum. 600X).

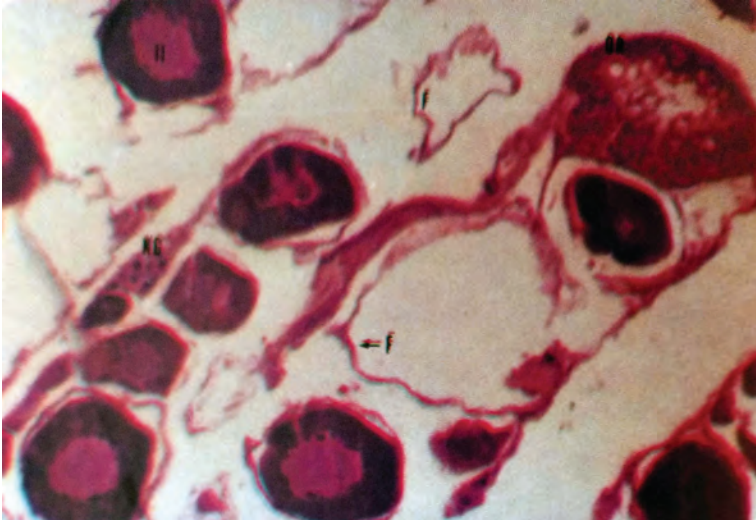


Figura 21. Aspecto geral de um ovário esvaziado (estádio D) , mostrando folículos vazios (F) e restos de ovócitos em absorção (OR), ao lado de ninhos de células germinativas (fase I) e ovócitos do estoque de reserva (fase II). (Note-se o aspecto de desorganização geral). (Aum. 60X).

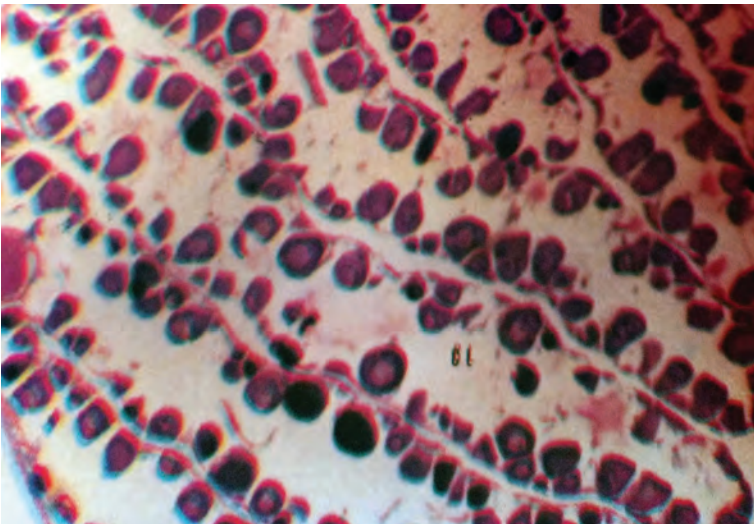


Figura 22. Corte de um ovário em repouso (estádio R), mostrando as lamelas bem mais distendidas que em ovários imaturos (A), resultando em uma ampliação da cavidade da loja (CL), e ovócitos do estoque de reserva (fase II). (Aum. 60X).

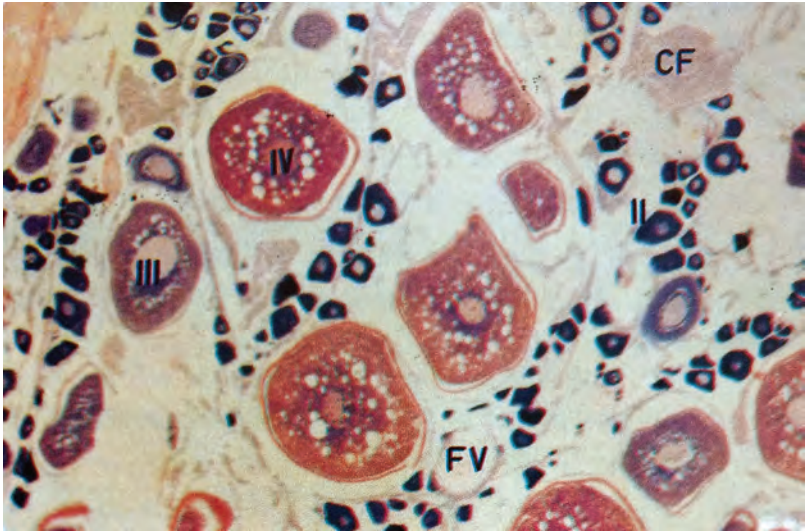


Figura 23. Corte de um ovário em maturação, parcialmente esvaziado (estádio Bp), mostrando corpo folicular (CF), folículo vazio (FV), e ovócitos nas fases II, III e IV. (Aum. 80X).

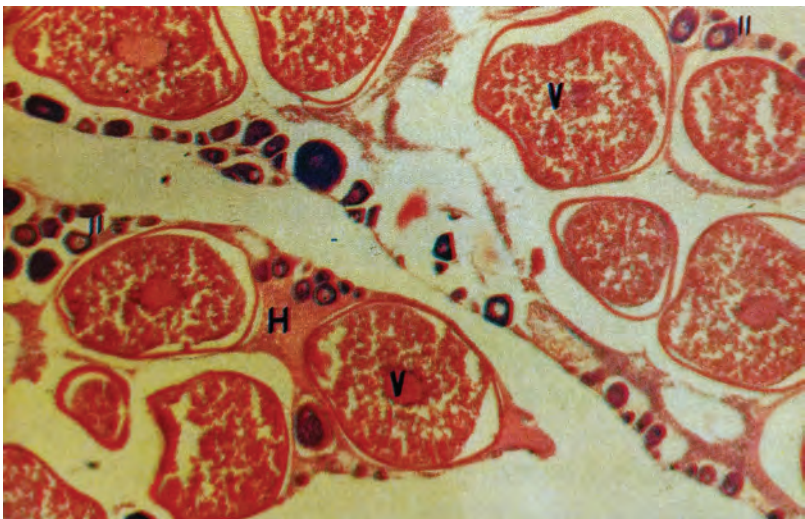


Figura 24. Corte de um ovário parcialmente maduro (estádio Cp), mostrando abundantes ovócitos na fase V, regiões hemorrágicas (H) e parênquima de absorção, além de ovócitos na fase II. (Aum. 80X).

COMPRIMENTO MÉDIO (E IDADE) DE PRIMEIRA MATURAÇÃO GONADAL

Entende-se por comprimento médio de primeira maturação gonadal (L_{50}) aquele com o qual 50% dos indivíduos apresentam gônadas em desenvolvimento, ou seja, iniciaram o ciclo reprodutivo. O comprimento com o qual todos os indivíduos estão aptos a se reproduzirem é representado por L_{100} .

A teoria ecológica prediz que, sendo as demais variáveis iguais, quando a primeira maturação é atingida em uma idade precoce esse é um mecanismo eficiente para aumentar a representatividade genética da população na geração seguinte. Isto representa um custo adicional, uma vez que a maturação com tamanhos reduzidos se reflete em uma menor fecundidade e, provavelmente, numa exposição a maior gama de predadores.

Os peixes maturam pela primeira vez em determinado comprimento, o comprimento de primeira maturação (L_{50}), que representa uma fração de seu comprimento teórico máximo (L_{∞}). Esse comprimento está relacionado ao *comprimento mínimo crítico*.

A razão entre L_{50}/L_{∞} varia entre 0,4 e 0,9, sendo, geralmente menor para espécies de grande porte e maior nas de pequeno porte, sendo constante dentro de famílias que englobam gêneros e espécies de dimensões semelhantes (Beverton & Holt, 1959; Cushing, 1981).

Longhurst & Pauly (1987) discutem a relação L_{50}/L_{∞} em função do nível metabólico, mostrando que, para os peixes de modo geral, independentemente da espécie, se bacalhaus, atuns ou guarus (*Poecilia*), a primeira maturação é atingida quando seu nível de metabolismo total (ativo + de manutenção) é cerca de 1,4 vezes seu metabolismo de manutenção.

Lizama & Vazzoler (1993), a partir de dados disponíveis na literatura sobre parâmetros de crescimento e reprodutivos, de espécies de peixes marinhos (27 espécies de 14 famílias) e de água doce (32 espécies de 12 famílias), fizeram uma análise comparativa entre os mesmos, verificando que:

- . a relação entre a razão L_{50}/L_{∞} e L_{∞} mostra tendência, para peixes dos dois ambientes, de leve decréscimo de L_{50}/L_{∞} com o aumento de L_{∞} ; para um mesmo valor de L_{∞} os peixes marinhos apresentam valores de L_{50}/L_{∞} maiores que os de água doce, o que significa que estes últimos maturam com comprimentos inferiores, com exceção daqueles valores correspondentes a L_{∞} menores que 187mm, para os quais a relação se inverte. Os menores valores destes dois parâmetros foram encontrados em vários representantes de clupeídeos, cieniídeos pequenos, caracídeos e ciclídeos;
- . a tendência de variação de L_{∞} em função de L_{\max} evidencia que, para um mesmo valor de L_{\max} , as espécies marinhas alcançam L_{∞} menores até um L_{\max} de 400mm; a partir desse valor a relação se inverte, acentuando-se a divergência das curvas.

Como discutido em ESTRATÉGIAS DE CICLO DE VIDA, parte da energia alocada através da alimentação (C) é utilizada nos processos de produção total (P), que englobam a produção somática (Pg) e a produção reprodutiva (Pr); as parcelas canalizadas para a Pg e Pr variam nas diferentes fases de desenvolvimento e entre as espécies. Nas fases iniciais, a quase totalidade dessa energia é dirigida para o crescimento somático, até que os organismos atinjam o tamanho mínimo crítico, quando, então, iniciam-se os processos de produção reprodutiva, com o desenvolvimento das gônadas. O balanceamento entre a parcela canalizada para a Pg e aquela para a Pr, durante a vida dos indivíduos, irá estabelecer a estratégia de vida das diferentes espécies, se tendendo mais para K ou mais para r-estrategistas, e determinando um tamanho teórico máximo (assintótico = L_{∞}); as primeiras (K) atingem L_{∞} maiores que as segundas (r). Espécies que atingem L_{∞} pequenos e possuem período de vida curto maturam mais cedo que aquelas que atingem L_{∞} elevados e tem período de vida longo.

Vazzoler *et al.* (1991) estabeleceram relações entre L_{\max} , L_{50} e L_{100} com base em dados obtidos de 25 espécies de teleósteos do alto rio Paraná, verificando que:

$$L_{50} = -0,1399 + 0,4038 L_{\max} \quad (r^2 = 0,95), \text{ e}$$

$L_{100} = 0,9748 + 0,5160 L_{\max} \quad (r^2 = 0,96)$, sendo, assim, possível estimar esses dois parâmetros a partir do comprimento máximo registrado para uma espécie.

Vazzoler & Menezes (1992) sintetizaram o conhecimento disponível sobre táticas reprodutivas dos Characiformes da América do Sul, dentre elas o L_{50} , e buscaram padrões para espécies das bacias amazônica e do rio Paraná; constataram que as primeiras iniciam a primeira maturação com comprimentos maiores que as segundas. De modo geral, as espécies da bacia amazônica apresentam porte maior que as do rio Paraná, o que explicaria essa constatação.

O comprimento de primeira maturação é uma tática reprodutiva bastante lábil, pois, como evidenciado acima está intimamente relacionado ao crescimento, apresentando variações intraespecíficas espaciais e temporais relacionadas às condições ambientais abióticas e bióticas prevalentes na região ocupada ou no período em que a população ficou submetida às mesmas. Ciprinodontiformes de lagoas temporárias em regiões tropicais e subtropicais podem alcançar a maturidade gonadal em poucas semanas. Dentre os linguados (Pleuronectiformes), os do gênero *Hypoglossus* podem maturar apenas aos 15 anos de idade, enquanto *Cynoglossus* pode maturar com um ano. Variações intraespecíficas também ocorrem ao longo da costa brasileira como, por exemplo, em *Micropogonias furnieri* (Vazzoler, 1991), como mostrado a seguir.

Dados sobre L_{50} e I_{50} de *Micropogonias furnieri*, ao longo da costa brasileira.

Área	Latitude	L_{50} (cm)		I_{50} (cm)	
		Fêmeas	Machos	Fêmeas	Machos
Costa Norte	2 ^o 30'S	34,0	28,0	3 a, 2 m	2 a, 3 m
Costa Sudeste	23 ^o -29 ^o S	27,5	25,0	0 a, 7 m	0 a, 4 m
Costa Sul	29 ^o -33 ^o S	35,0	35,0	1 a, 11 m	1 a, 5 m
Lagoa dos Patos	32 ^o S	18,1	20,5	I-II anéis	II-III anéis
a=anos; m=mês					

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Estas variações têm dois componentes: aquele que reflete diferenças genéticas intra-específicas e outro que reflete efeitos das distintas condições ambientais ao longo da área de ocorrência das espécies. Reduções no tamanho da população resultam em aumento na disponibilidade de alimento, ocasionando aceleração no processo de maturação como consequência do incremento na taxa de crescimento.

O reflexo de mudanças ambientais na idade e tamanho de maturação depende de seus efeitos sobre as taxas de crescimento e mortalidade (Sterns & Crandall, 1984). Mudanças ambientais que aumentam a taxa de crescimento, em geral, ocasionam queda na idade de maturação. Pitt (1975) verificou, em fêmeas de uma população (Grand Banks) de linguados americanos, *Hypoglossoides platessoides*, um declínio da idade de maturação, de 14 para 11 anos, entre os períodos de 1961/65 e 1969/72, sem que o comprimento de maturação tenha variado significativamente. O fator que determinou essa variação na idade de maturação foi a queda da abundância, reflexo do aumento da pressão de pesca; como consequência, houve um aumento da disponibilidade de alimento, um aumento da taxa de crescimento e uma queda na de mortalidade. Wootton (1973), para *Gasterosteus aculeatus*, e Hay *et al.* (1988), para *Clupea harengus pallasii*, demonstraram, experimentalmente, que um aumento na quantidade de alimento determina maturação precoce.

O conhecimento desse parâmetro populacional é de importância fundamental para a administração racional dos estoques, pois constitui em elemento para a fixação dos tamanhos mínimos passíveis de captura e para a determinação do tamanho das malhas das redes. Esses cuidados devem ser observados não apenas em relação às espécies de importância comercial, mas de todas as que integram a comunidade, pois muitas espécies não consumidas como alimento são intensamente capturadas junto com as de interesse comercial, sendo que sua captura indiscriminada pode levar a uma quebra do equilíbrio vigente no ambiente.

ÍNDICES GONADAIS

Em função da estreita relação entre o avanço do processo de maturação ovocitária e o aumento do volume e, conseqüentemente, do

peso dos ovários, a relação gonadossomática (RGS), que expressa a porcentagem que as gônadas representam do peso total ou do peso do corpo dos indivíduos, nos parece um indicador eficiente do estado funcional dos ovários (Vazzoler, 1981; Cayré & Lalöe, 1986; Isaac-Nahum & Vazzoler, 1987; Vazzoler *et al.*, 1989b; Wooton, 1990). Outro indicador quantitativo que pode ser utilizado é o “índice” gonadal (IG), que expressa a relação entre o peso das gônadas e o comprimento total (ou padrão) elevado à potência “b” (coeficiente angular da regressão entre W_g/L_t) dos indivíduos (Vazzoler, 1981).

Nas fases finais do desenvolvimento ovocitário, verifica-se um marcado aumento no volume e, conseqüentemente, no peso dos ovários, que se reflete num aumento do valor desses indicadores (Figura 25).

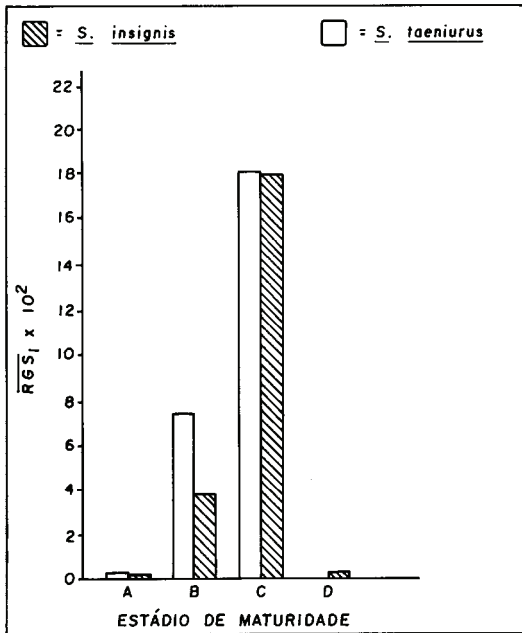


Figura 25. Valores médios da relação gonadossomática (RGS₁) por estágio de maturidade (A, B, C, D), em *Semaprochilodus insignis* e *S. taeniurus*. (Vazzoler *et al.*, 1989b) (A = imaturo; B = em maturação; C = maduro; D = esvaziado).

Preferimos denominar os indicadores de RELAÇÕES, e não de índices, uma vez que o termo ÍNDICE pressupõe que a relação entre as duas variáveis possa ser representada por uma curva que passe pela origem, o que não ocorre com tais indicadores. Até o tamanho de primeira maturação o peso das gônadas é mínimo, iniciando sua variação cíclica a partir do início do primeiro ciclo reprodutivo. A cada desova ocorre uma marcada redução no peso das gônadas, reiniciando-se seu aumento no ciclo seguinte; assim, o aumento em tamanho (comprimento em peso) não é acompanhado por um aumento contínuo no peso das gônadas. Para um mesmo estágio, os valores dos indicadores não devem variar com o aumento em tamanho; por exemplo, em *Micropogonias furnieri* a relação RGS/W_t por estágio de maturidade mostrou-se, praticamente, constante (Isaac-Nahum & Vazzoler, 1987) (Figura 26).

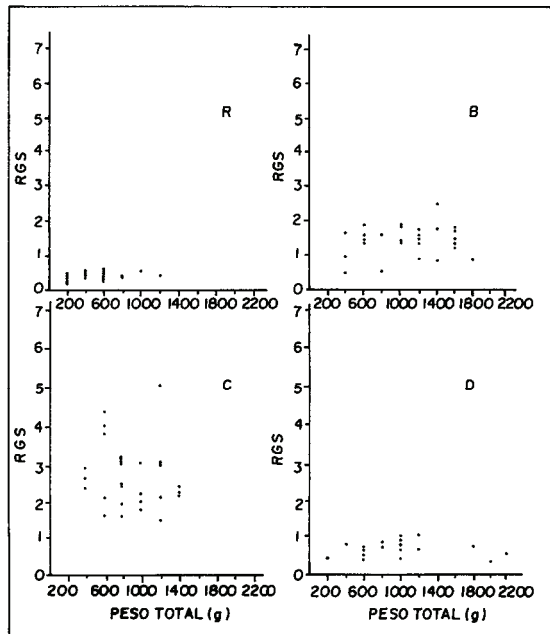
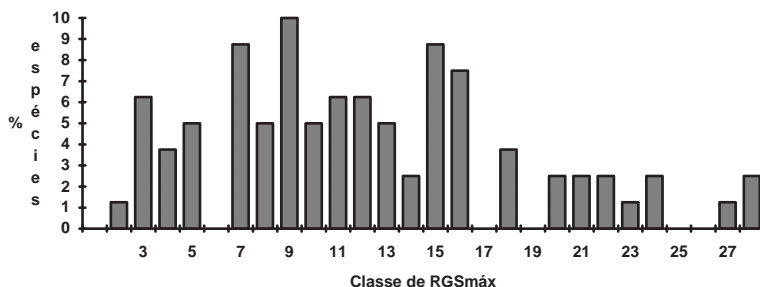


Figura 26. Diagramas de dispersão dos valores individuais da relação gonadosomática (RGS) por classe de peso total, por estágio de maturidade, para *Micropogonias furnieri*. (Isaac-Nahum & Vazzoler, 1987). (R = repouso; B = em maturação; C = maduro; D = esvaziado).

Em nível de indivíduo, nos momentos que antecedem a desova, devido à hidratação dos ovócitos, a RGS atinge valores entre 15 e 25%, mesmo para espécies multidesovantes como é o caso de *Micropogonias furnieri*, *Macrodon ancylodon* e *Sardinella brasiliensis* (observações pessoais). Mesmo em peixes de água doce, para os quais não existe registro de ocorrência de hidratação no momento que antecede a desova (Chaves, 1989), os valores máximos registrados para a RGS são elevados.

Vazzoler & Agostinho (1991a) estabeleceram os valores máximos da RGS em 80 espécies de teleósteos do rio Paraná, entre a foz dos rios Paranapanema e Iguazu, constatando que os mesmos variam de 2,94, para *P. bonariensis*, a 28,39 para *S. insculpta* (Figura 27); constataram que 83,75% das espécies apresentam RGS máxima superior a 7, 48,75% superior a 12 e 10% superior a 22.



16,25%	35,00%	30,00%	8,75%	10,00%
--------	--------	--------	-------	--------

Figura 27. Representação gráfica da frequência (%) de espécies por classe de RGS máxima, em 80 teleósteos do alto rio Paraná (Dados de Vazzoler & Agostinho, 1991a).

Esses mesmos autores analisaram, também, o comportamento dos valores individuais da RGS e da razão (RGS média/RGS máxima x 100), por estágio de maturidade, em 62 dessas espécies, como mostrado no quadro a seguir.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

ESPÉCIE	Número	RGS _{máx}	Valores da RGS média (m) e da porcentagem que eles representam da RGS máxima (%)									
			Imaturo		Maturação		Reprodução		Esgotado		Reposo	
			m	%	m	%	m	%	m	%	m	%
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	1072	15,37	0,50	3,25	2,63	17,09	4,87	31,67	0,66	4,32	0,50	3,25
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	796	8,51	0,32	3,76	0,79	9,28	3,40	39,95	0,33	3,88	0,26	3,06
<i>Ageneiosus valenciemsi</i>	46	13,27	0,50	3,77	0,90	6,78	5,56	41,90	1,75	13,19	0,50	3,77
<i>Apareiodon affinis</i>	143	27,46	-----	-----	3,34	11,92	9,98	53,62	2,36	8,42	0,83	2,96
<i>Apteronotus</i> sp	78	12,40	-----	-----	3,50	28,22	6,66	53,71	1,00	8,06	-----	-----
<i>Asyanax bimaculatus</i>	978	16,46	-----	-----	4,09	24,86	7,82	47,50	1,31	7,98	0,64	3,86
<i>Asyanax fasciatus</i>	109	18,43	-----	-----	4,75	25,77	8,23	44,66	1,00	5,42	0,75	4,07
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	4948	8,30	0,25	3,01	1,36	16,38	2,60	31,32	0,45	5,42	0,26	3,13
<i>Catathyridium jensynii</i>	25	3,71	0,12	3,23	0,88	23,72	2,20	59,30	0,79	21,29	0,25	6,74
<i>Crenicichla nierderleini</i>	45	7,52	-----	-----	0,50	6,65	4,41	58,64	0,25	3,32	0,25	3,32
<i>Cyphocharax modesta</i>	322	24,27	-----	-----	2,60	10,71	11,07	45,61	1,45	5,97	0,52	2,14
<i>Cyphocharax nagelli</i>	180	16,47	-----	-----	1,36	8,26	6,83	41,47	0,75	4,55	0,52	3,16
<i>Eigenmania virescens</i>	81	10,81	-----	-----	2,75	25,44	4,45	41,17	1,00	9,25	0,50	4,62
<i>Galeocharax Knerii</i>	436	18,54	0,50	2,70	2,54	13,70	7,50	40,45	1,14	6,15	0,75	4,04
<i>Gymnotus carapo</i>	34	7,06	-----	-----	0,50	7,08	3,72	52,69	0,96	13,60	0,35	4,96
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	469	7,46	0,58	7,77	0,65	8,71	5,03	67,42	0,98	13,14	0,72	9,65
<i>Hoplias malabaricus</i>	351	9,58	0,28	2,92	2,58	26,93	4,23	44,15	1,24	12,94	0,35	3,65
<i>Hoplosternum littorale</i>	98	16,68	0,50	3,00	4,50	26,98	10,15	60,85	0,95	5,70	0,50	3,00
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	4394	9,82	0,25	2,54	0,80	8,15	3,14	31,98	0,69	7,03	0,42	4,28
<i>Hypostomus</i> sp	188	23,58	0,50	2,12	1,35	5,72	5,48	23,24	0,70	2,97	0,50	2,12
<i>Iheringichthys labrosus</i>	1904	9,62	0,25	2,60	1,59	16,49	3,64	37,80	0,54	5,65	0,34	3,59
<i>Leporinus ambliorhynchus</i>	27	15,25	-----	-----	2,83	18,56	7,50	49,18	1,12	7,34	0,50	3,28
<i>Leporinus elongatus</i>	144	11,06	0,25	2,26	0,75	6,78	9,75	88,16	0,54	4,88	0,34	3,07
<i>Leporinus friderici</i>	776	22,83	0,50	2,19	2,91	12,75	7,66	33,55	1,45	6,35	0,54	2,36
<i>Leporinus lacustris</i>	164	21,77	0,75	3,44	2,47	11,34	9,83	45,15	0,87	4,00	0,75	3,44
<i>Leporinus obtusidens</i>	239	8,72	0,28	3,21	0,88	10,09	5,25	53,21	0,92	5,16	0,50	5,04
<i>Loricaria</i> sp	648	11,30	0,25	2,21	2,50	22,12	5,93	52,48	0,80	7,08	0,34	3,00
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	3324	13,52	0,50	3,73	1,27	9,39	4,84	35,78	0,79	5,85	0,51	3,80
<i>Loricariichthys</i> sp	1769	11,20	0,25	2,23	2,16	19,28	5,80	51,78	1,99	17,77	0,29	2,59
<i>Lycengraulis oltius</i>	39	11,58	-----	-----	-----	-----	4,66	40,24	2,00	17,27	0,50	4,32
<i>Moenkhausia intermedia</i>	560	22,29	-----	-----	2,32	10,41	9,84	44,14	1,69	7,58	0,50	2,24
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	1562	16,26	0,25	1,54	3,11	19,13	4,83	29,73	0,75	4,62	0,25	1,54
<i>Pimelodella gracilis</i>	46	9,88	-----	-----	1,00	10,12	4,25	43,02	-----	-----	0,50	5,06
<i>Pimelodella</i> sp	26	15,50	-----	-----	2,78	17,94	6,58	42,45	1,00	6,45	0,50	3,22
<i>Pimelodus maculatus</i>	1384	9,84	0,28	2,84	2,30	23,37	3,73	37,91	0,55	5,59	0,44	4,47
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	2838	3,34	0,13	3,99	0,74	22,04	1,19	35,76	0,18	5,55	0,13	3,92
<i>Prochilodus scrofa</i>	3616	20,11	0,50	2,49	3,02	15,02	9,68	48,14	0,69	3,43	0,50	2,49
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	3090	9,37	0,26	2,77	1,11	11,85	2,24	23,91	0,52	5,55	0,30	3,20
<i>Pterodoras granulosus</i>	554	7,81	0,50	6,40	1,01	12,90	2,95	37,80	0,68	8,70	0,51	6,50
<i>Rhamphichthys rostratus</i>	26	5,58	0,25	4,48	1,25	22,40	2,90	51,97	0,36	6,45	0,25	4,48
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	903	15,24	0,50	3,28	1,30	8,53	6,17	40,48	0,83	5,45	0,59	3,87
<i>Rhinelepis aspera</i>	106	11,01	-----	-----	-----	-----	6,20	56,31	0,65	5,90	0,25	2,27
<i>Rhinodoras d'orbignyi</i>	173	28,02	0,75	2,68	4,12	14,70	10,05	35,87	1,58	5,57	0,78	2,78
<i>Roeboides paramensis</i>	781	16,45	-----	-----	2,81	17,26	4,28	26,02	1,45	8,81	0,62	3,77
<i>Salminus maxillosus</i>	704	16,21	0,50	3,08	2,58	15,92	6,48	39,98	0,75	4,63	0,50	3,08
<i>Satanoperca pappaterra</i>	96	3,70	-----	-----	0,38	10,27	0,96	25,94	0,25	6,76	-----	-----
<i>Schizodon borellii</i>	802	14,25	0,51	3,58	1,31	9,19	6,30	44,20	1,27	8,91	0,54	3,79
<i>Schizodon nasutus</i>	135	15,38	0,50	3,25	5,40	35,11	9,56	62,16	0,75	4,88	0,58	3,77
<i>Serrasalminus marginatus</i>	1427	10,00	0,38	3,79	1,59	15,92	3,75	37,53	0,41	4,13	0,28	2,84
<i>Serrasalminus spilopleura</i>	1393	9,28	0,41	4,42	1,04	11,21	3,56	38,36	0,62	6,68	0,47	5,06
<i>Sorubim lima</i>	66	8,81	0,25	2,84	1,58	17,93	5,25	59,59	0,92	10,44	0,50	5,68
<i>Steindachnerina insculpta</i>	2916	28,39	-----	-----	5,12	18,02	9,90	34,87	1,91	6,72	0,66	2,32
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	1397	18,40	-----	-----	2,32	12,61	6,33	34,40	1,15	6,24	0,87	4,73

Considerando o conjunto de espécies, esses autores constataram que essa razão apresenta uma faixa de variação relativamente bem delimitada, para cada estágio de maturidade, como mostrado na Figura 28.

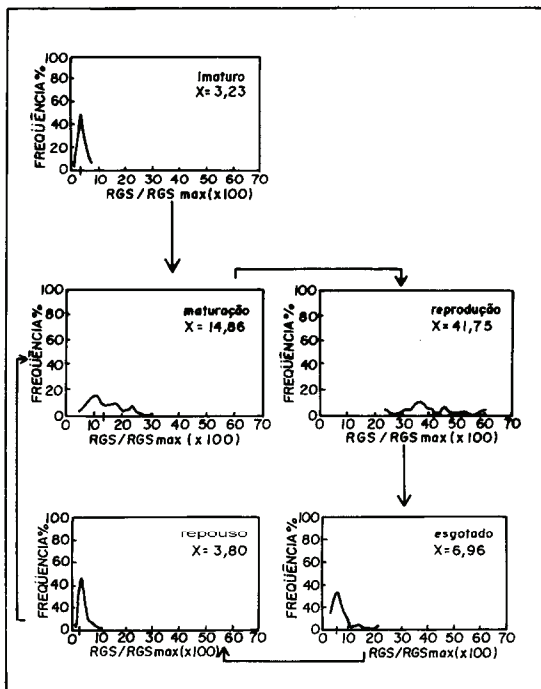


Figura 28. Representação gráfica das distribuições de frequência da porcentagem que o valor da RGS média representa do valor da RGS máxima, por estágio de maturidade (Vazzoler & Agostinho, 1991a).

Os valores descritivos dessas distribuições, encontrados por esses autores constam do quadro abaixo.

Estádio	N	Amplitude	Média	Desvio	Int. confiança
Imaturo (A)	34	1,54-7,77	3,28	0,20	2,88-3,68
Maturação (B)	51	5,72-35,11	15,51	0,96	13,59-17,43
Reprodução (C)	53	23,24-86,16	43,61	1,64	40,33-46,89
Esgotado (D)	52	2,72-21,29	7,36	0,53	6,30-8,442
Repouso (R)	51	1,54-9,65	3,75	0,19	3,37-4,13

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Observa-se que as médias da razão (RGS média/RGS máxima x 100), para os estádios "maturação", "reprodução" e "esgotado", são bastante distintas, não ocorrendo sobreposição de seus intervalos de confiança, sendo, assim, um bom indicador desses estádios. Para os estádios "imaturo" e "repouso" as médias não são tão distintas, ocorrendo sobreposição dos intervalos de confiança na faixa de 3,37 a 3,68%.

A relação gonadossomática pode ser expressa de dois modos (Vazzoler *et al.*, 1989b):

$$RGS_1 = W_o/W_t \times 100, \text{ e}$$

$$RGS_2 = W_o/W_c \times 100, \text{ sendo } W_c = W_t - W_o, \text{ onde}$$

W_o = peso dos ovários;

W_t = peso total;

W_c = peso do corpo.

Os valores de RGS_2 mostram de maneira mais acentuada as variações do estado fisiológico dos ovários (Figura 29).

O "índice" gonadal, que deveria ser denominado FATOR DE CONDIÇÃO GONADAL, é expresso por:

$$IG = W_o/L_t^b, \text{ onde}$$

W_o = peso dos ovários;

L_t = comprimento total.

b = coeficiente angular da regressão W_o/L_t

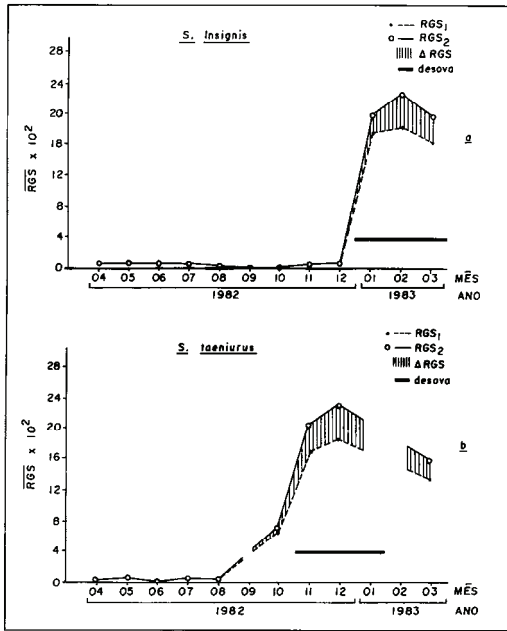


Figura 29. Variação mensal dos valores médios da relação gonadosomática (RGS_1 e RGS_2), em *Semaprochilodus insignis* (a) e *S. taeniurus* (b). As áreas achuriadas correspondem às variações de ΔK e as barras contínuas indicam os períodos de reprodução (Vazzoler *et al.*, 1989b).

FATOR DE CONDIÇÃO

O fator de condição (Le Cren, 1951) é um indicador quantitativo do grau de hígidez ou de bem estar do peixe, refletindo condições alimentares recentes. É dado pela relação entre o peso e o comprimento do indivíduo, sendo expresso por:

$$K_1 = W_t/L_t^3 \quad (\text{fator de condição de Fulton ou isométrico})$$

$$K_2 = W_t/L_t^b \quad (\text{fator de condição alométrico), onde}$$

W_t = peso total;

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

L_t = comprimento total (ou comprimento padrão = L_s);

b = coeficiente angular da regressão entre W_t/L_t .

Em geral, esses indicadores são multiplicados por uma potência de 10, para facilitar o manuseio e a representação gráfica dos mesmos.

O fator de condição de Fulton pressupõe um incremento isométrico do peso como função do comprimento do indivíduo, independentemente da espécie em estudo, o que não é verdadeiro. A análise de resultados de estudos sobre incremento em peso em função do crescimento linear (aumento em comprimento), evidencia que o valor de "b" da relação W_t/L_t apresenta variações dentro de uma faixa que varia entre 2,4 e 4,0. Braga (1986) demonstrou claramente que a pressuposição da isometria ($b = 3$) do fator de condição de Fulton conduz a distorções nos resultados finais, introduzindo-se variações no valor de K em função daqueles que ocorrem no comprimento; assim, em espécies com $b < 3$ ocorre redução nos valores de K com o aumento do comprimento, enquanto naquelas com $b > 3$ ocorre elevação desses valores (vide PARTE II - FATOR DE CONDIÇÃO).

Desse modo, não se recomenda a utilização do fator de condição de Fulton no estágio atual de desenvolvimento dos estudos sobre nossa ictiofauna.

O fator de condição alométrico exige a estimativa preliminar dos parâmetros da relação W_t/L_t , expressa por $W_t = a L_t^b$ (ou $\ln W_t = \ln a + b \ln L_t$). As exigências para que esta relação seja representativa serão comentadas em item específico.

Dois modelos podem ser consideradas nas estimativas do fator de condição alométrico:

$$K = W_t/L_t^b \quad (\text{fator de condição total})$$

$$K' = W_c/L_t^b \quad (\text{fator de condição somático), onde}$$

$$W_c = W_t - W_g$$

W_g = peso das gônadas.

A tendência de variação espaço-temporal não é alterada pela utilização ou do fator de condição total ou do somático. Entretanto, quando o objetivo é analisar tais variações em função da dinâmica reprodutiva, é recomendável o uso dos dois índices. Isto porque ocorre uma transferência das reservas energéticas, acumuladas nas vísceras, musculatura e/ou fígado para suprir o desenvolvimento das gônadas que culminará com a desova (Figura 30).

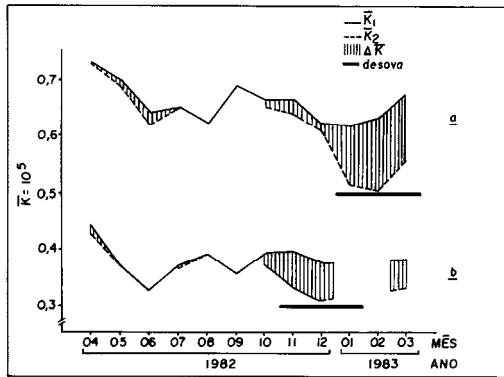


Figura 30. Variação mensal dos valores médios do fator de condição total (K_1) e somático (K_2), em *Semaprochilodus insignis* (a) e *S. taeniurus* (b). As áreas hachuradas correspondem às variações de ΔK e as barras contínuas indicam os períodos de reprodução (Vazzoler *et al.*, 1989b).

A diferença entre K e K' , ΔK , expressa, de modo relativo, a parcela das reservas transferidas para as gônadas, sendo um indicador do período reprodutivo (Isaac-Nahum & Vazzoler, 1983; Vazzoler *et al.*, 1989b), correspondendo ao índice gonadal (Vazzoler, 1981).

$$\Delta K = K - K' = W_t/L_t^b - W_c/L_t^b = W_t - W_c/L_t^b = W_g/L_t^b \quad (\text{Vazzoler } et al., 1989b)$$

Além do desvio destas reservas, as espécies que apresentam migrações reprodutivas consomem uma parcela das reservas energéticas somáticas nesse processo, que se reflete nas variações do fator de condição somático.

PERÍODOS E ÁREAS DE REPRODUÇÃO

A partir do momento em que o comprimento/idade de primeira maturação é atingido, as variáveis ambientais passam a atuar sobre os indivíduos, de modo que as condições na época de desova sejam favoráveis à sobrevivência e crescimento da prole. As variáveis que determinam onde e quando cada espécie se reproduz são denominadas fatores terminais. Essas variáveis devem assegurar, no período reprodutivo, uma disponibilidade de oxigênio dissolvido suficiente, maximizar a disponibilidade de alimento adequado às fases iniciais de desenvolvimento e minimizar os riscos de predação sobre a prole (Figura 31).

A maioria das espécies mostram uma periodicidade em seu processo reprodutivo, iniciando seu desenvolvimento gonadal em uma época anterior àquela de reprodução, e completando sua maturação gonadal no momento em que as condições ambientais forem adequadas à fecundação e desenvolvimento de sua prole.

Os fatores exógenos que sinalizam essa época são denominados de fatores proximais (ou gatilhos). Dentre estes existem os (1) preditivos, que incluem fotoperíodo e temperatura, e que podem operar em diferentes fases do desenvolvimento gonadal; (2) sincronizadores, que sinalizam a ocorrência de condições favoráveis à desova, e que atuam na maturação final dos gametas e no comportamento dos indivíduos de ambos os sexos, levando à fecundação; (3) finalizadores, que sinalizam o final do período reprodutivo, levando à regressão das gônadas. Existem, ainda, os fatores modificadores, secundários, que podem acelerar ou retardar a velocidade dos processos de longo termo, também regulados tanto por gatilhos preditivos como finais e, provavelmente, dos processos mais rápidos induzidos por gatilhos sincronizadores (Munro, 1990) (Figura 31).

Considerando-se a comunidade de teleósteos dominantes no alto rio Paraná, em dois períodos em que as condições ambientais foram distintas (Vazzoler *et al.*, 1993a), evidenciou-se que ocorre uma variação cíclica da intensidade reprodutiva dessa comunidade, relacionada àquela das variáveis ambientais nível fluviométrico, duração do dia e temperatura da água (Vazzoler *et al.*, 1993b) representadas na Figura 32.

Comparando-se essas variações pode-se verificar que:

- dentro do período de reprodução da comunidade como um todo, determinado por fatores terminais como qualidade do ambiente e ocorrência de eventos cíclicos, a IR foi mais elevada no primeiro período, em novembro-dezembro, e no segundo período em outubro-novembro, em função da variação de algumas características ambientais;

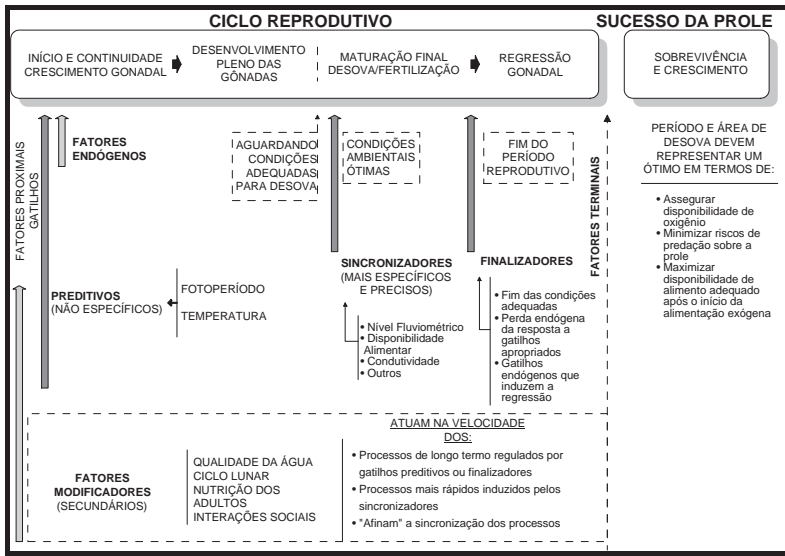


Figura 31. Esquema representativo da atuação dos fatores proximais e terminais sobre o ciclo de vida, a sobrevivência e o crescimento da prole.

- a intensidade reprodutiva começou a aumentar em agosto, juntamente com o início da elevação da temperatura da água e da duração do dia, fatores proximais preditivos (gatilhos) que desencadeiam o início do desenvolvimento gonadal;
- o fator que regula o início da desova (proximal sincronizador) é a enchente, que amplia o ambiente, propiciando abrigo e alimento adequado às fases iniciais de desenvolvimento;
- o final do período de intensidade reprodutiva mais elevada é determinado pelo pico da cheia (fator proximal finalizador), quando os valores de duração do dia e temperatura começam a decrescer; neste período, a prole já deve ter atingido a fase juvenil,

sendo capaz de suportar as pressões ambientais resultantes da queda do nível fluviométrico, do período de luz e da temperatura.

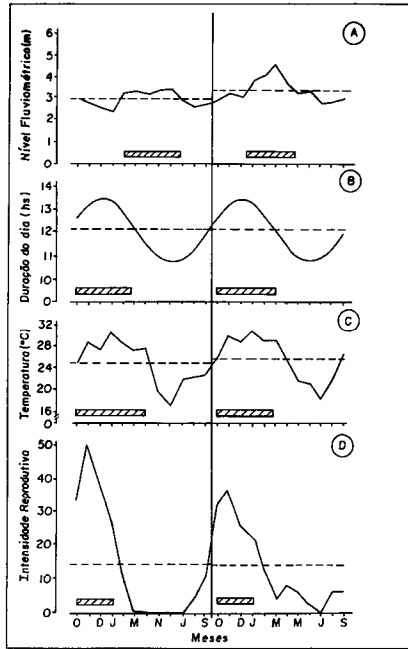


Figura 32. Variação nos valores de (A) nível fluviométrico, (B) duração do dia, (C) temperatura e (D) intensidade reprodutiva, para a comunidade de teleósteos dominantes em dois períodos com condições distintas (Out.86-Set.87 e Out.87-Set.88). (Seg. Vazzoler *et al.*, 1993b)

Há uma relação exponencial entre intensidade reprodutiva (IR) e duração do dia (Dd) e temperatura (T) (Figura 33), distinta nos dois períodos, expressa por:

$$IR = 1,3 \cdot 10^{-12} Dd^{11,95} \quad (r = 0,84; \text{g.l.}=11) \quad (86/87)$$

$$IR = 1,3 \cdot 10^{-10} Dd^{10,04} \quad (r = 0,84; \text{g.l.}=11) \quad (87/88)$$

$$IR = 1,4 \cdot 10^{-5} T^{4,32} \quad (r = 0,56; \text{g.l.}=11) \quad (86/87)$$

$$IR = 9,4 \cdot 10^{-6} T^{4,25} \quad (r = 0,61; \text{g.l.}=11) \quad (87/88)$$

Constata-se que os valores de intensidade reprodutiva foram superiores para o período 86/87, quando o nível fluviométrico não apresentou variação cíclica marcada, com cheia quase inexistente; pode-se supor que um maior esforço reprodutivo da comunidade representa uma resposta a esta condição desfavorável, determinante de maior mortalidade das fases iniciais de desenvolvimento, em função da menor disponibilidade de abrigos e, conseqüentemente, de maior predação, e da menor disponibilidade de alimento adequado.

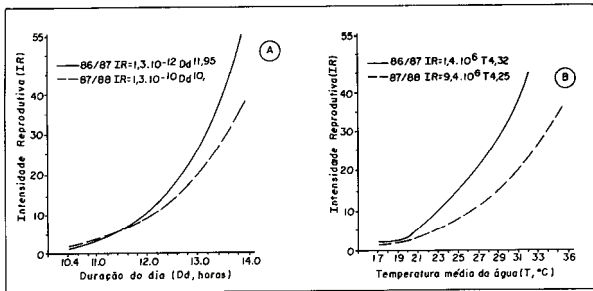


Figura 33. Curvas representativas da relação entre (A) intensidade reprodutiva e duração do dia, e (B) intensidade reprodutiva e temperatura, para dois períodos com condições ambientais distintas. (Seg. Vazzoler *et al.*, 1993b)

Cada espécie apresenta, dentro do período reprodutivo, exigências particulares relacionadas às condições referidas anteriormente, relativas à qualidade da água, à disponibilidade de alimento adequado e aos refúgios, que garantam o crescimento e sobrevivência dos indivíduos nas fases iniciais de desenvolvimento.

Vazzoler & Agostinho (1991b) analisaram a intensidade reprodutiva de espécies que habitam a bacia do alto rio Paraná, entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu, identificando os ambientes preferenciais de cada uma delas. Na Figura 34 estão sumarizados os resultados obtidos para algumas espécies, que evidenciam preferências distintas quanto à ocupação de ambientes lóticos (rio Paraná e seus afluentes na área), semilóticos (canais de ligação entre rios e lagoas) e lânticos (lagoas). Dentre essas espécies, as reofílicas, que realizam migrações reprodutivas, utilizam, preferencialmente, os ambientes lóticos como habitats para reproduzirem-se. Na Figura 34 está detalhada a freqüência com que ocorrem indivíduos "em reprodução" em três tributários do rio Paraná, no trecho referido: rios Ivinheima, Iguatemi e Piquiri.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

ESPÉCIES⇓	AMBIENTES⇒	RIOS	CANAIS	LAGOAS
	<i>Salminus maxillosus</i>			
	<i>Pimelodus maculatus</i>			
	<i>Pterodora granulatus</i>			
	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>			
	<i>Brycon orbignyanus</i>			
	<i>Prochilodus scrofa</i>			
	<i>Ageneiosus ucayalensis</i>			
	<i>Apareiodon affinis</i>			
	<i>Astyanax fasciatus</i>			
	<i>Eigenmania trilineata</i>			
	<i>Galeocharax Knerii</i>			
	<i>Leporinus amblirhynchus</i>			
	<i>Leporinus octofasciatus</i>			
	<i>Leporinus striatus</i>			
	<i>Loricaria proluxa</i>			
	<i>Megalancistrus aculeatus</i>			
	<i>Pseudopimelodus zungaro</i>			
	<i>Sorubim lima</i>			
	<i>Leporinus elongatus</i>			
	<i>Astyanax bimaculatus</i>			
	<i>Cyphocharax modesta</i>			
	<i>Leporinus lacustris</i>			
	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>			
	<i>Loricariichthys platymetopon</i>			
	<i>Serrasalmus marginatus</i>			
	<i>Rhinodoras d'orbignyi</i>			
	<i>Rhaphiodon vulpinus</i>			
	<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>			
	<i>Schizodon borelli</i>			
	<i>Iheringichthys labrosus</i>			
	<i>Serrasalmus spilopleura</i>			
	<i>Hoplosternum littorale</i>			
	<i>Rhamphichthys rostratus</i>			
	<i>Satanoperca pappaterra</i>			
	<i>Leporinus obtusidens</i>			
	<i>Gymnotus carapo</i>			
	<i>Hypophthalmus edentatus</i>			
	<i>Leporellus vittatus</i>			
	<i>Leporinus friderici</i>			
	<i>Steindachnerina insculpta</i>			
	<i>Trachydoras paraguayensis</i>			
	<i>Auchenipterus nuchalis</i>			
	<i>Roeboides paranensis</i>			
	<i>Cyphocharax nagelii</i>			
	<i>Plagioscion squamosissimus</i>			
	<i>Schizodon nasutus</i>			
CATEGORIAS ⇓	INDICADORES ⇒	% RPD	% RGS _{máx}	LEGENDA
	DESOVA MASSIVA INTENSA	> 10	> 50	
	DESOVA MASSIVA MODERADA	> 10	> 30 < 50	
	DESOVA OCASIONAL	< 10	< 30	

Figura 34. Quadro representativo da distribuição espacial de fêmeas com ovários maduros (= em reprodução), em estádios funcionais distintos (% RGS_{máx}), nos distintos ambientes da bacia do alto rio Paraná, indicando as áreas em que, provavelmente, ocorre desova (Modificado de Vazzoler & Agostinho, 1991b). RIOS =ambientes lóticos - Paraná e seus tributários; CANAIS = ambientes semilóticos; LAGOAS = ambientes lênticos.

Os rios Ivinheima e Iguatemi são tributários da margem direita do rio Paraná, tendo toda sua bacia no estado do Mato Grosso do Sul; o Piquiri é um tributário da margem esquerda, estando sua bacia localizada no estado do Paraná. São rios de fortes correntezas, os dois primeiros apresentando áreas de várzea e lagoas marginais, enquanto o último apresenta margens bastante íngremes, com densa vegetação ciliar. Mesmo tendo características gerais similares, esses ambientes são utilizados em intensidades distintas pelas espécies, como áreas de reprodução; observa-se que dentre as 12 espécies, ocorrem freqüências elevadas de indivíduos "em reprodução" em 11 no Ivinheima, 4 no Iguatemi e 3 no Piquiri (Figura 35).

ESPÉCIES MIGRADORAS	FREQUÊNCIA DE INDIVÍDUOS "EM REPRODUÇÃO"			
	RIO IVINHEIMA	RIO IGUATEMI	RIO PIQUIRI	
<i>Salminus maxillosus</i>				
<i>Pimelodus maculatus</i>				
<i>Pterodoras granulosus</i>				
<i>Leporinus friderici</i>				
<i>Leporinus elongatus</i>				
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>				
<i>Rhinelepis aspera</i>				
<i>Rhinodoras d'orbigny</i>				
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>				
<i>Brycon orbignyanus</i>				
<i>Leporinus obtusidens</i>				
<i>Prochilodus scrofa</i>				
	ELEVADA	MÉDIA	REDUZIDA	AUSENTE

Figura 35. Representação gráfica da freqüência de ocorrência de indivíduos com gônadas "em reprodução" (maduras) em três tributários do alto rio Paraná.

Estudos sobre distribuição espaço-temporal de ovos e larvas, conduzidos por Nakatani e colaboradores na mesma área, revelaram com mais precisão as áreas de desova e os "criadouros" dessas espécies; na Figura 36 estão esquematizados alguns desses resultados, no rio Ivinheima (Nakatani, inf. pessoal)¹. Este é formado pelos rios Brilhante e Dourados, onde estão localizadas duas das estações de coleta; as outras localizam-se no rio Vacaria, afluente da margem esquerda do Ivinheima,

¹ Nakatani, K. - Universidade Estadual de Maringá, NUPELIA.

em Angélica, na confluência destes dois, e em Guirai, próximo à desembocadura do Ivinheima no rio Paraná.

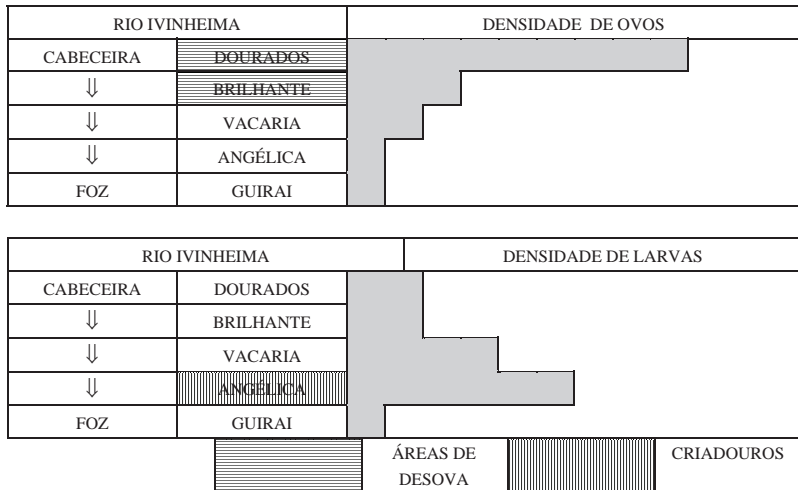


Figura 36. Representação esquemática da distribuição espacial da freqüência de ovos e larvas no rio Ivinheima, tributário do alto rio Paraná (Nakatani, inf. pessoal).

A densidade de ovos decresce da cabeceira para a foz, e a de larvas apresenta tendência inversa, em função do desenvolvimento durante a deriva rio abaixo. Foi localizada uma grande área de desova na confluência dos rios Dourados e Brilhante, no alto Ivinheima, onde as correntezas são muito fortes e turbulentas, e "criadouros naturais" na região de Angélica, nas proximidades de uma extensa área de várzea.

FECUNDIDADE E DIÂMETRO DOS OVÓCITOS MADUROS

A fecundidade, ou seja, o número de ovócitos que completa seu desenvolvimento, sendo eliminado a cada desova, depende, em última instância, do volume da cavidade celomática disponível para alojar os ovários maduros e do tamanho (volume) desses ovócitos. Na fase final de desenvolvimento os ovócitos maduros apresentam

tamanhos bastante distintos. Em 101 espécies de peixes marinhos e 33 de água doce da Europa, o diâmetro desses ovócitos variou de 250 a 7000 μ m, com valores modais localizados à esquerda das distribuições (Wooton, 1990). Em 52 teleósteos que ocupam a bacia do alto rio Paraná, Suzuki (1992) registrou uma amplitude de diâmetro dos ovócitos de 427 a 4789 μ m, estando o valor modal também localizado à esquerda da distribuição; o tamanho desses ovócitos está intimamente associado ao comportamento reprodutivo e não depende do porte das espécies (veja ESTUDO DE CASO - DIÂMETRO DOS OVÓCITOS MADUROS).

As espécies com desova total eliminam todos os ovócitos maduros de uma só vez durante um período reprodutivo, enquanto aquelas com desova múltipla ou parcelada o fazem mais de uma vez, em lotes. Assim, é preciso distinguir entre fecundidade por lote (F_L), fecundidade por período reprodutivo (F_{PR}) e fecundidade durante o período de vida (F_{PV}) de uma espécie, sendo:

F_L = número de ovócitos eliminados em cada lote (a cada desova);

F_{PR} = F_L x número de lotes eliminados (de desovas) durante um período reprodutivo;

F_{PV} = F_{PR} x número de períodos reprodutivos após a primeira maturação.

Nas espécies com desova total $F_L = F_{PR}$; naquelas com desova múltipla, a F_{PR} depende da F_L e do número de vezes que uma fêmea desova durante o período reprodutivo.

Desse modo, fica evidente a necessidade de se estimar as duas variáveis envolvidas na determinação da fecundidade:

- o número de ovócitos maduros que seriam eliminados;
- o tipo de desova da espécie e, em caso de desova parcelada, o número de vezes que esta ocorre dentro de um período reprodutivo.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

A maioria dos estudos sobre fecundidade, no Brasil, tem sido utilizada a metodologia clássica, descrita em Vazzoler (1981), indiscriminadamente para espécies com desova total e parcelada, o que pode ter levado a estimativas falhas desse parâmetro populacional, em função de:

- a. nem todos os ovócitos vitelogênicos presentes nos ovários serem, obrigatoriamente, eliminados; muitos deles podem sofrer atresia e serem absorvidos, além de poderem ocorrer casos de dinâmica diferenciada de desenvolvimento, como os descritos em "TIPO DE DESOVA" (Foucher & Beamish, 1980; Andrianov & Lisovenko, 1983);
- b. nas espécies com desova múltipla, ser necessário definir a fecundidade por lote e a frequência de desova dentro do período reprodutivo (Hunter & Goldberg, 1980), para estimar quantos lotes de ovócitos ("batches") são eliminados durante o mesmo.

As estimativas de fecundidade exigem análises quanto a:

- . distribuição de frequência de diâmetros de ovócitos intra-ovários;
- . aspectos da anatomia microscópica dos ovários.

Com base nos resultados obtidos com relação a esses aspectos, a fecundidade poderá ser estimada de modo mais consistente, quer através de métodos volumétricos (Vazzoler, 1981), gravimétricos (Isaac-Nahum *et al.*, 1988) ou estereométricos (Weibel & Gomes, 1962; Isaac-Nahum *et al.*, op. cit.).

Isaac-Nahum *et al.* (op. cit.) compararam os resultados que obtiveram para a fecundidade parcial ("batch fecundity") de *Sardinella brasiliensis*, atendendo às exigências acima referidas, com os de outras estimativas realizadas pelo método clássico (Vazzoler & Rossi-WongtschowsKi, 1976; Matsuura, 1977), evidenciando que os valores anteriormente obtidos, considerados como relativos à fecundidade da espécie, devem referir-se, na realidade, à fecundidade por lote. Essa informação é de importância fundamental nas avaliações de biomassa dos estoques através de métodos quantitativos de prospecção de ovos e larvas.

Peres-Rios (1995) estimou a fecundidade total (FT), a fecundidade por lote (FL) e o número de lotes eliminados por período reprodutivo (NL) em *Prionotus punctatus*, um teleósteo marinho, observando as exigências acima referidas. As fecundidades relativas são dadas pelas expressões:

$$FT = 0,0017 L_t^{3,16} \quad (r = 0,81; \text{g.l.} = 29)$$

$$FL = 0,000015 L_t^{3,77} \quad (r = 0,85; \text{g.l.} = 12)$$

O número de lotes foi estimado através da relação FT/FL para cada indivíduo (Morse, 1980), com um resultado variando de 3 a 9 lotes, e através da relação entre a FT e a FL estimadas pelas expressões acima para o menor (165mm) e maior (345mm) indivíduo amostrado, variando de 6 a 4 lotes, respectivamente.

Tanto a fecundidade como o diâmetro do ovócitos maduros são táticas muito lábeis, apresentando variações inter e intra-específicas, latitudinais, entre períodos reprodutivos sucessivos e entre indivíduos de mesmo tamanho em um mesmo período. *Micropogonias furnieri*, um cienídeo marinho que ocorre ao longo de toda a costa brasileira, apresenta variações latitudinais na fecundidade, mais elevada na costa norte, onde a pressão ambiental é mais elevada (Vazzoler, 1991). Vazzoler & Rossi-WongtschowsKi (1976) analisaram a variação da fecundidade e do diâmetro dos ovócitos maduros de *Sardinella brasiliensis*, um clupeídeo marinho, em dois períodos reprodutivos, constatando uma relação inversa entre essas duas variáveis; no período em que os ovócitos se mostraram menores, a fecundidade foi mais elevada. Essas variações foram interpretadas como causadas por variações na disponibilidade de alimento.

A fecundidade varia, também, com o tamanho da fêmea, aumentando com o crescimento; está mais relacionada ao comprimento do que à idade do indivíduo. Chaves (1991) refere que nos peixes existe, além das células germinativas, uma fonte renovável e contínua de novos ovócitos a partir de células do epitélio folicular, o que explicaria o incremento nos valores absolutos da fecundidade com o crescimento, pois após cada desova permanece nos ovários um número maior de células foliculares

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

que aquele de ovócitos ovulados, aumentando o estoque de ovócitos neoformados.

De modo geral, a fecundidade relativa (F_R), ou seja, do número de ovócitos eliminados por unidade de comprimento (L_t) ou peso (W_t) da fêmea é expressa por relações do tipo:

$$F_R = a L_t^b \quad \text{e} \quad F_R = a W_t^b, \text{ onde}$$

a = coeficiente linear de regressão;

b = coeficiente angular de regressão.

UM ESTUDO DE CASO: ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DA COMUNIDADE DE TELEÓSTEOS DO ALTO RIO PARANÁ

Existe na literatura informações sobre algumas táticas reprodutivas de 68 espécies de teleósteos do alto rio Paraná englobam 68 espécies. Os dados sobre comprimento máximo registrado ($L_{máx}$), comprimento de primeira maturação (L_{50}), comprimento com o qual todos os indivíduos estão aptos a reproduzirem-se (L_{100}) e relação gonadossomática máxima registrada ($RGS_{máx}$) referem-se a essas 68 espécies. Os dados sobre período de reprodução, duração desse período em meses (DPr) e tipo de sazonalidade da reprodução (Saz) referem-se a 53 espécies; sobre tipo de desova a 41, sobre comportamento reprodutivo a 55 e sobre diâmetro médio dos ovócitos maduros a 51 espécies. Esses dados provêm de diversas fontes, citadas no rodapé das figuras para simplificação do texto e estão mostrados no Quadro II.

Essas espécies pertencem a 22 famílias, e as mais representativas em número de espécies são: Characidae (10), Anostomidae (9) e Pimelodidae (9). A frequência de espécies por família está representada na Figura 37.

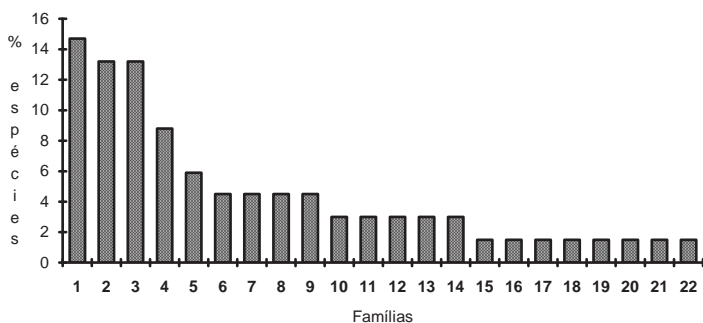


Figura 37. Frequência de espécies por família.

1-Characidae	7-Serrasalminidae	13-Parodontidae	19-Prochilodontidae
2-Anostomidae	8-Ageneiosidae	14-Sternopygidae	20-Rhamphichthyidae
3-Pimelodidae	9-Curimatidae	15-Apteronotidae	21-Sciaenidae
4-Loricariidae	10-Auchenipteridae	16-Cynodontidae	22-Soleidae
5-Cichlidae	11-Callichthyidae	17-Gymnotidae	
6-Doradidae	12-Erythrinidae	18-Hypophthalmidae	

- **COMPOSIÇÃO EM TAMANHOS MÁXIMO, DE PRIMEIRA MATURAÇÃO E MATURAÇÃO COMPLETA**

A fauna de teleósteos do alto rio Paraná é constituída, predominantemente, por espécies de pequeno ($L_{máx} < 20\text{cm}$) e médio ($L_{máx} > 20\text{cm} < 40\text{cm}$) portes (70,6%), sendo que as de grande porte ($L_{máx} > 40\text{cm}$) são menos freqüentes (29,4%), como representado na Figura 38. Todas as de pequeno porte (23 espécies) têm fecundação externa, sendo que a grande maioria (80%) não dispensa cuidado à prole, enquanto as restantes (20%) o fazem em algum grau. Dentre as de médio porte (25 espécies) ocorrem espécies com fecundação externa, migradoras (18,2%), não migradoras (31,8%), que dispensam cuidado à prole (31,8%), e com fecundação interna (18,2%). A maioria das espécies de grande porte (20 espécies) realizam migrações reprodutivas (44,4%), ocorrendo, também, não migradoras (22,2%), com cuidado à prole (27,8%) e uma com fecundação interna (5,6%).

Dentre as 68 espécies, a grande maioria (86,8%) atinge a maturidade com menos de 20cm, os comprimentos modais situando-se entre 5 e 15cm

(66,2%), sendo que para a maior parte (92,6%) todos os indivíduos estão aptos a reproduzirem-se com menos de 30cm, em comprimentos modais entre 5 e 20cm (70,6%).

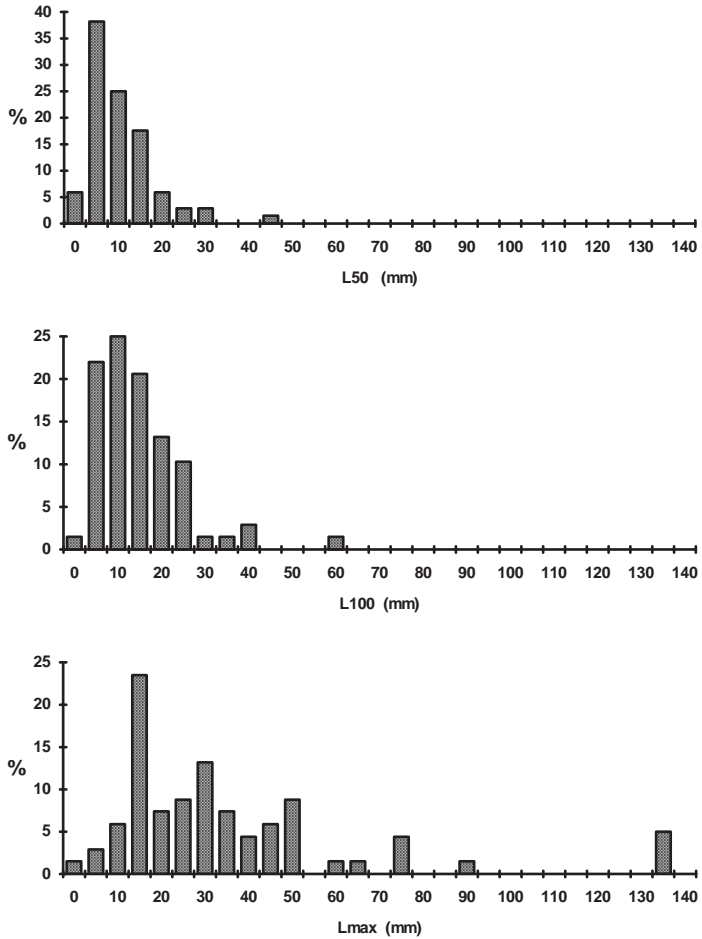


Figura 38. Freqüência de espécies por classe de L_{50} , L_{100} e $L_{m\acute{a}x}$ (mm). (Dados de Vazzoler *et al.*, 1991).

• COMPORTAMENTO REPRODUTIVO

Predominam espécies com fecundação externa (90,9%), a maioria sem cuidado com a prole e não migradoras constituem a maioria (41,8%); as migradoras (21,8%) e as com cuidado à prole (27,3%) são menos frequentes, assim como as com fecundação interna (9,1%), como representado na Figura 39.

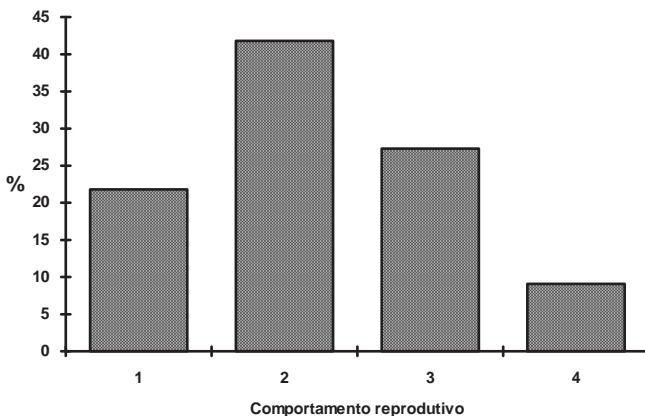


Figura 39. Frequência de espécies por tipo de comportamento reprodutivo. (Dados de Vazzoler, 1992; PADCT/CIAMB-UEM, 1993). 1 = fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole; 2 = fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com a prole; 3 = fecundação externa, não migradoras, com cuidado com a prole; 4 = fecundação interna

• TIPO DE DESOVA

A Figura 40 mostra a frequência de espécies por tipo de desova. Das espécies com desova total (26,8%), a maioria é constituída pelas que realizam migrações reprodutivas (63,6%); as restantes não migram (27,3%), e uma minoria dispensa cuidado com a prole (9,1%). Dentre as que apresentam desova parcelada, que constituem a grande maioria (73,2%), predominam as sedentárias (42,8%) e com cuidado à prole (39,3%), seguidas pelas com fecundação interna (10,7%) e migradoras (7,2%).

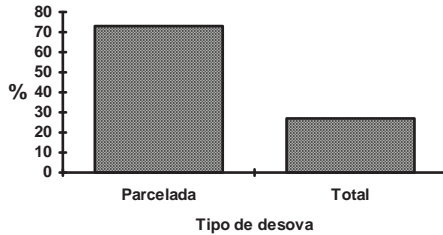


Figura 40. Frequência de espécies com desova parcelada e total. (Dados de Vazzoler, 1992).

• PERÍODO DE REPRODUÇÃO

A análise da frequência mensal de espécies em reprodução evidencia a prevalência daquelas com período reprodutivo entre novembro e fevereiro, sendo que, em menor proporção, esse período pode antecipar-se para setembro ou prolongar-se até abril; poucas espécies reproduzem-se entre maio e agosto (Figura 41).

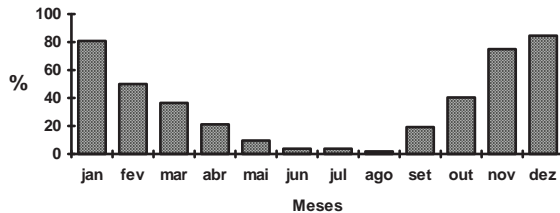


Figura 41. Frequência mensal de espécies em reprodução. (Dados de Vazzoler, 1992; PADCT/CIAMB-UEM, 1993)

Considerando o comportamento reprodutivo das espécies (Figura 42), verifica-se que cada grupo tem período com amplitude distinta: 45,4% das espécies migradoras têm um pico bem marcado entre novembro-fevereiro, entre 30-40% estendem o período de outubro a março, e poucas prolongam esse período até julho; as não migradoras apresentam comportamento similar, diferindo apenas pelo fato de ocorrerem poucas espécies em reprodução durante o período de abril a setembro; aquelas com cuidado à prole (>50%), têm pico entre outubro e janeiro, com menor frequência em fevereiro-março, e poucas reproduzindo-se em abril-maio e setembro; as espécies com fecundação interna evidenciam um período reprodutivo marcado, entre novembro e janeiro, e poucas em fevereiro e setembro-outubro. O fato das migradoras exibirem um

período global de reprodução mais extenso que as demais deve-se, provavelmente, à capacidade de deslocarem-se dentro da área, em busca de locais adequados à eliminação de seus gametas; as demais, sedentárias, aparentemente dependem do período em que as condições ambiente em que vivem se apresentam ótimas em termos de oferta de proteção e alimento adequado, qualitativa e quantitativamente, para a prole.

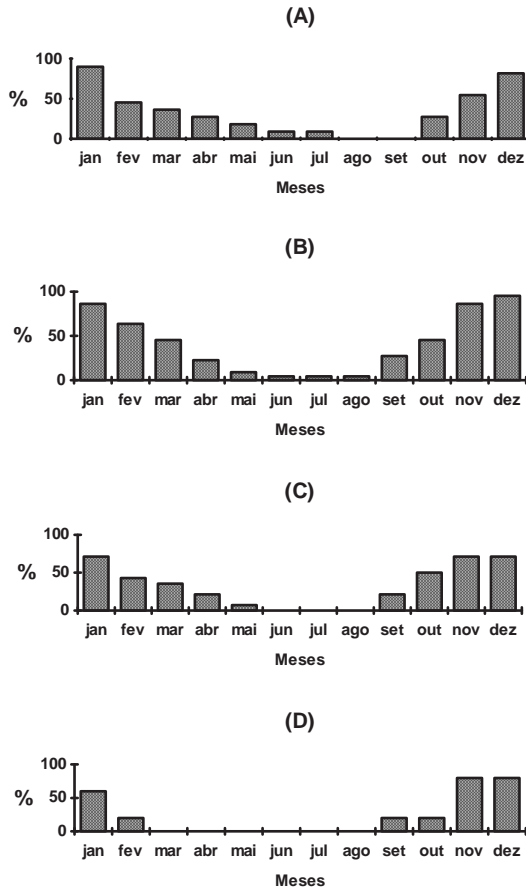


Figura 42. Frequência mensal de espécies em reprodução por grupo de mesmo comportamento reprodutivo (A = migradoras; B = não migradoras; C = com cuidado à prole; D = com fecundação interna). (Dados de Vazzoler, 1992; PADCT/CIAMB-UEM, 1993).

Outra constatação interessante refere-se ao período reprodutivo das espécies piscívoras (Figura 43); este antecede ao das espécies restantes, que têm hábitos alimentares diferentes, provavelmente para que suas larvas já estejam mais desenvolvidas e tenham maior possibilidade de predação das demais espécies, quando estas eclodirem.

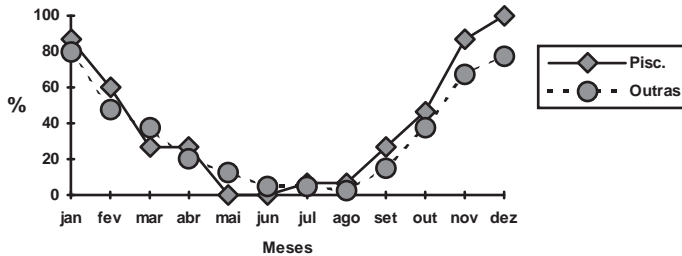


Figura 43. Frequência mensal de espécies piscívoras e com outros hábitos alimentares, em reprodução. (Dados de Vazzoler *et al.*, 1995)

• AMPLITUDE DO PERÍODO REPRODUTIVO

Como referido acima, a amplitude do período reprodutivo das espécies é distinto, variando de 1 a 9 meses. A maioria das espécies (62,3%) tem período reprodutivo curto (1-4m), seguindo-se aquelas (32%) com período médio (5-7m), sendo raras (5,7%) as com período longo (8-9m) (Figura 44).

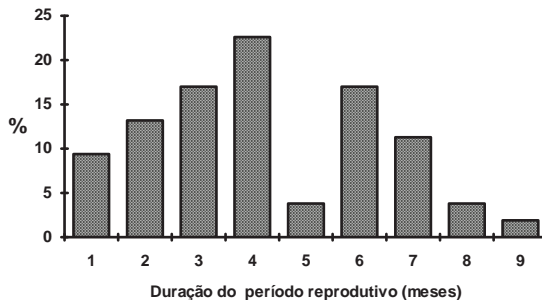


Figura 44. Duração do período reprodutivo em meses: frequência de espécies. (Dados de Vazzoler, 1992; PADCT/CIAMB-UEM, 1993)

• SAZONALIDADE REPRODUTIVA

Associando-se a duração do período do ano em que as espécies se reproduzem ao evento cíclico de variação do nível fluviométrico do rio, nesse trecho, pode-se estabelecer alguns padrões sazonais na reprodução: (1) curto (4 meses), sazonal com pico (novembro-fevereiro); (2) médio (7 meses), sazonal antecipado para enchente (setembro a março); (3) médio (7 meses), sazonal prolongado para cheia (outubro a abril); (4) longo (9 meses), não sazonal. Dentre essas espécies, 35,9% apresentam o padrão (1), 52,8% o (2) ou (3) e apenas 11,3% o padrão (4) (Figura 45).

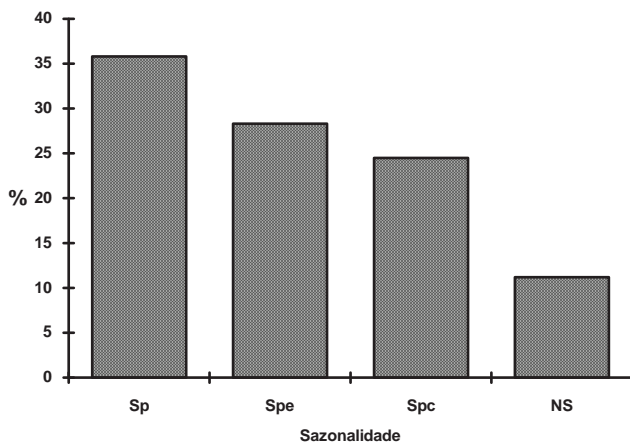


Figura 45. Frequência de espécies por tipo de padrão de sazonalidade reprodutiva. Sp = Sazonal com pico (nov-fev); Spe = Sazonal antecipada para enchente (set-mar); Spc = Sazonal prolongada para cheia (out-abr); NS = Não sazonal. (Dados de Vazzoler, inéditos).

• RELAÇÃO GONADOSSOMÁTICA

A Figura 46 representa a frequência de espécies por classe de $RGS_{máx}$; 64,7% das espécies tem $RGS_{máx}$ entre 7 e 18, para 14,7% esse valor está entre 3 e 6, e para 20,6% entre 18 e 29.

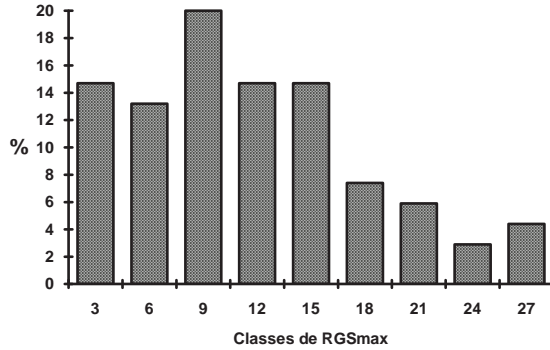


Figura 46. Frequência de espécies por classe de RGS_{máx}. (Dados de Vazzoler & Agostinho, 1991a)

A RGS_{máx} das 68 espécies variou entre 3,34, em *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae), e 28,39, em *Steindachnerina insculpta* (Curimatidae), o que significa que os ovários maduros, imediatamente antes da desova, podem representar de 3,34 a 28,39% do peso total da fêmea. Na Figura 47 estão representados os valores de RGS_{máx} e L_{máx} dessas espécies; fica evidente a ausência de relação entre essas duas variáveis.

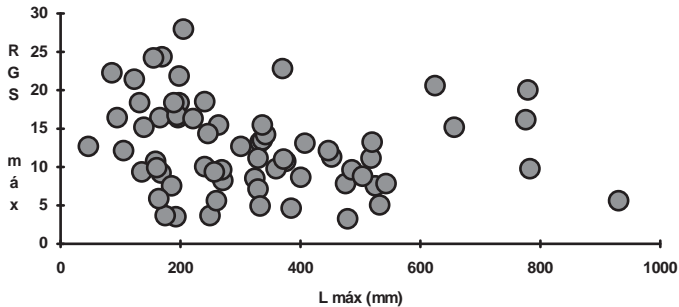


Figura 47. Diagrama de dispersão dos valores de RGS_{máx} e L_{máx} em 68 espécies de teleósteos do alto rio Paraná. (Dados de Vazzoler & Agostinho, 1991a)

• DIÂMETRO DOS OVÓCITOS MADUROS

A Figura 48 representa a frequência de espécies por classe de diâmetro médio dos ovócitos maduros, obtidos de preparações histológicas; verifica-se que apenas 2% tem diâmetro até 500 μm , sendo que a grande maioria (80,4%) possui ovócitos maduros com diâmetros entre 500 μm e 2000 μm , enquanto 17,6% entre 2000 μm e 500 μm .

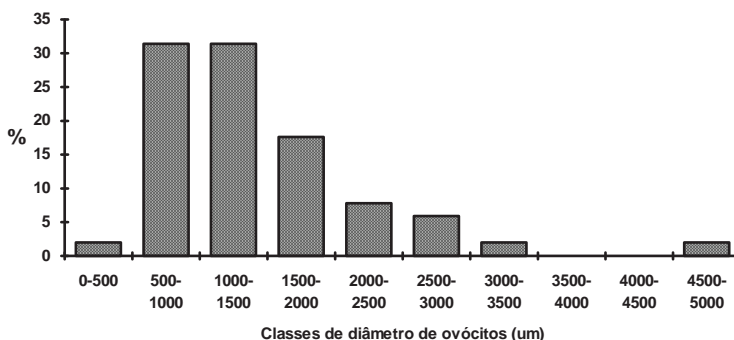


Figura 48. Frequência de espécies por classe de diâmetro médio dos ovócitos maduros. (Dados de Suzuki, 1992)

O diâmetro médio dos ovócitos maduros varia entre 427,4 μm , em *Catathyridim jenynsii* (Soleidae), e 4789,3 μm em *Megalancistrus aculeatus* (Loricariidae). Na Figura 49 estão representados os valores do diâmetro médio dos ovócitos maduros e do $L_{\text{máx}}$ dessas espécies; os dados não sugerem a existência de relação entre essas duas variáveis. O diâmetro do ovócito parece estar mais relacionado ao comportamento reprodutivo da espécie; assim, dentre as migradoras, varia entre 770,3 μm , em *Pimelodus maculatus* (Pimelodidae), e 1545,9 μm em *Brycon orbignyanus* (Characidae); dentre as não migradoras, entre 427,4 μm , em *C. jenynsii*, referida acima, e 1259,2 μm em *Leporinus lacustris* (Anostomidae); nas espécies que dispensam algum cuidado com a prole, entre 1467,3 μm , em *Eigenmania trilineata* (Sternopygidae), e 4789,3 μm em *M. aculeatus*, referida acima; em espécies com fecundação interna, entre 1315,9 μm , em *Auchenipterus nuchalis* (Auchenipteridae), e 1849,5 μm em *Ageneiosus ucayalensis* (Ageneiosidae). Evidencia-se

que as espécies com fecundação externa, migradoras e não migradoras, e com fecundação interna possuem ovócitos pequenos e/ou médios, enquanto aquelas com fecundação externa que dispensam cuidado à prole possuem ovócitos grandes.

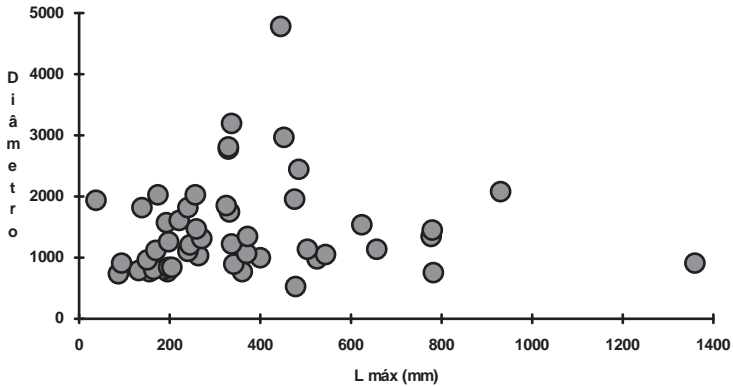


Figura 49. Diagrama de dispersão dos valores de diâmetro médio dos ovócitos maduros e $L_{máx}$ em 51 espécies de teleósteos do alto rio Paraná. (Dados de Suzuki, 1992)

• FECUNDIDADE E VOLUME DE OVÓCITOS MADUROS

O volume total de ovócitos maduros é determinado pelo número desses ovócitos (fecundidade) e pelo volume de um ovócito individual. Em peixes, como mostrado acima, não há uma tendência geral de espécies com maior porte produzirem ovócitos maiores, apesar da fecundidade (número) aumentar com o crescimento do corpo.

O quadro a seguir contém dados sobre comprimento máximo ($L_{máx}$), fecundidade, diâmetro médio dos ovócitos maduros ($D_{ovóc}$) e comportamento reprodutivo (CR) de algumas espécies de teleósteos do alto rio Paraná.

Espécie	Família	L _{máx} (cm)	Dovóc (µm)	Fecundidade	CR
<i>Astyanax fasciatus</i>	Characidae	13,2	785,3	10.000	2
<i>Apareiodon affinis</i>	Parodontidae	15,0	971,0	6.500	2
<i>Parodon tortuosus</i>	Parodontidae	15,5	766,1	20.500	2
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Characidae	19,5	775,5	3.200	2
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Auchenipteridae	22,0	1615,3	10.330	4
<i>Galeocharax knerii</i>	Characidae	24,0	1106,6	130.000	2
<i>Leporellus vittatus</i>	Anostomidae	24,5	1211,9	34.600	2
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Auchenipteridae	27,0	1315,9	14.950	4
<i>Gymnotus carapo</i>	Gymnotidae	32,9	2785,5	3.000	3
<i>Schizodon nasutus</i>	Anostomidae	33,6	1232,3	77.000	2
<i>Leporinus friderici</i>	Anostomidae	37,0	1059,5	194.000	1
<i>Rhinelepis aspera</i>	Loricariidae	37,2	1338,5	200.000	1
<i>Hoplias malabaricus</i>	Erytriniidae	48,6	2445,2	61.000	3
<i>Pterodoras granulosus</i>	Doradidae	54,3	1056,1	296.000	1
<i>Salminus maxillosus</i>	Characidae	77,6	1350,6	2.600.000	1
<i>Prochilodus scrofa</i>	Prochilodontidae	77,9	1450,1	1.600.000	1
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Hypophthalmidae	78,2	753,5	83.000	2

(1) - Fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole. (2) - Fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com prole. (3) - Fecundação externa, não migradoras, com cuidado com prole. (4) - Fecundação interna (Dados de Suzuki, 1992; Vazzoler, 1992).

Apesar do conjunto de dados ser reduzido pode-se observar que: (1). os parâmetros não são semelhantes em espécies de uma mesma família; (2). a fecundidade, de modo geral, não mostra relação direta com o diâmetro médio dos ovócitos maduros nem com o porte da espécie.

Entretanto, se considerarmos grupos com comportamentos reprodutivos similares, observa-se que os níveis de fecundidade são semelhantes dentro de cada grupo, sendo maior nas espécies migradoras e menor nas que têm fecundação interna, como mostrado na Figura 50.

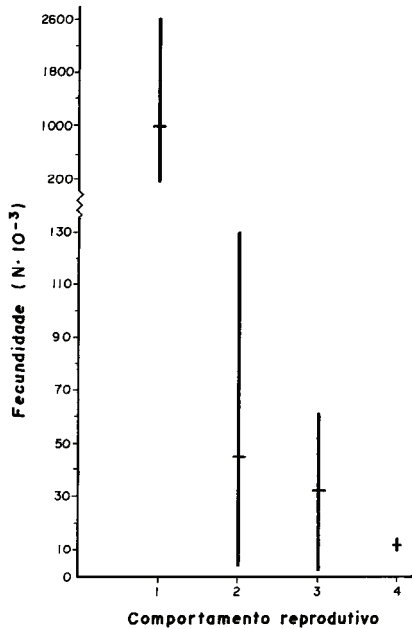


Figura 50. Representação gráfica da amplitude de variação (barra vertical) e da fecundidade média (barra horizontal) para espécies com mesmo comportamento reprodutivo: (1) Fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole; (2) Fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com a prole; (3) Fecundação externa, não migradoras, com cuidado com a prole; (4) Fecundação interna. (Dados de Vazzoler, 1992)

A análise de dados mais completos sobre diâmetro máximo de ovócitos maduros de teleósteos do alto rio Paraná (Suzuki, 1992) mostra claramente, como demonstrado acima, a tendência de variação do diâmetro de acordo com o comportamento reprodutivo, representada na Figura 51. No grupo de espécies com fecundação externa não migradoras com cuidado à prole a amplitude de variação é grande em função dos diferentes graus de cuidado dispensado pelos pais (vide CUIDADO PARENTAL).

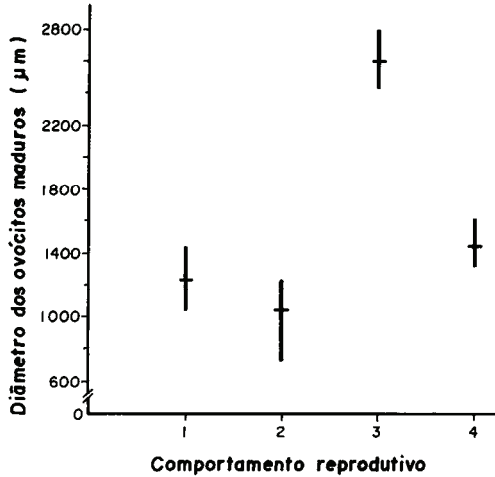


Figura 51. Representação gráfica da amplitude de variação (barra vertical) e do diâmetro médio dos ovócitos maduros (barra horizontal) para espécies com mesmo comportamento reprodutivo: (1) Fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole; (2) Fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com a prole; (3) Fecundação externa, não migradoras, com cuidado com a prole; (4) Fecundação interna. (Dados de Vazzoler, 1992; Suzuki, 1992)

Combinando-se essas informações fica evidenciado que, dentre as espécies com fecundação externa, sem cuidado com a prole, as migradoras (1), em geral de grande porte, têm fecundidades elevadas e diâmetros de ovócitos médios; as não migradoras (2), de menor porte, têm ovócitos pequenos e fecundidades baixas. Aquelas com fecundação externa, não migradoras, que dispensam algum cuidado com a prole (3), têm fecundidades baixas e os maiores ovócitos; ovócitos grandes originam larvas maiores, com boca, capacidade de natação e outras características mais desenvolvidas, que possibilitam a exploração de uma maior gama de presas e são menos susceptíveis à predação, além de terem reduzido o período sob cuidado dos pais. Nas espécies com fecundação interna (4) a fecundidade é baixa e os ovócitos têm tamanhos médios. Essas tendências podem ser visualizadas na Figura 52.

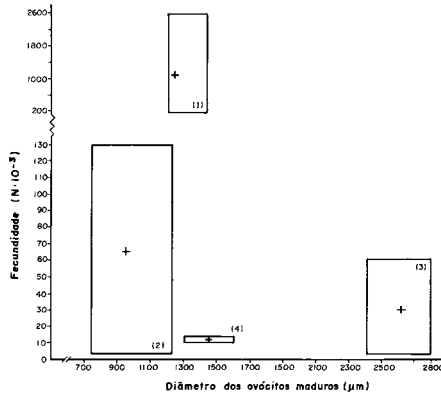


Figura 52. Representação gráfica das amplitudes de variação da fecundidade e do diâmetro médio dos ovócitos maduros para espécies com mesmo comportamento reprodutivo: (1) Fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole; (2) Fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com prole; (3) Fecundação externa, não migradoras, com cuidado com prole; (4) Fecundação interna. (+) = valores médios das duas variáveis. (Dados de Vazzoler, 1992; Suzuki, 1992)

Considerando apenas os dados do quadro anterior, calculando o volume dos ovócitos maduros a partir de seus diâmetros médios ($V=4/3.\pi.r^3$), e multiplicando esse valor pela fecundidade da espécie, teremos o volume total de ovócitos maduros nos ovários. Relacionando-se esse valor com o do comprimento máximo da espécie (logaritmos de ambos), verifica-se que há uma relação entre ambos, como demonstrado para ictiofaunas de outras regiões (Wootton, 1989). Essa relação é mostrada na Figura 53.

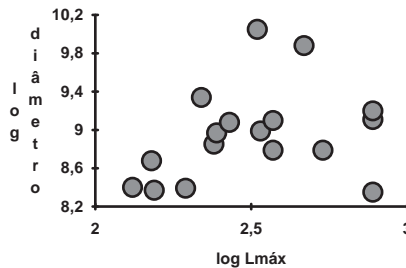


Figura 53. Representação gráfica da relação entre logaritmo do volume total dos ovócitos maduros (mm^3) e do logaritmo do comprimento máximo registrado para a espécie (cm). (Dados de Vazzoler, inéditos)

Quadro II. Dados sobre táticas reprodutivas de teleósteos do alto rio Paraná.

ESPÉCIE	FAMÍLIA	L _M (cm)	L ₅₀ (cm)	L ₁₀₀ (cm)	RGS _M (%)	PERÍODO REPRODUTIVO												DPR (mês)	PREP	CR	TD	DOV (µm)
						J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D					
<i>Ageneiosus brevifilis</i>	Ageneiosidae	53,2	21,3	28,4	5,11												2	1	4	-	-----	
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Ageneiosidae	32,4	13,3	17,4	8,51												3	1	4	P	1849,5	
<i>Ageneiosus valenciennesi</i>	Ageneiosidae	33,2	14,2	18,6	13,27												2	1	4	-	1743,2	
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>	Anostomidae	13,9	5,5	8,1	15,25												-	-	-	P	1822,0	
<i>Leporinus elongatus</i>	Anostomidae	51,7	19,9	26,1	11,06												2	1	1	T	-----	
<i>Leporinus friderici</i>	Anostomidae	37,0	13,1	16,0	22,83												4	2	1	T	1059,9	
<i>Leporinus lacustris</i>	Anostomidae	19,8	8,8	11,0	21,77												7	2	2	P	1259,2	
<i>Leporinus obtusidens</i>	Anostomidae	40,0	14,6	19,0	8,72												2	1	1	-	1005,1	
<i>Leporinus striatus</i>	Anostomidae	12,3	4,8	7,3	21,48												-	-	-	-	-----	
<i>Leporellus vitatus</i>	Anostomidae	24,5	9,8	13,6	14,42												3	1	2	T	1211,9	
<i>Schizodon borellii</i>	Anostomidae	34,2	13,6	16,0	14,25												3	1	2	T	896,2	
<i>Schizodon nasutus</i>	Anostomidae	33,6	11,6	25,5	15,38												3	1	2	-	1232,3	
<i>Apteronotus albifrons</i>	Apteronotidae	47,5	19,0	25,5	7,87												1	1	3	-	1950,0	
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Auchenipteridae	27,0	10,8	14,9	8,30												3	2	4	P	1315,9	
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Auchenipteridae	22,0	9,1	11,8	16,26												4	1	4	P	1615,3	
<i>Callichthys callichthys</i>	Callichthyidae	19,3	9,5	12,4	3,50												-	-	-	-	-	
<i>Hoplosternum littorale</i>	Callichthyidae	19,4	8,3	13,0	16,68												6	3	3	P	1582,1	
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Characidae	19,5	6,9	8,8	16,46												7	2	2	P	775,5	
<i>Astyanax fasciatus</i>	Characidae	13,2	5,2	7,8	18,43												6	3	2	T	785,3	
<i>Acestrotrichus lacustris</i>	Characidae	26,4	10,7	13,9	15,37												7	4	2	P	1036,8	
<i>Aphyocharax nasutus</i>	Characidae	4,6	1,7	3,3	12,64												-	-	-	-	-----	
<i>Astyanax schubarti</i>	Characidae	10,6	4,1	6,4	12,13												7	4	2	-	-----	
<i>Brycon orbignyianus</i>	Characidae	62,5	25,1	33,2	20,57												2	1	1	T	1545,9	
<i>Galeocharax Knerii</i>	Characidae	24,0	9,6	13,4	18,54												3	1	2	-	1106,6	
<i>Moenkhausia intermedia</i>	Characidae	8,6	5,5	7,1	22,29												8	4	2	P	731,2	
<i>Roeboides paranensis</i>	Characidae	9,5	3,7	5,9	16,45												6	3	2	P	917,1	
<i>Salminus maxillosus</i>	Characidae	77,6	32,5	42,0	16,21												4	2	1	T	1350,6	
<i>Crenicichla haroldoi</i>	Cichlidae	16,7	6,6	9,6	9,19												-	-	-	-	-----	
<i>Crenicichla lepidota</i>	Cichlidae	15,9	6,3	9,2	10,76												2	2	3	-	-----	
<i>Crenicichla nierderleini</i>	Cichlidae	18,5	7,3	10,5	7,52												-	-	-	-	-----	
<i>Satanoperca pappaterra</i>	Cichlidae	17,4	9,0	11,6	3,70												1	1	3	P	2032,0	
<i>Steindachnerina insculpta</i>	Curimatidae	19,8	7,5	9,7	28,39												6	2	2	-	832,7	
<i>Cyphocharax modesta</i>	Curimatidae	17,0	8,7	11,3	24,27												4	3	2	-	1114,2	
<i>Cyphocharax nageii</i>	Curimatidae	16,5	8,6	11,1	16,47												4	2	2	-	806,1	
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Cynodontidae	65,7	26,3	38,0	15,24												7	3	2	-	1138,4	
<i>Pterodoras granulatus</i>	Doradidae	54,3	21,4	28,1	7,81												4	3	1	P	1056,1	
<i>Rhinodoras d'orbigny</i>	Doradidae	20,4	9,9	12,9	28,02												5	4	1	-	845,1	
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	Doradidae	18,8	6,9	8,8	18,40												5	3	2	P	805,4	
<i>Hoplias lacerdae</i>	Erythrinidae	33,2	13,3	18,1	4,94												6	2	3	P	-----	
<i>Hoplias malabaricus</i>	Erythrinidae	48,6	14,1	18,0	9,58												6	2	3	P	2445,2	

continua .../

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Quadro II. Dados sobre táticas reprodutivas de teleósteos do alto rio Paraná.
/... continuação

ESPÉCIE	FAMÍLIA	L _M (cm)	L ₅₀ (cm)	L ₁₀₀ (cm)	RGS _M (%)	PERÍODO REPRODUTIVO												DPR (mês)	PREP	CR	TD	DOV (µm)	
						J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D						
<i>Gymnotus carapo</i>	Gymnotidae	32,9	14,1	18,5	7,06														3	2	3	P	2785,5
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Hypophthalmidae	78,2	17,6	23,0	9,82														6	3	2	P	753,5
<i>Loricariichthys platysetopon</i>	Loricariidae	33,6	14,4	19,0	13,52														6	3	3	P	3197,1
<i>Loricaria prolixa</i>	Loricariidae	40,7	16,3	22,0	13,06														-	-	-	-	-----
<i>Loricaria</i> sp	Loricariidae	45,2	18,1	24,3	11,30														3	1	3	P	2964,4
<i>Loricariichthys</i> sp	Loricariidae	33,0	13,2	18,0	11,20														1	3	3	P	2812,0
<i>Megalancistrus aculeatus</i>	Loricariidae	44,6	15,0	19,6	12,11														1	4	3	T	4789,3
<i>Rhinelepis aspera</i>	Loricariidae	37,2	15,5	20,3	11,01														9	4	1	T	1338,5
<i>Apareiodon affinis</i>	Parodontidae	15,0	5,9	8,7	27,46														3	2	2	P	971,0
<i>Parodon tornuosus</i>	Parodontidae	15,5	6,1	9,0	24,17														4	2	2	P	766,1
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	Pimelodidae	52,5	20,4	26,8	7,46														-	-	1	-	987,6
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Pimelodidae	26,8	12,4	16,0	9,62														4	2	2	P	-----
<i>Pimelodus fur</i>	Pimelodidae	16,4	6,5	9,4	5,93														-	-	-	-	-----
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Pimelodidae	136,0	48,5	62,5	9,37														4	1	1	T	911,0
<i>Pimelodella gracilis</i>	Pimelodidae	16,0	6,3	9,2	9,88														-	-	-	-	-----
<i>Pimelodus maculatus</i>	Pimelodidae	36,0	12,3	17,0	9,84														6	3	1	P	770,3
<i>Pimelodus ornatus</i>	Pimelodidae	38,5	15,4	20,8	4,57														-	-	-	-	-----
<i>Pseudopimelodus zungaro</i>	Pimelodidae	52,0	20,8	27,8	13,17														-	-	-	-	-----
<i>Sorubim lima</i>	Pimelodidae	50,4	18,7	24,6	8,81														2	1	2	-	1142,9
<i>Prochilodus scrofa</i>	Prochilodontidae	77,9	19,7	24,0	20,11														4	1	1	T	1450,1
<i>Rhamphichthys rostratus</i>	Rhamphichthyidae	93,0	32,6	43,0	5,58														4	2	3	P	2073,6
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Sciaenidae	47,9	15,9	20,0	3,34														4	1	2	P	521,6
<i>Myloplus levis</i>	Serrasalminidae	30,1	12,0	16,5	12,70														-	-	-	-	-----
<i>Serrasalmus marginatus</i>	Serrasalminidae	24,1	9,2	13,0	10,00														8	3	3	P	1816,3
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Serrasalminidae	25,7	9,0	12,0	9,28														7	3	3	P	2031,5
<i>Catathyridium jenynsii</i>	Soleidae	25,0	9,9	12,9	3,71														-	-	2	P	427,4
<i>Eigenmania virescens</i>	Sternopygidae	37,5	15,0	20,3	10,81														-	-	-	P	1947,6
<i>Eigenmania trilineata</i>	Sternopygidae	26,0	10,4	14,4	5,61														1	1	3	-	1467,3

L_M = comprimento total máximo registrado para a espécie / L₅₀ = comprimento de primeira maturação / L₁₀₀ = comprimento com o qual todos os indivíduos estão aptos a reproduzirem-se / RGS_M = máximo valor da relação gonadossomática registrado para a espécie / DPR = duração do período reprodutivo / PREP = periodicidade reprodutiva: 1 = sazonal com pico (nov.-fev.); 2 = sazonal prolongada para enchente (set.-mar.); 3 = sazonal prolongada para cheia (out.-abr.); 4 = não sazonal / CR = comportamento reprodutivo: 1 = fecundação externa, migradoras, sem cuidado com a prole; 2 = fecundação externa, não migradoras, sem cuidado com a prole; 3 = fecundação externa, não migradoras, com cuidado com a prole; 4 = fecundação interna / TD = tipo de desova: P = parcelada; T = total / DOV = diâmetro dos ovócitos maduros.

PARTE II -PRÁTICA

CONSIDERAÇÕES PRELIMINARES

● AMOSTRAGEM

Em estudos sobre ciclo de vida de populações naturais de peixes, um dos problemas centrais reside no fato de todo o conhecimento ser baseado em inferências obtidas através da análise de amostras, o que torna a amostragem crucial para a obtenção de resultados fidedignos.

As amostras devem ser obtidas ao longo de toda a área de distribuição da espécie ou população em estudo, para que representem a totalidade e não apenas alguma(s) fase(s) de seu ciclo de vida (jovens ou adultos) ou de seu comportamento, o que pode levar a conclusões errôneas. Uma espécie pode ser composta por mais de uma população e, neste caso, cada uma deverá constituir uma unidade amostral. No caso de espécies que ocupam ambientes distintos em diferentes fases de seus ciclos de vida, a amostragem deve cobrir eqüitativamente todos os ambientes, de modo que todas estejam representadas nas mesmas proporções em que ocorrem na natureza. Este problema é particularmente acentuado quando estuda-se espécies migradoras, que transitam entre suas áreas de alimentação e reprodução. A simples constatação da presença, em um dado momento, de indivíduos com gônadas maduras em um segmento de sua rota de migração, não é evidência suficiente para concluirmos que ocorre desova nesse trecho; é necessário avaliar a frequência desses indivíduos e o grau de maturidade das gônadas, ou seja, se há indícios seguros de que a desova é iminente, ocorrendo nesse trecho.

Outro aspecto a ser considerado é o tipo de distribuição da espécie ou população em estudo (uniforme, contagiosa ou agregada, ao acaso), que irá estabelecer o tipo de grupamento das amostras obtidas (dados do total amostrado, de cardumes isolados etc.).

Deve-se, ainda, considerar o tipo de aparelho utilizado na amostragem, pois cada um é dimensionado para amostrar certa parcela da população, podendo-se incidir em amostras viciadas em função da seletividade desses aparelhos.

O delineamento do sistema de amostragem é de suma importância, uma vez que cada problema a ser abordado exige um tipo de amostragem específico; portanto, a natureza da informação a ser analisada deve ser considerada para que as amostras sejam representativas.

A experiência tem mostrado que o grau de variabilidade em peixes é muito grande; assim, indivíduos com o mesmo comprimento podem apresentar ampla variação em outros parâmetros como, por exemplo, idade e peso, o que exige o manuseio de amostras relativamente grandes. Uma alternativa para permitir maior rendimento nos trabalhos é amostrar a população para obtenção da distribuição de comprimentos dos indivíduos que a compõe e, para obtenção de outros parâmetros, trabalhar com subamostras da amostra inicial. Esta subamostra pode ser:

- a) ao acaso;
- b) diretamente proporcional à distribuição da variável comprimento na amostra;
- c) quadrangular, ou seja, um número fixo de exemplares por classe de comprimento da amostra inicial; neste caso, devem ser preparadas chaves de conversão para a extrapolação dos dados obtidos da subamostra para a amostra total.

Apenas nos limitamos a chamar a atenção para os problemas de amostragem, pois existem excelentes livros e manuais que abordam o tema em profundidade.

● DADOS BÁSICOS

Antes de se iniciar o manuseio de uma amostra, alguns dados essenciais devem ser anotados na ficha de campo:

- . data da coleta;
- . local da coleta (o mais exato possível);
- . aparelho utilizado na coleta (características);
- . espécie (nome científico e comum);
- . número de série da amostra;

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- . condições ambientais básicas (dependem do ambiente);
- . responsáveis pela obtenção e anotação dos dados.

Cada exemplar deve receber um número de ordem dentro da amostra ou subamostra, de modo a permitir a identificação de estruturas ou órgãos coletados de cada um para possibilitar futura relação entre todos os dados obtidos de cada exemplar.

Como informações básicas nos estudos sobre reprodução, devem ser anotados os seguintes dados:

- . *comprimento total* (L_t) ou *padrão* (L_s): o exemplar deve ser colocado com o flanco direito sobre um ictiômetro, com o focinho encostado ao braço vertical do aparelho, considerando-se a medida tomada horizontalmente da ponta do focinho à maior extremidade da nadadeira caudal levemente distendida (L_t), ou ao final do uróstilo (L_s); a medida pode ser tomada em milímetros, com aproximação para o milímetro imediatamente inferior. No caso de trabalhar-se com subamostras, os indivíduos componentes da amostra inicial devem ser medidos em classes de comprimento, cuja amplitude deve ser compatível com o tamanho da espécie; em geral, considera-se o menor e o maior comprimento com o qual a espécie já foi registrada e divide-se essa amplitude total em 14-20 classes;
- . *peso total* (W_t): o exemplar deve ser pesado inteiro, antes de qualquer manipulação. De acordo com a amplitude de variação do peso de cada espécie, em função do seu porte, e com a finalidade do trabalho em execução, determina-se o grau de precisão da pesagem (gramas, decigramas etc.);
- . *sexo*: relativamente, poucas espécies exibem caracteres sexuais secundários externos que permitam a identificação do sexo, sem que seja necessário dissecar o animal. Na grande maioria, para observação dos caracteres sexuais primários, é necessário expor as gônadas (ovários ou testículos) através de incisão da cavidade celomática, a partir da abertura uro-genital em direção à cabeça. Os *testículos*, em geral, apresentam forma alongada; nas fases iniciais de desenvolvimento são tubulares e, nas seguintes, lobulados com a extremidade cefálica achatada; sua coloração é esbranquiçada. Os *ovários* apresentam forma alongada-tubular; nas fases iniciais são

translúcidos e roliços e, nas seguintes, a coloração é bastante variável, sendo que os ovócitos se tornam visíveis a olho nu;

- . *estádio de maturidade*: um exame a olho desarmado, dos aspectos macroscópicos dos ovários e testículos, permite uma primeira avaliação do grau de desenvolvimento gonadal, utilizando-se uma escala com poucos estádios. Se a escala a ser utilizada for baseada na análise da anatomia microscópica das gônadas, pode-se considerar um maior detalhamento na classificação. Para informações sobre essa avaliação, vide "ESCALAS DE MATURIDADE".

Dependendo ainda do objetivo do estudo, outras anotações podem ser feitas. Para tanto, as gônadas devem ser retiradas da cavidade celomática, realizando-se incisão ventral a partir da abertura uro-genital, em direção à cabeça. Com uma tesoura pequena, de pontas finas, cortam-se, cuidadosamente, suas ligações sem danificar a membrana, para que não ocorra perda ou desorganização do conteúdo. Cortam-se os dutos, o mais próximo possível da abertura uro-genital, retirando-se em seguida as gônadas. Desse modo podem ser anotados os seguintes dados:

- . *peso* (W_g): uma vez retiradas, as gônadas devem ser colocadas em uma balança que permita a tomada do seu peso em centésimos ou milésimos de grama, dependendo do tamanho. De acordo com o aspecto a ser estudado deve-se pesar, separadamente, as duas gônadas do par.
- . *comprimento* (L_g): as gônadas devem ser distendidas sobre uma régua e medidas, separadamente, em milímetros; podem também ser distendidas sobre uma superfície plana e medidas com paquímetro;
- . *largura* (H_g): o procedimento é o mesmo do item anterior;
- . *volume* (V_g): as gônadas devem ser transferidas para uma proveta com um volume conhecido de solução fisiológica (ou outro líquido, que deve ser mantido durante todas as medições), sendo o volume medido pelo deslocamento da solução; pode ser medido o volume das duas gônadas ou de cada uma do par, dependendo do objetivo do estudo.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Para estudos sobre anatomia microscópica e fecundidade, as gônadas devem ser conservadas, para análises posteriores, segundo métodos descritos adiante.

Para estudos sobre os diferentes aspectos do processo reprodutivo é essencial que as amostras tenham sido coletadas, no mínimo, mensalmente, durante um ciclo completo, ou seja, entre dois períodos reprodutivos (em geral um ano), e que as mesmas sejam representativas da população, e não apenas de estratos da mesma (p. ex., apenas jovens ou adultos). Isto depende da área amostrada que, idealmente, é a área de distribuição da espécie ou população; não sendo recomendável que sejam amostrados apenas ambientes específicos, como áreas de crescimento, de alimentação ou de reprodução, o que leva a resultados falsos, sub ou superestimados.

MÉTODOS DE CONSERVAÇÃO DE GÔNADAS

Para estudos sobre anatomia microscópica: para este fim, as gônadas devem ser retiradas imediatamente após a captura dos exemplares e conservadas em soluções fixadoras como formol a 10% neutralizado, Bouin, formol de Lillie ou outra, por períodos de tempo variáveis (até 10 dias), dependendo do tamanho e do fixador utilizado. Quando as gônadas são volumosas, devem-se fixar apenas porções (caudais, medianas e cefálicas), para proporcionar uma penetração adequada do fixador. O volume do fixador deve ser de cerca de 20 vezes o da(s) peça(s).

Formol 10% neutralizado: o formaldeído é fornecido a uma concentração entre 36% e 38%, marcada no rótulo. Para preparar, a partir desse, uma solução de N% (no caso, 10%), efetuamos:

36% (ou 38%) ----- 100%

N%----- X ,

sendo $X = N \cdot 100 / 36$ (ou 38)

Completa-se o volume de X para 100ml com água destilada. Para neutralizar o formol, acrescenta-se 1g de carbonato de cálcio (CaCO_3), de borato de sódio (bórax) ou de tetraborato de sódio por litro de solução.

Após um período de fixação de cerca de 24 horas, as peças são transferidas para álcool 70%.

Bouin: preparar uma solução mãe de:

- . Solução aquosa saturada de ácido pícrico 15 partes
- . Formaldeído p.a. 5 partes

Na hora de utilizar, misturar:

- . Solução mãe 20 partes
- . Ácido acético glacial 1 parte

Após a fixação (12 a 24 horas, dependendo do tamanho) a peça deve ser transferida para álcool 70%, passando por lavagens sucessivas até que todo o excesso de ácido pícrico seja removido, ou seja, que o álcool não apresente mais coloração amarelada.

Formol de Lillie: a(s) peça(s) deve(m) permanecer por 20 horas no fixador e, a seguir, em água corrente durante 40 horas, sendo então transferida(s) para álcool 70%.

- . Formaldeído p.a. 100ml
- . Fosfato ácido de sódio monohidratado ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$) . 4g
- . Fosfato dissódico anidro (Na_2HPO_4) 6,5g

ou

- . Fosfato dissódico com 12 mol. de H_2O ($\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$).

Outros fixadores podem ser utilizados, dependendo do que se pretende observar nas preparações histológicas. As gônadas devem ser armazenadas nesta condição (fixadas), na solução inicial de desidratação, até que um volume razoável de material seja obtido, para então ser processado.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Para estudos sobre tipo de desova e fecundidade: os ovários devem ter suas membranas seccionadas, longitudinalmente, em toda a extensão, com cuidado suficiente para que parte de seus conteúdos não seja perdida, e imersos em solução de Gilson modificada, para que ocorra a dissociação da massa interna de ovócitos (1 volume de ovário: 3 volumes de Gilson). Após 15 minutos, os frascos devem ser agitados vigorosamente, para que se inicie a dissociação dos ovócitos das lamelas ovíferas. Esse procedimento deve ser repetido periodicamente, até que ocorra a dissociação total dos ovócitos. As membranas não devem se dissociar, para evitar dificuldades posteriores no processamento do material; devem ser transferidas para álcool 70% e examinadas sob estereomicroscópio, para localização de alguns ovócitos que porventura permaneçam aderidos e que devem ser retirados com auxílio de um pincel. Toda a massa de ovócitos dissociados deve ser transferida para álcool 70%, efetuando-se várias lavagens para que todos os resíduos de tecidos sejam eliminados. Os ovócitos assim processados podem ser mantidos em álcool 70%.

Solução de Gilson modificada (seg. Simpson, 1951)

Água destilada	880ml
Álcool 60%	100ml
Ácido acético glacial	18ml
Ácido nítrico	15ml
Cloreto mercúrico sublimado (HgCl ₂).....	20g

TÉCNICA GERAL DE PREPARAÇÃO DE CORTES HISTOLÓGICOS

Após a fixação as seguintes etapas devem ser seguidas, até a obtenção das preparações histológicas com os cortes das gônadas:

①.Preparação para inclusão: as peças são retiradas do álcool 70%, passando por diversas soluções, para serem desidratadas, na seguinte ordem e tempos aproximados de permanências:

Álcool 95%	1 - 2 horas
Álcool 95%	1 - 2 horas
Álcool absoluto I	1 - 2 horas
Álcool absoluto II	1 - 2 horas

②.Diafanização:

Xilol p.a. I	1,5 horas (translúcida)
Xilol p.a. II	1,5 horas (translúcida)
Clorofórmio	1 noite

③.Impregnação: em estufa a temperatura igual à do ponto de fusão da parafina ($\cong 57^{\circ} \text{C}$).

Parafina + xilol (1:2)	1 hora
Parafina + xilol (2:2)	1 hora
Parafina + xilol (2:1)	1 hora
Parafina*	1 hora

* A parafina deve ser preparada segundo as proporções abaixo, e filtrada:

Parafina pura (P.F.=56-58 $^{\circ}\text{C}$)	80g
Cera de abelha	15g
Estearina	5g

④.Inclusão: é feita com o auxílio de quadros de Leuckart (ou com caixinhas de papel dobrado). Coloca-se a parafina líquida e, no momento em que esta começa a se solidificar, a peça a incluir; orienta-se a peça com auxílio de estilete e imerge-se o conjunto em água com cubos de gelo. Após a solidificação completa, os blocos são retirados da água,

moldados com uma lâmina e mantidos em geladeira, com anotações que permitam sua identificação, até o momento do corte.

⑤.Corte e colagem: os cortes são efetuados em micrótomo de Minnot, geralmente com espessura entre 5 e 7 μm . As fitas de parafina saídas do micrótomo devem ser colocadas na mesma posição (face brilhante para baixo) em água morna, para que ocorra distensão. A seguir, preparam-se as lâminas com um esfregão de água albuminosa; coloca-se uma gota dessa água no centro da lâmina e espalha-se; com a lâmina e um pincel fino, coleta-se a fita (com o número de cortes que se desejar) da cuba com água morna (sempre na mesma posição, ou seja, agora com a face brilhante em contato com a lâmina). A lâmina com os cortes é colocada sobre platina de Malassez, para que ocorra distensão total da fita, e a seguir transferida para estufa a 37°C, por 2 a 4 horas.

Água albuminosa: mistura-se 1 clara de ovo com igual volume de glicerina (albumina-glicerina). Filtra-se, acrescentando-se um cristal de timol ou fenol para evitar contaminação. Para preparar a água albuminosa, acrescentar cerca de 5 gotas de albumina-glicerina em 10ml de água destilada.

⑥.Desparafinação: em estufa a temperatura igual à do ponto de fusão da parafina ($\cong 57^{\circ}\text{C}$).

Xilol p.a. II	5 minutos
Xilol p.a. I	5 minutos

⑦. Hidratação:

Álcool absoluto II	5 minutos
Álcool absoluto I	5 minutos
Álcool 95%	5 minutos
Álcool 90%	5 minutos
Álcool 80%	5 minutos
Álcool 70%	5 minutos
Água destilada	5 minutos

⑧. Coloração: nos estudos rotineiros a coloração mais utilizada é a hematoxilina-eosina.

Hematoxilina de Harris.....	5 minutos
Água destilada	10 minutos
Álcool 70%	5 minutos
Eosina alcoólica	1 minuto (controlar sob estereomicroscópio)

⑨. Desidratação:

Álcool 70%	5 minutos
Álcool 80%	5 minutos
Álcool 90%	5 minutos
Álcool 95%	5 minutos
Álcool 100%	5 minutos
Álcool absoluto	5 minutos

⑩. Diafanização, montagem e secagem:

Xilol I	5 minutos
Xilol II	5 - 30 minutos

Para montagem, colocar uma gota de bálsamo de Canadá ou, preferencialmente, de Permount sobre a lâmina e pressionar a lamínula, com o corte, sobre esta. Secar a temperatura ambiente. Assim, a lâmina está pronta para análise microscópica.

Em Behmer *et al.* (1976) são descritas outras técnicas para observação de estruturas especiais das gônadas.

RECONHECIMENTO DO SEXO E ESCALA DE MATURIDADE

Como referido anteriormente, a grande maioria dos peixes não apresenta caracteres sexuais secundários, sendo necessário dissecar os indivíduos para observação das gônadas e identificação do sexo. Deve-se iniciar a incisão da cavidade celomática pela abertura uro-genital, em direção à cabeça, de modo a não atingir e danificar os órgãos internos. Aberto o celoma, deve-se expor as gônadas para observação de suas características morfológicas. Os testículos, em geral, apresentam forma alongada, sendo que na fase inicial de desenvolvimento são tubulares; nas fases seguintes apresentam-se lobulados; sua coloração é esbranquiçada. Os ovários apresentam forma alongada-tubular; nas fases iniciais são translúcidos e nas seguintes sua coloração varia bastante, em geral de amarelo, amarelo-rosado e avermelhado. Quando entram em maturação, os ovócitos tornam-se visíveis a olho nu. (Observar e anotar possíveis diferenças entre o tamanho das duas gônadas).

Apesar da maneira mais segura de se determinar a fase de desenvolvimento gonadal ser a análise histológica da mesma (Hunter & Macewicz, 1985), em estudos populacionais, que exigem a obtenção de dados de várias centenas de indivíduos, o processamento histológico de todas as gônadas se torna impossível. Assim, são usadas escalas gerais, baseadas em caracteres macroscópicos, quando observadas a vista desarmada (Laevastu, 1965; Nikolski, 1963; Vazzoler, 1971, 1981). O procedimento correto, nestes casos, é realizar a análise microscópica de certo número de gônadas nas distintas fases de desenvolvimento e comparar os resultados com os obtidos da classificação macroscópica utilizada, introduzindo-se as adaptações necessárias à escala (Isaac-Nahum *et al.*, 1983, 1988; Chaves & Vazzoler, 1984). Isto deve ser feito antes do início do estudo sistematizado, para que a classificação seja mais segura. Uma vez aberta a cavidade celomática e identificado o sexo, as gônadas devem ser observadas, com o objetivo de se avaliar seu grau de desenvolvimento, ou seja, seu estágio de maturidade. Deve-se observar o tamanho em relação à cavidade celomática, coloração, presença de vasos sanguíneos, percepção, tamanho e aspecto dos ovócitos, grau de turgidez das gônadas e outros aspectos.

Dentre esses caracteres, os que têm mais fundamento são aqueles relativos à visualização dos ovócitos, através da membrana ovariana e de seu aspecto, se opacos (vitelogênicos) ou translúcidos (maduros) (West, 1990). De acordo com esse autor, dados obtidos segundo critérios macroscópicos são satisfatórios para o estabelecimento de padrões sazonais de desenvolvimento gonadal; como atributo individual, entretanto, podem levar a erros inaceitáveis.

Gônadas classificadas macroscopicamente dentro de um mesmo estágio podem encontrar-se em estados funcionais distintos. Assim, por exemplo, ovários classificados como "maduros" ou "em reprodução" podem ter seus ovócitos em fases de desenvolvimento distintas: em vitelogênese lipídica e protéica (fase IV) e em vitelogênese completa (fase V), em proporções variáveis. Estas condições, entretanto, só são detectáveis, microscopicamente, o que tornaria inviáveis estudos que envolvem alguns milhares de indivíduos. Para os teleósteos marinhos ocorrem, ainda, aqueles em fase de hialinização, já hidratados (fase VI), que indicam desova iminente.

Para contornar esse problema são utilizadas escalas baseadas em aspectos macroscópicos dos ovários e testículos, constituídas por estádios artificiais, uma vez que o processo de maturação é contínuo.

Nossa experiência tem mostrado que quando a dinâmica do desenvolvimento ovariano não é bem conhecida, a busca de precisão, através da utilização de escalas muito detalhadas, leva a erros maiores que uma generalização. Dada a subjetividade na aplicação das mesmas, escalas macroscópicas com muitos estádios conduzem a imprecisões em sua aplicação. Peres-Rios (1995) comprova esta observação, em seu estudo sobre a reprodução de *Prionotus punctatus*. Assim, em estudos iniciais sobre a reprodução de uma espécie, propomos a utilização de uma escala de aplicação geral composta, basicamente, de 4 estádios. A utilização de subestádios (em maturação inicial, em maturação final, maduro inicial, maduro final) irá depender do grau de segurança com que suas características possam ser definidas. O estágio "repouso" também é de difícil caracterização macroscópica, como referido em DESENVOLVIMENTO OVARIANO, sendo, muitas vezes confundido com o "imaturo", levando a problemas sérios como, por exemplo, a separação de "jovens" (imaturos) e "adultos" (demais estádios) nas estimativas do comprimento médio de primeira maturação.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Para fêmeas, já nos referimos a uma escala que associa caracteres macro e microscópicos, com considerações sobre subestádios, estágio de "repouso" e as implicações inerentes ao tipo de desova. Uma escala de aplicação geral vem descrita abaixo, para fêmeas e machos.

ESTÁDIO A: IMATURO - os ovários são filiformes, translúcidos, de tamanho muito reduzido, colocados bem junto da parede dorsal, ocupando menos de 1/3 da cavidade celomática, sem sinais de vascularização, com ovidutos longos, não se observando ovócitos a vista desarmada. Os testículos são reduzidos, filiformes, translúcidos, com posição semelhante à dos ovários;

ESTÁDIO B: EM MATURAÇÃO - os ovários ocupam cerca de 1/3 a 2/3 da cavidade celomática, têm oviduto mais curto, exibindo intensa rede capilar; a vista desarmada observam-se grânulos opacos (ovócitos) pequenos e médios. Os testículos apresentam-se desenvolvidos, com forma lobulada, e sua membrana rompe-se sob certa pressão, eliminando esperma leitoso, viscoso;

ESTÁDIO C: MADURO - os ovários apresentam-se ocupando quase que totalmente a cavidade celomática, túrgidos, e a olho nu observam-se ovócitos grandes, opacos e/ou translúcidos, cuja frequência varia com o progresso da maturação; os ovidutos encontram-se ocupados por esses ovócitos. Em peixes marinhos ocorrem ovócitos hidratados, translúcidos, que indicam desova iminente. Os testículos apresentam-se túrgidos, esbranquiçados, ocupando grande parte da cavidade celomática; com fraca pressão rompe-se sua membrana, fluindo esperma, menos viscoso que no estágio anterior;

ESTÁDIO D: ESVAZIADO - os ovários apresentam-se em diferentes graus de flacidez (dependendo da desova ser total ou parcelada), com membranas distendidas e de aspecto hemorrágico, ocupando, novamente, menos de 1/3 da cavidade celomática; pode-se observar poucos ovócitos (em absorção) com aspecto de grumos esbranquiçados. Em espécies com desova parcelada

este estágio é, facilmente, confundido com o B, do qual se distingue, apenas, pela presença de zonas hemorrágicas. Os testículos apresentam-se flácidos, com aspecto hemorrágico; a membrana não se rompe sob pressão.

A utilização de indicadores quantitativos como comprimento e largura médios das gônadas e relação gonadossomática média, por estágio de maturidade, e outros, pode constituir-se em um eficiente auxiliar na determinação do estágio de desenvolvimento gonadal.

PROPORÇÃO SEXUAL

A proporção entre fêmeas e machos é uma informação importante para a caracterização da estrutura de uma espécie ou população, além de constituir subsídio para o estudo de outros aspectos como avaliação do potencial reprodutivo e em estimativas do tamanho do estoque.

Nos estudos sobre proporção sexual, devem ser analisados dados coletados durante um período de 12 meses e enfocados, pelo menos, três aspectos:

- ①. estrutura da espécie ou população para o período como um todo;
- ②. variação temporal da proporção entre fêmeas e machos;
- ③. variação da proporção sexual por classe de comprimento.

Os dados necessários para estas análises são data de coleta, comprimento e sexo de cada indivíduo amostrado. Em todos os casos, deve-se computar o número e calcular a frequência relativa (%) de fêmeas e de machos presentes nas amostras (① para o período total; ② por mês; ③ por classe de comprimento), aplicando-se aos resultados o teste do χ^2 para se identificar as diferenças estatisticamente significativas na proporção.

EXERCÍCIO:

Calcular a proporção sexual: ① para o período total; ② por mês e; ③ por classe de comprimento, para a espécie X, a partir dos dados sobre número de indivíduos de ambos os sexos (hachuriados) fornecidos nas tabelas abaixo.

- ⇒ 1ª Obter a somatória de fêmeas e de machos e calcular sua frequência porcentual para o período como um todo.
- ⇒ 2ª Calcular a frequência porcentual (O) de fêmeas e machos por mês.
- ⇒ 3ª Calcular a frequência porcentual (O) de fêmeas e machos por classe de comprimento (mm).
- ⇒ 4ª Calcular o valor do χ^2 , para os três casos, admitindo-se que a proporção sexual esperada (E), em todos os casos, seja de 50%:50%.

$$\chi^2 = 2 \cdot (O-E)^2 / E,$$

sendo que, para g.l.=1, valores de $\chi^2 > 3,84$ indicam diferenças significativas.

Proporção sexual por mês

MÊS	NÚMERO		%		χ^2
	FÊMEAS	MACHOS	FÊMEAS	MACHOS	
JANEIRO	41	31	56,9	43,1	1,90
FEVEREIRO	34	32	51,5	48,5	0,09
MARÇO	36	39	48,0	52,0	0,16
ABRIL	29	34	46,0	54,0	0,64
MAIO	32	36	47,0	53,0	0,36
JUNHO	33	37	47,1	52,9	0,34
JULHO	39	41	48,8	51,2	0,06
AGOSTO	37	36	50,7	49,3	0,02
SETEMBRO	37	31	54,4	45,6	0,77
OUTUBRO	36	25	59,0	41,0	3,24
NOVEMBRO	52	27	65,8	34,2	9,98*
DEZEMBRO	43	27	61,4	38,6	5,20*
TOTAL	447	398	52,9	47,1	0,34

* = significativo ao nível de 5%

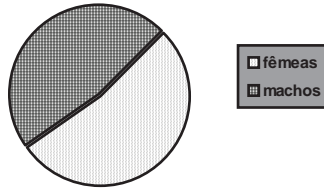


Figura 54. Proporção sexual para o período total.

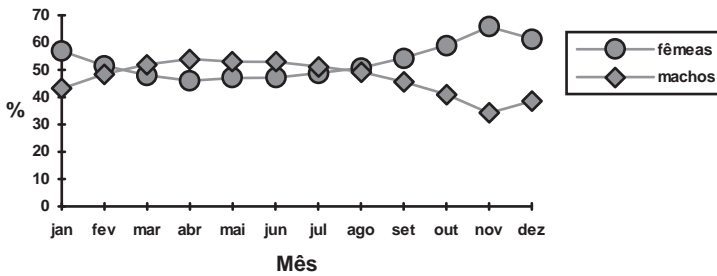


Figura 55. Proporção sexual por mês.

Proporção sexual por classe de comprimento total.

L _t (mm)	NÚMERO		%		χ^2
	FÊMEAS	MACHOS	FÊMEAS	MACHOS	
50	12	18	40,0	60,0	4,00*
100	21	31	40,4	59,6	3,69
150	38	52	42,2	57,8	2,43
200	50	61	45,0	55,0	1,00
250	56	55	50,4	49,6	0,006
300	62	47	56,9	43,1	1,90
350	59	39	60,2	39,8	4,16*
400	51	34	60,0	40,0	4,00*
450	39	30	56,5	43,5	1,69
500	28	21	57,1	42,9	2,02
550	15	10	60,0	40,0	4,00*
600	10	0	100,0	0,0	----
650	6	0	100,0	0,0	----
TOTAL	447	398	52,9	47,1	0,34

* = significativo ao nível de 5%

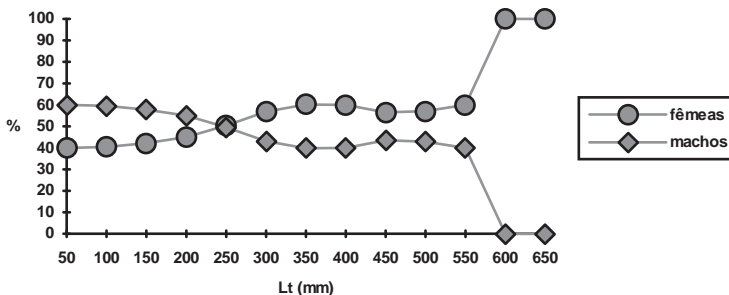


Figura 56. Proporção sexual por classe de comprimento total (mm).

Para o período total a proporção de machos e fêmeas é equivalente ($\chi^2 < 3,84$, portanto não ocorre diferença estatisticamente significativa). Ocorrem variações significativas nos meses de janeiro e outubro a dezembro, com predominância de fêmeas. Para as classes de comprimento menores (50, 100 e 150mm) ocorre predominância de machos, enquanto para as maiores (a partir de 300mm) há predominância de fêmeas; para as classes de 600 e 650mm ocorrem apenas fêmeas, sugerindo que estas crescem mais que os machos.

ESTIMATIVA DO COMPRIMENTO (OU IDADE) MÉDIO DE INÍCIO DE PRIMEIRA MATURAÇÃO

O comprimento médio de início de primeira maturação (L_{50}) corresponde àquele com o qual 50% dos indivíduos iniciam seu ciclo reprodutivo, ou seja, estão passando da fase jovem para a adulta. O comprimento com o qual todos os indivíduos estão aptos a participarem ativamente do processo reprodutivo é o L_{100} .

Os dados necessários para estas estimativas são comprimento, sexo e estágio de maturidade de cada indivíduo, e devem ser agrupados em um único conjunto, sendo analisados, numa primeira etapa, para sexos separados. Para essas análises os dois grupos de dados são subdivididos em:

- . *indivíduos jovens*: os com gônadas no estágio A (virgens ou imaturas);

. *indivíduos adultos*: os com gônadas nos demais estádios.

Obs.: Quando a escala utilizada considera o estágio Repouso, este deve ser incluído no estrato adulto, pois os indivíduos já se reproduziram pelo menos uma vez.

O tratamento dos dados (para machos e fêmeas) segue as etapas abaixo descritas:

① Verifica-se a amplitude de variação do comprimento (menor-maior) durante todo o período de coleta (para estimativas confiáveis, esta amplitude deve englobar desde os menores até os maiores indivíduos da população);

② Dentro desse intervalo estabelece-se de 12 a 20 classes de comprimento;

③ Obtém-se, para cada classe, a frequência numérica de indivíduos jovens e adultos, como caracterizados acima, que deve ser transformada em frequência relativa (%) dentro de cada classe;

④ Lança-se em gráfico a frequência de adultos por classe de comprimento (abscissa = classes; ordenada = frequência de adultos);

⑤ Ajusta-se (a mão livre) aos pontos obtidos uma curva do tipo sigmóide;

⑥ Do ponto correspondente a 50%, na ordenada, traça-se uma paralela à abscissa até que esta intercepte a curva; desse ponto baixa-se uma paralela à ordenada; o ponto de encontro desta linha com a abscissa corresponde ao valor estimado do L_{50} (mediana).

Se os valores estimados para machos e fêmeas forem semelhantes, procede-se à análise para sexos grupados, seguindo-se os mesmos passos acima descritos.

O mesmo procedimento é realizado para obtenção da estimativa de L_{100} , partindo-se do ponto correspondente à frequência de 100% de adultos.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Para as espécies que têm seus parâmetros de crescimento conhecidos pode-se estimar os valores da idade de primeira maturação (I_{50}) e de I_{100} , a partir da equação de von Bertalanffy:

$$L_{50} = L_{\infty} [1 - e^{-K(t_{50} - t_0)}]$$

$$L_{100} = L_{\infty} [1 - e^{-K(t_{100} - t_0)}],$$

onde os valores de L_{50} , L_{100} , L_{∞} , e t_0 são conhecidos, sendo possível estimar aqueles de t_{50} e t_{100} que correspondem, respectivamente, a I_{50} e I_{100} . Outra maneira, menos precisa, de se estimar esses valores é obtê-los diretamente das curvas de crescimento, buscando-se a idade correspondente aos valores de L_{50} e L_{100} na abscissa (idade).

EXERCÍCIO:

A partir dos dados fornecidos abaixo, estimar o comprimento médio de primeira maturação de fêmeas, machos e sexos grupados, para a espécie Y.

Número de indivíduos por classe de comprimento e por estágio de maturidade, para sexos separados e grupados.

↓ L_t (mm)	FÊMEAS				MACHOS				TOTAL			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
100 † 110	40	0	0	0	30	0	0	0	70	0	0	0
110 † 120	72	0	0	0	68	0	0	0	140	0	0	0
120 † 130	120	0	0	0	108	12	0	0	228	12	0	0
130 † 140	136	24	0	0	112	41	7	0	248	65	7	0
140 † 150	138	44	2	0	92	70	18	4	230	114	20	4
150 † 160	120	72	8	0	60	98	34	7	180	170	42	7
160 † 170	83	70	2	6	27	105	6	16	110	175	8	22
170 † 180	51	65	23	7	0	87	38	21	51	152	61	28
180 † 190	16	35	22	7	0	45	28	7	16	80	50	14
190 † 200	3	10	12	5	0	1	9	6	3	11	21	11
200 † 210	0	6	3	3	0	7	3	2	0	13	6	5
210 † 220	0	5	2	1	0	4	2	2	0	9	4	3
220 † 230	0	9	3	1	0	6	3	2	0	15	5	3
230 † 240	0	5	3	2	0	8	3	2	0	13	5	4

- ⇒ 1ª Etapa: agrupar as fêmeas e machos por estágio de maturidade, obtendo-se o número de indivíduos para sexos grupados.
- ⇒ 2ª Etapa: agrupar os indivíduos com gônadas imaturas (A = "jovens") e aqueles com gônadas que já iniciaram o ciclo reprodutivo (B + C + D = "adultos"), para fêmeas, machos e sexos grupados.

L _t (mm)	FÊMEAS		MACHOS		TOTAL	
	A	B+C+D	A	B+C+D	A	B+C+D
100 † 110	40	0	30	0	70	0
110 † 120	72	0	68	0	140	0
120 † 130	120	0	108	12	228	12
130 † 140	136	24	112	48	248	72
140 † 150	138	46	92	92	230	138
150 † 160	120	80	60	139	180	219
160 † 170	83	78	27	127	110	205
170 † 180	51	95	0	146	51	241
180 † 190	16	84	0	80	16	164
190 † 200	3	27	0	16	3	43
200 † 210	0	12	0	12	0	24
210 † 220	0	8	0	8	0	16
220 † 230	0	13	0	11	0	24
230 † 240	0	10	0	13	0	23

- ⇒ 3ª Etapa: calcular a frequência porcentual dessas duas categorias por classe de comprimento (mm), para fêmeas, machos e sexos grupados.

L _t (mm)	FÊMEAS		MACHOS		TOTAL	
	A	B+C+D	A	B+C+D	A	B+C+D
100 † 110	100,0	0,0	30,0	0,0	100,0	0,0
110 † 120	100,0	0,0	68,0	0,0	100,0	0,0
120 † 130	100,0	0,0	90,0	10,0	95,0	5,0
130 † 140	85,0	15,0	70,0	30,0	77,5	22,5
140 † 150	75,0	25,0	50,0	50,0	62,5	37,5
150 † 160	60,0	40,0	30,2	69,8	45,1	54,9
160 † 170	51,6	48,4	17,5	82,5	34,9	65,1
170 † 180	34,9	65,1	0,0	100,0	17,5	82,5
180 † 190	16,0	84,0	0,0	100,0	8,9	91,1
190 † 200	10,0	90,0	0,0	100,0	6,5	93,5
200 † 210	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0
210 † 220	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0
220 † 230	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0
230 † 240	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0	100,0

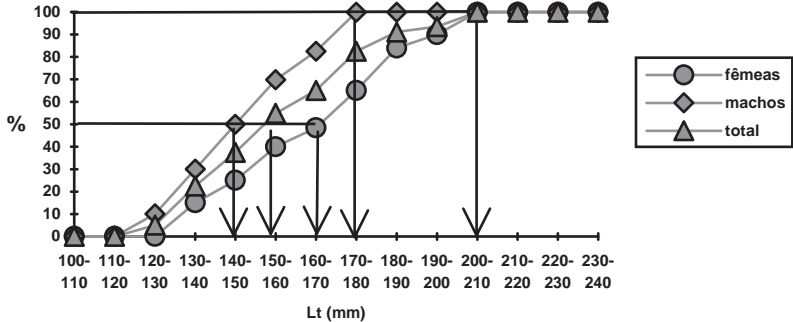


Figura 57. Curvas representativas da frequência percentual de indivíduos com gônadas B+C+D (fêmeas, machos e sexos grupados), por classe de comprimento total (mm).

Desse modo pode-se estimar os valores do L_{50} e L_{100} em:

SEXO ↓ ESTIMATIVAS ⇒	L_{50} (mm)	L_{100} (mm)
FÊMEAS	165	205
MACHOS	145	175
TOTAL	155	205

Observa-se que as fêmeas maturam com comprimentos maiores que os machos, sendo que as diferenças justificam análises para sexos separados. A estimativa de L_{50} e L_{100} para sexos grupados só se justifica para utilização em estimativas de outros parâmetros e sugestões de medidas relacionadas à pesca.

DETERMINAÇÃO DO PERÍODO REPRODUTIVO

Para a delimitação do período reprodutivo de uma espécie torna-se necessário, para garantir a fidedignidade dos resultados, encontrar um ponto de compromisso entre a redução da subjetividade das classificações baseadas em escalas macroscópicas e a impossibilidade de se realizar análises microscópicas para um elevado número de indivíduos,

de várias espécies. O meio mais eficaz para atingir esse ponto é a utilização concomitante de mais de um método, associando-se à análise da variação temporal da frequência de ovários nos distintos estádios de maturidade, classificados macroscopicamente, a de indicadores quantitativos da fase em que a gônada se encontra dentro do processo de maturação.

● VARIÇÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE ESTÁDIOS DE MATURIDADE

Os dados utilizados para esta análise são data de coleta, sexo e estágio de maturidade, provenientes de amostras representativas coletadas durante um ciclo completo (em geral, um ano).

Esses dados devem ser manipulados como segue:

① Obtém-se a distribuição mensal de frequência (N) de indivíduos com gônadas em cada estágio de maturidade, para sexos separados;

② Calcula-se a frequência relativa (%) mensal desses indivíduos; este cálculo pode ser efetuado de três modos:

(A). em relação ao número total de indivíduos coletados durante todo o período;

(B). em relação ao número de indivíduos coletados em cada estágio de maturidade;

(C). em relação ao número de indivíduos coletados por mês;

③ Os resultados obtidos são lançados em gráficos (meses na abcissa e frequências na ordenada);

④ A análise desses gráficos permitirá inferências sobre o período reprodutivo, ou seja, de maior frequência de indivíduos com gônadas no estágio maduro (C); este deve ser seguido pelo de maior frequência de indivíduos com gônadas no estágio esvaziado (D), o que reforça a inferência acima.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Nos casos em que se torna possível a utilização de escalas mais específicas, com mais estádios, os gráficos podem refletir se a desova é total ou parcelada.

EXERCÍCIO:

Os dados abaixo referem-se à frequência numérica de ocorrência mensal de indivíduos de uma espécie X, com gônadas nos diferentes estádios de maturidade, estando as frequências relativas (%) calculadas dos três modos referidos acima.

(A) Frequência mensal de indivíduos com gônadas nos distintos estádios de maturidade, considerando-se todo o período de estudo.

Mês	Estádio A		Estádio B		Estádio C		Estádio D		TOTAL
	N	%	N	%	N	%	N	%	
Jan.	0	0	4	0,3	80	6,5	0	0	84
Fev.	30	2,4	12	1,0	66	5,4	38	3,2	146
Mar.	18	1,5	52	4,2	34	2,8	19	1,5	123
Abr.	28	2,3	63	5,1	0	0	8	0,7	99
Mai.	96	7,8	42	3,4	0	0	3	0,2	141
Jun.	47	3,8	6	0,5	0	0	0	0	53
Jul.	137	11,2	4	0,3	0	0	0	0	141
Ago.	79	6,4	22	1,8	0	0	0	0	101
Set.	38	3,1	34	2,8	0	0	0	0	72
Out.	52	4,2	42	3,4	0	0	0	0	94
Nov.	65	5,3	49	4,0	0	0	0	0	114
Dez.	04	0,3	56	4,6	0	0	0	0	60
TOTAL	594	48,3	386	31,4	180	14,7	68	5,6	1228

(B) Frequência mensal de indivíduos com gônadas em cada estágio de maturidade.

Mês	Estádio A		Estádio B		Estádio C		Estádio D	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Jan.	0	0	4	1,0	80	44,4	0	0,0
Fev.	30	5,0	12	3,1	66	36,7	38	55,9
Mar.	18	3,0	52	13,5	34	18,9	19	27,9
Abr.	28	4,7	63	16,3	0	0,0	8	11,8
Mai.	96	16,2	42	10,9	0	0,0	3	4,4
Jun.	47	7,9	6	1,6	0	0,0	0	0,0
Jul.	137	23,1	4	1,0	0	0,0	0	0,0
Ago.	79	13,3	22	5,7	0	0,0	0	0,0
Set.	38	6,4	34	8,8	0	0,0	0	0,0
Out.	52	8,8	42	10,9	0	0,0	0	0,0
Nov.	65	10,9	49	12,7	0	0,0	0	0,0
Dez.	04	0,7	56	14,5	0	0,0	0	0,0
TOTAL	594	100,0	386	100,0	180	100,0	68	100,0

(C) Frequência dos distintos estádios de maturidade em cada mês.

Mês	Estádio A		Estádio B		Estádio C		Estádio D		TOTAL	%
	N	%	N	%	N	%	N	%		
Jan.	0	0	4	4,8	80	95,2	0	0	84	100,0
Fev.	30	20,6	12	8,2	66	45,2	38	26,0	146	100,0
Mar.	18	14,6	52	42,3	34	27,6	19	15,5	123	100,0
Abr.	28	28,3	63	63,6	0	0,0	8	8,1	99	100,0
Mai.	96	68,1	42	29,8	0	0,0	3	2,1	141	100,0
Jun.	47	88,7	6	11,3	0	0,0	0	0,0	53	100,0
Jul.	137	97,2	4	2,8	0	0,0	0	0,0	141	100,0
Ago.	79	78,2	22	21,8	0	0,0	0	0,0	101	100,0
Set.	38	52,8	34	47,2	0	0,0	0	0,0	72	100,0
Out.	52	55,3	42	44,7	0	0,0	0	0,0	94	100,0
Nov.	65	57,0	49	43,0	0	0,0	0	0,0	114	100,0
Dez.	04	6,7	56	93,3	0	0,0	0	0,0	60	100,0

Os três modos de cálculo das frequências de indivíduos com gônadas nos distintos estádios de maturidade indicam, do mesmo modo, o período reprodutivo; entretanto, salientam com ênfases distintas outros eventos. Por exemplo, o modo (A), que considera o período global como 100%, dando uma distribuição equitativa dos estádios dentro de um ciclo reprodutivo,

evidência que em julho ocorre a maior frequência de indivíduos "imatuross", sugerindo ser este o período de recrutamento (para o aparelho de coleta utilizado). O modo (B), por outro lado, que distribui os indivíduos considerando cada estágio como 100%, evidencia que no mês de fevereiro ocorre a maior frequência de indivíduos "esgotados", reforçando a indicação de que o pico de desova ocorre em janeiro (maior frequência de maduros). Por fim, o modo (C), que considera os indivíduos coletados a cada mês como 100%, indica um só pico de "em maturação" em dezembro e um de "maduros" em janeiro, sugerindo tratar-se de uma espécie com desova total.

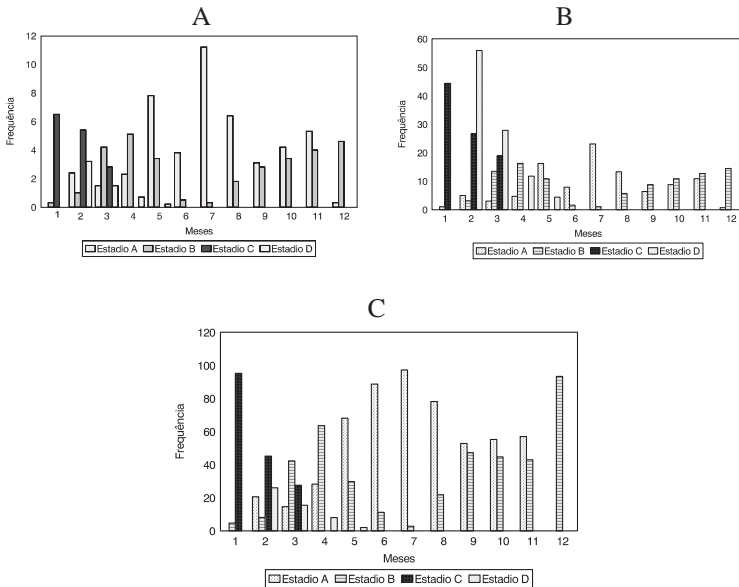


Figura 58A, B, C. Representações gráficas das frequências mensais dos distintos estádios de maturidade. (A) = imaturo. (B) = em maturação. (C) = maduro. (D) = esvaziado.

Os três modos indicam que a reprodução da espécie X ocorre no período de janeiro a março.

● VARIAÇÃO TEMPORAL DA RELAÇÃO GONADOSSOMÁTICA (RGS)

A variação temporal da RGS fornece indicações sobre o período reprodutivo de uma espécie ou população. A utilização de um indicador quantitativo desse período é importante, para contrabalançar a

subjetividade dos dados sobre estágio de maturidade, baseados em análises macroscópicas das gônadas.

Os dados necessários para o cálculo da RGS são data de coleta, sexo, peso total (W_t ; g) e peso dos ovários (W_o ; g); no caso de se desejar calcular a RGS também para machos, são necessários dados sobre peso dos testículos. A precisão na tomada do peso total varia de acordo com o tamanho da espécie em estudo (decigrama ou centigrama); para que gônadas imaturas, esgotadas e em recuperação possam ser representadas nas análises, o que é essencial, torna-se necessário que sejam pesadas com precisão, no mínimo, de centigramas. Em geral, utilizam-se apenas fêmeas, em virtude da variação do peso dos ovários ser muito mais marcada que a dos testículos.

Os dados são manipulados como segue:

- ① Calcula-se, para cada indivíduo, o peso do corpo (W_c):

$$W_c = W_t - W_g$$

② Calculam-se, para cada indivíduo, os valores da RGS₁ e RGS₂, segundo as expressões referidas anteriormente:

$$RGS_1 = W_o/W_t \times 100 \quad RGS_2 = W_o/W_c \times 100$$

③ Calcula-se as médias da RGS₁ e RGS₂ por estágio de maturidade, para confirmar que esses indicadores representam os mesmos;

④ Calculam-se as médias mensais da RGS₁ e RGS₂ considerando-se todos os indivíduos, nos diferentes estádios de maturidade;

⑤ Calcula-se a diferença entre os valores médios mensais da RGS₁ e RGS₂:

$$\Delta RGS = RGS_2 - RGS_1,$$

sendo que o período delimitado pelos valores mais elevados de ΔRGS corresponde ao período reprodutivo.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Observação: é necessário a existência de informações sobre os valores máximos de RGS da espécie, pois pode-se ter um pico de ΔRGS , mas os valores de RGS_1 e RGS_2 , serem bem inferiores àqueles que corresponderiam à presença de indivíduos prontos para desovar na área. Principalmente em espécies migradoras, cujas áreas de reprodução e crescimento são distintas, muito cuidado deve ser tomado na interpretação das variações da RGS média; nestes casos, a área de amostragem deve cobrir todos os compartimentos utilizados pela espécie.

EXERCÍCIO:

É impossível propor um exercício a partir dos dados individuais, durante um ano; assim, os dados abaixo (hachurados) referem-se a resultados obtidos para a espécie X, na etapa descrita acima. A partir desse ponto, siga com a resolução do mesmo.

MÊS	RGS ₂	RGS ₁	ΔRGS
JANEIRO	21,418	18,675	2,743
FEVEREIRO	24,987	19,566	5,421
MARÇO	21,273	17,354	3,919
ABRIL	0,297	0,297	0,000
MAIO	0,296	0,296	0,000
JUNHO	0,377	0,376	0,001
JULHO	0,399	0,398	0,001
AGOSTO	0,599	0,598	0,001
SETEMBRO	1,587	1,565	0,022
OUTUBRO	0,302	0,300	0,002
NOVEMBRO	0,300	0,298	0,002
DEZEMBRO	0,299	0,298	0,001

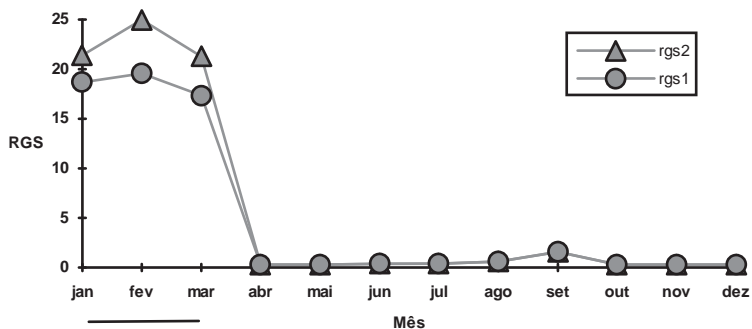


Figura 59. Variação mensal dos valores médios da RGS_1 e RGS_2 (A barra horizontal indica o período reprodutivo).

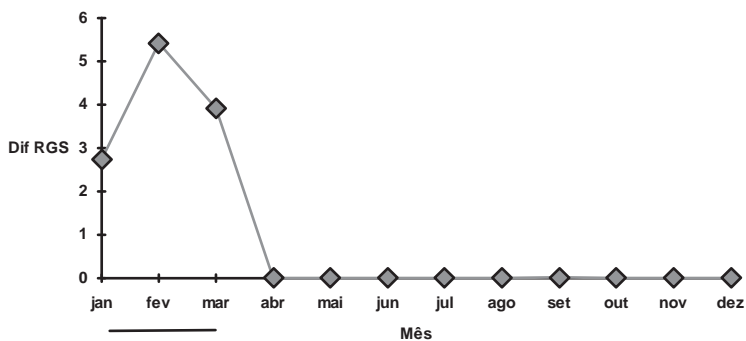


Figura 60. Variação mensal de ΔRGS (A barra horizontal indica o período reprodutivo).

Tem-se, assim, mais uma indicação de que os meses de janeiro a março correspondem ao período reprodutivo da espécie X.

FATOR DE CONDIÇÃO

Como o fator de condição é um indicador do grau de hígidez de um indivíduo, seu valor reflete condições nutricionais recentes e/ou gasto de reservas em atividades cíclicas, possibilitando relações com condições ambientais e aspectos comportamentais das espécies. Como referido anteriormente, são utilizadas duas expressões para a estimativa desse fator:

$$K_1 = W_t/L_t^3 \text{ (de Fulton)} \quad \text{e} \quad K_2 = W_t/L_t^b \text{ (alométrico), onde}$$

$$b = \text{coeficiente da regressão entre } W_t/L_t$$

A utilização do fator de condição de Fulton leva a erros de estimativa, considerando-se que o mesmo varia em função do tamanho do peixe. Braga (1986) demonstrou claramente esse problema, realizando análises comparativas dos valores obtidos através das duas expressões, em uma série de espécies de peixes marinhos, tendo testado, para cada espécie, se o valor estimado de b era estatisticamente igual ou diferente de 3. Nas espécies em que $b \cong 3$, os valores de K_1 e K_2 são equivalentes e praticamente constantes, não variando com o crescimento (Figura 61A); naquelas em que $b < 3$ os valores estimados de K_1 decrescem com o crescimento, enquanto os de K_2 são constantes e mais elevados (Figura 61B); nas espécies em que $b > 3$ as estimativas de K_1 aumentam com o crescimento, enquanto aquelas de K_2 são praticamente constantes e mais baixas (Figura 61C).

Fica evidente que qualquer estudo sobre fator de condição deve utilizar-se do fator de condição alométrico, de modo que os resultados sejam confiáveis.

Em tais estudos são necessários dados sobre data de coleta, comprimento total (L_t ; mm), peso total (W_t ; g), sexo e peso das gônadas (W_o ; g), que devem ser manipulados na seqüência indicada a seguir:

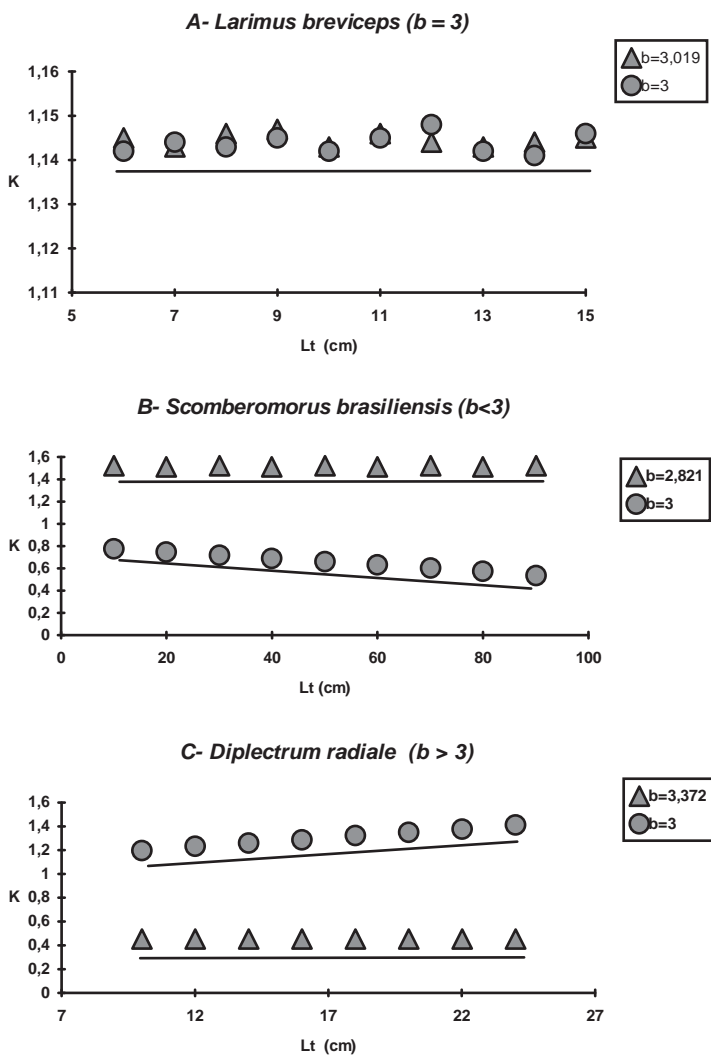


Figura 61A, B, C. Representações gráficas das variações dos valores do fator de condição de Fulton e do fator de condição alométrico para três espécies de peixes marinhos. As linhas indicam a tendência dos pontos. (Adaptado de Braga, 1986).

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- ① Calcula-se, para cada indivíduo, o peso do corpo (W_c):

$$W_c = W_t - W_g$$

- ② Calculam-se, para cada indivíduo, os valores da K (fator de condição total) e K' (fator de condição somático), segundo as expressões referidas anteriormente:

$$K = W_t/L_t^b \quad K' = W_c/L_t^b$$

- ③ Calculam-se as médias mensais de K e K' considerando-se todos os indivíduos de cada sexo (em geral analisam-se as variações para fêmeas, mais marcadas);

- ④ Calcula-se a diferença entre os valores médios mensais da K e K' :

$$\Delta K = K - K' = W_t/L_t^b - W_c/L_t^b = W_t - W_c/L_t^b = W_g/L_t^b = IG$$

que corresponde ao "ÍNDICE" GONADAL (IG), ou FATOR DE CONDIÇÃO GONADAL. Assim sendo, o período delimitado pelos valores mais elevados de ΔK (e de IG) deve corresponder ao período reprodutivo, uma vez que grande parte da energia acumulada pelo indivíduo deve ter sido canalizada para o desenvolvimento das gônadas (principalmente ovários) e/ou para migrações ou outros comportamentos reprodutivos.

EXERCÍCIO:

É impossível propor um exercício a partir dos dados individuais, durante um ano; assim, os dados abaixo (hachuriados) referem-se a resultados obtidos para a espécie X, na etapa ③ descrita acima. A partir desse ponto, siga com a resolução do mesmo.

MÊS	K	K'	ΔK
JANEIRO	0,715	0,614	0,101
FEVEREIRO	0,730	0,605	0,125
MARÇO	0,775	0,658	0,117
ABRIL	0,830	0,828	0,002
MAIO	0,798	0,792	0,006
JUNHO	0,737	0,717	0,020
JULHO	0,751	0,748	0,003
AGOSTO	0,718	0,717	0,001
SETEMBRO	0,793	0,791	0,002
OUTUBRO	0,766	0,758	0,008
NOVEMBRO	0,757	0,747	0,010
DEZEMBRO	0,717	0,708	0,009

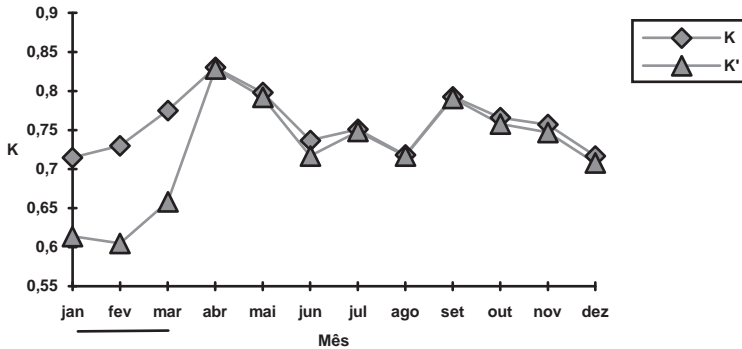


Figura 62. Variação mensal dos valores médios de K e K' (A barra horizontal indica o período reprodutivo).

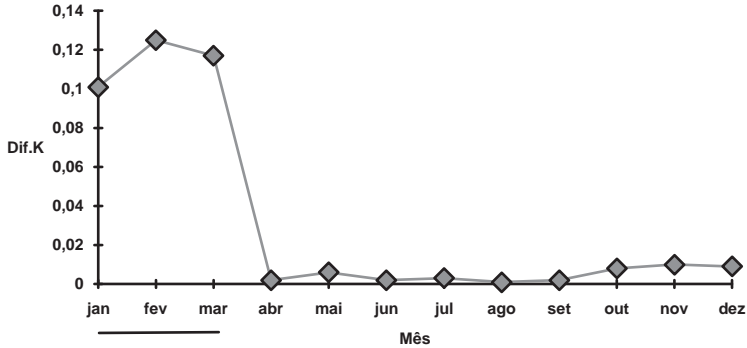


Figura 63. Variação mensal de ΔK (A barra horizontal indica o período reprodutivo).

Os resultados confirmam as indicações obtidas pelos dois métodos anteriores, de que os meses de janeiro a março correspondem ao período reprodutivo da espécie X.

DETERMINAÇÃO DA ÁREA DE DESOVA

A presença de indivíduos com gônadas macroscopicamente maduras em uma área restrita não é evidência de que a desova ocorra nesse local. Tais indivíduos podem aí permanecer por se tratar de local favorável à alimentação e ao desenvolvimento gonadal até que atinjam fases avançadas desse processo, e desloquem-se para desovar em uma área favorável ao desenvolvimento de ovos e larvas. De Vlaming (1983) cita que os ovócitos podem permanecer no final do estágio vitelogenético (IV) por um período de tempo considerável.

Em teleósteos marinhos a hidratação dos ovócitos ocorre poucas horas antes da desova (Hunter & Goldberg, 1980), e a coleta de indivíduos com ovários nessas condições é evidência segura de que eles irão se reproduzir na região.

Do mesmo modo que para o período reprodutivo, a determinação da área de desova deve basear-se em mais de um método, podendo-se

associar a distribuição espacial da frequência de indivíduos com gônadas nos distintos estádios de maturidade, com a de um dos indicadores quantitativos do grau de desenvolvimento das gônadas; um método bastante seguro, e que deve ser utilizado sempre que possível, é a análise da distribuição espaço-temporal de ovos e larvas.

EXERCÍCIO:

I - Os dados utilizados nesta análise são os mesmos referidos em VARIACÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE ESTÁDIOS DE MATURIDADE, acrescidos daqueles sobre local de coleta, peso total (W_g ; g) e peso dos ovários (W_o ; g).

Esses dados devem ser manipulados como segue:

- ① Obtém-se a distribuição espaço-temporal (mensal) dos indivíduos "C" e "D", durante o período reprodutivo;
- ② Calcula-se a frequência relativa (%) desses indivíduos, por mês e subárea;
- ③ Calcula-se a RGS para cada fêmea e, a partir destes dados, a RGS média por mês e subárea;
- ④ Uma primeira indicação da área de desova é dada pela frequência de fêmeas "C", reforçada pela das fêmeas "D"; entretanto, como referido, gônadas classificadas macroscopicamente como maduras podem não ter ainda atingido seu desenvolvimento pleno, o que é indicado pelos valores da RGS_c ;
- ⑤ Uma análise conjunta das porcentagens de indivíduos com gônadas classificadas como maduras (%C) e dos valores da relação gonadossomática média para esses indivíduos (RGS_c), fornece indicações mais precisas sobre o pico de reprodução (época de desova) e mais seguras sobre a delimitação da área de desova.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Nas tabelas abaixo são fornecidos dados sobre a distribuição espaço-temporal das fêmeas da espécie X com ovários maduros ("C") e esvaziados ("D"), e os valores da RGS_c média para essas fêmeas; a área de estudo está dividida em 6 subáreas, que englobam os locais de coleta das amostras. O valor máximo da RGS registrado para essa espécie foi de 22%. Analise esses dados e infira qual a área de desova da espécie X.

Frequência espaço-temporal das fêmeas com ovários maduros (C) e RGS_c média para essas fêmeas (RGS_c).

SUB-ÁREA	I			II			III			IV			V			VI		
	MÊS	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	N	% RGS_c	
JAN.	0	0	---	42	23,3	7,7	33	18,3	6,9	5	2,8	4,5	0	0	---	0	0	---
FEV.	0	0	---	35	19,4	15,7	31	17,2	13,9	0	0	0	0	0	---	0	0	---
MAR.	0	0	---	20	17,2	14,8	14	12,8	12,8	0	0	0	0	0	---	0	0	---
ABR.	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---
MAL.	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---	0	0	---

Frequência espaço-temporal das fêmeas com ovários esvaziados(D).

SUB-ÁREA	I		II		III		IV		V		VI	
	MÊS	RGS_c	N	RGS_c	N	RGS_c	N	RGS_c	N	RGS_c	N	RGS_c
JAN.	0	0	42	23,3	33	18,3	5	2,8	0	0	0	0
FEV.	0	0	35	19,4	31	17,2	0	0	0	0	0	0
MAR.	0	0	20	17,2	14	12,8	0	0	0	0	0	0
ABR.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MAL.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Uma primeira análise da frequência de ocorrência de fêmeas "C" e "D" nos leva a inferir que a desova ocorre nos meses de janeiro-fevereiro-março, nas subáreas II e III. Entretanto, se associarmos à %C os valores da RGS_c , considerando 10%C como uma parcela significativa da população e que valores de RGS_c iguais ou maiores que 50% da RGS máxima indicam desova iminente, podemos construir uma escala como a proposta abaixo:

% "C" e "D"	RGS_c	Legenda
> 10	> 11	
> 10	< 11	
< 10	< 11	

Reanalizando os dados, concluímos que, apesar de ocorrer alta frequência de fêmeas "C" em janeiro, seus ovários não atingiram desenvolvimento pleno, o que é indicado pelos baixos valores da RGS_c; assim, o período de desova restringe-se a fevereiro-março, nas subáreas II e III, indicação reforçada pela alta frequência de fêmeas "D" nesse período, nas mesmas subáreas.

SUB- ÁREA	INDIVÍDUOS "MADUROS"(C)					INDIVÍDUOS "ESVAZIADOS" (D)				
	janeiro	fever.	março	abril	maio	janeiro	fever.	março	abril	maio
I										
II										
III										
IV										
V										
VI										

	ÁREA DE DESOVA
--	----------------

II - Os dados fornecidos abaixo referem-se à distribuição de densidade de ovos e larvas da mesma espécie X, em sua área de reprodução (subáreas II e III), provenientes de coletas em uma malha de estações mais fechada (maior número de pontos, mais próximos) que a dos peixes, permitindo uma subdivisão das subáreas em regiões menores, delimitando melhor a área de desova.

Número de ovos e larvas/ 10m³.

REGIÕES	FEVEREIRO		MARÇO	
	OVOS	LARVAS	OVOS	LARVAS
II ₁	1,2	0,9	0,4	1,1
II ₂	1,7	1,2	0,7	6,7
II ₃	3,9	3,4	1,4	7,4
III ₁	5,2	4,8	1,8	8,1
III ₂	2,1	1,2	0,9	6,9
III ₃	1,9	1,5	0,8	1,8
TOTAL	16	13	6	32

REGIÕES	FEVEREIRO		MARÇO	
	OVOS	LARVAS	OVOS	LARVAS
II ₁				
II ₂				
II ₃				
III ₁				
III ₂				
III ₃				

Constata-se que, dentro das subáreas II e III, a desova mais intensa ocorre nas regiões II₃ e III₁, no mês de fevereiro, e em março ocorre a maior densidade de larvas, já dispersas para as regiões II₂, II₃, III₁ e III₂.

Desse modo, com a utilização de métodos complementares mais refinados, os conhecimentos podem ser aprofundados com o progresso das pesquisas.

TIPO DE DESOVA

Como discutido anteriormente, o tipo de desova de um peixe depende da interação entre a dinâmica do desenvolvimento ovocitário, a frequência de desovas dentro de um período reprodutivo e o número desses períodos durante sua vida. Nas espécies iteróparas pode ocorrer desova total, parcelada e intermitente (esta, um caso extremo de desova parcelada). Nas espécies com desenvolvimento ovocitário sincrônico em dois grupos, a análise da frequência das fases ovocitárias presentes nos ovários, durante seu desenvolvimento, pode dar uma indicação bastante segura sobre o tipo de desova; apenas dois lotes estão presentes, sendo que um se destaca e se desenvolve até atingir a fase madura (V) ou hidratada (VI), sendo então eliminados de uma só vez. Já, nas espécies com desenvolvimento ovocitário sincrônico em mais de dois grupos, a simples análise das frequências das fases ovocitárias não é uma indicação muito segura de desova parcelada, pois mecanismos como aqueles descritos na PARTE I - TIPO DE DESOVA podem ocorrer, levando à desova total. Nestes casos, uma análise mais profunda precisa ser

realizada, com amostragens intensivas, a intervalos de dias, durante o período reprodutivo, com análise histológica de todo o material coletado, tentando-se identificar processos específicos que alteram o modo de eliminação dos diferentes lotes.

EXERCÍCIO:

I - A contagem e medição das fases ovocitárias presentes em cortes histológicos de ovários em distintos estádios de maturidade, da espécie marinha Y, levou à obtenção da distribuição de frequência (%) de diâmetros dos ovócitos para cada ovário; estas foram grupadas segundo a presença da fase ovocitária mais desenvolvida, estando os resultados finais mostrados na tabela abaixo; ovócitos menores que 40 μm não foram computados. Analise tais dados e infira o tipo de desova da espécie.

DÍAMETRO (μm)	II	III	IV	V	VI
40	50,0	49,0	49,0	50,0	49,0
80	43,0	41,0	36,0	35,0	20,0
120	6,5	4,8	5,8	5,5	6,9
160	0,5	0,0	2,1	2,5	5,6
200		2,5	0,0	0,0	0,0
240		1,5	0,0	0,0	0,0
280		1,2	1,1	0,0	0,0
320			2,3	0,0	0,0
360			2,3	0,0	0,0
400			1,0	0,7	0,0
440			0,4	1,1	0,0
480				2,5	0,0
520				2,2	0,0
560				0,5	1,5
600					2,7
640					3,5
680					4,0
720					4,0
760					2,3
800					0,5

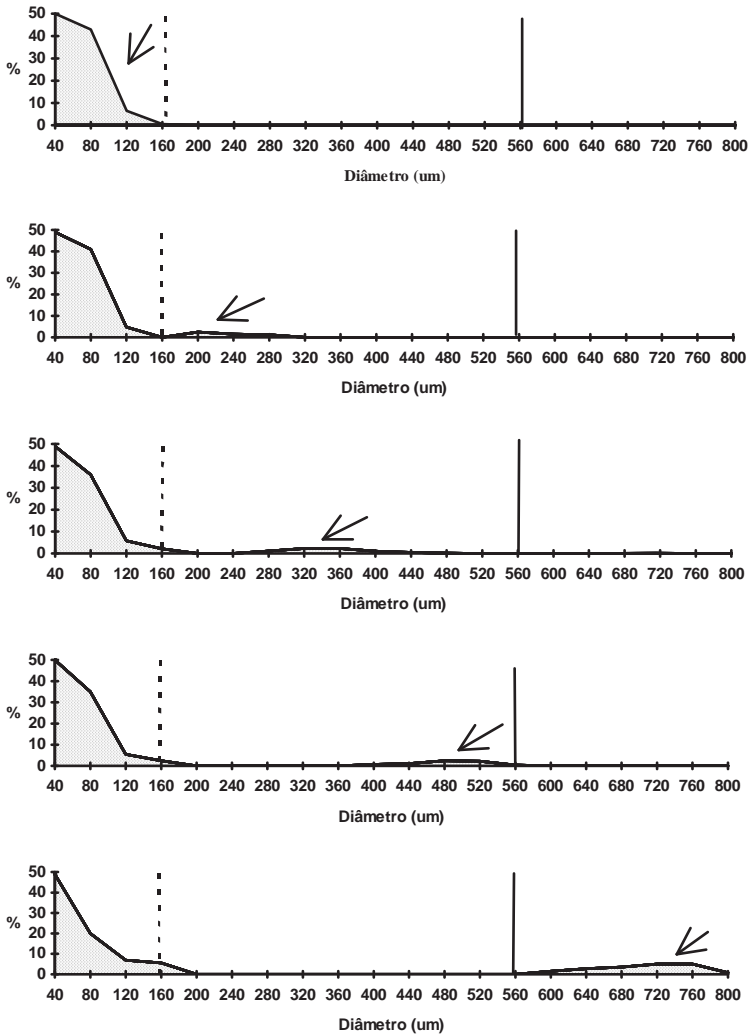


Figura 64. Distribuições de frequência de diâmetros dos ovócitos presentes em ovários em distintas fases de desenvolvimento. As linhas pontilhadas indicam o diâmetro em que se inicia o processo de vitelogênese e as contínuas o processo de hidratação. As setas indicam o lote de ovócitos mais desenvolvidos, respectivamente, nas fases II, III, IV, V e VI.

A observação dos gráficos permite constatar que a espécie Y apresenta desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em dois grupos: o de ovócitos do estoque de reserva, com diâmetros menores que 160 μm , e outro que se separa deste e evolui para as fases III, IV e V, quando ocorre a vitelogênese, até atingir a fase de hidratação (VI), que se inicia aos 560 μm de diâmetro. Tais resultados indicam que a espécie X apresenta desova do tipo total.

II - A contagem e medição das fases ovocitárias presentes em cortes histológicos de ovários em distintos estádios de maturidade, da espécie marinha X, levou à obtenção da distribuição de frequência (%) de diâmetros dos ovócitos para cada ovário; estas foram grupadas segundo a presença da fase ovocitária mais desenvolvida, estando os resultados finais mostrados na tabela abaixo; ovócitos menores que 20 μm não foram computados. Analise tais dados e infira o tipo de desova da espécie.

DÍAMETRO (μm)	III	IV	V	VI
20	49,0	49,0	50,0	49,0
60	41,0	36,5	35,0	20,0
100	4,8	5,8	5,5	6,9
140	1,5	3,1	2,5	5,6
180	2,2	2,1	2,5	3,5
220	1,1	0,5	1,1	3,3
260	0,4	1,5	0,6	2,1
300		0,3	0,9	1,7
340		0,5	0,6	1,0
380		0,4	1,1	0,7
420		0,3	0,2	0,0
460				0,0
500				1,2
540				0,7
580				0,7
620				1,8
660				0,2
700				1,0
740				0,4
780				0,2

A observação dos gráficos permite constatar que a espécie X apresenta desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em mais de dois grupos: o de ovócitos do estoque de reserva, com diâmetros menores que 140 μm , e outro, dos ovócitos que se separam do primeiro grupo e evoluem para as fases III, IV e V, quando ocorre a vitelogênese, até atingir a fase de hidratação (VI), que se inicia aos 460 μm de diâmetro. Tais resultados sugerem que a espécie X apresenta desova do tipo parcelada ou múltipla. Esta indicação deve ser confirmada por outros estudos. Deve, ainda, ser determinado o número de lotes eliminados a cada período reprodutivo (veja FECUNDIDADE: NÚMERO DE VEZES QUE OCORRE DESOVA DENTRO DE UM PERÍODO REPRODUTIVO).

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

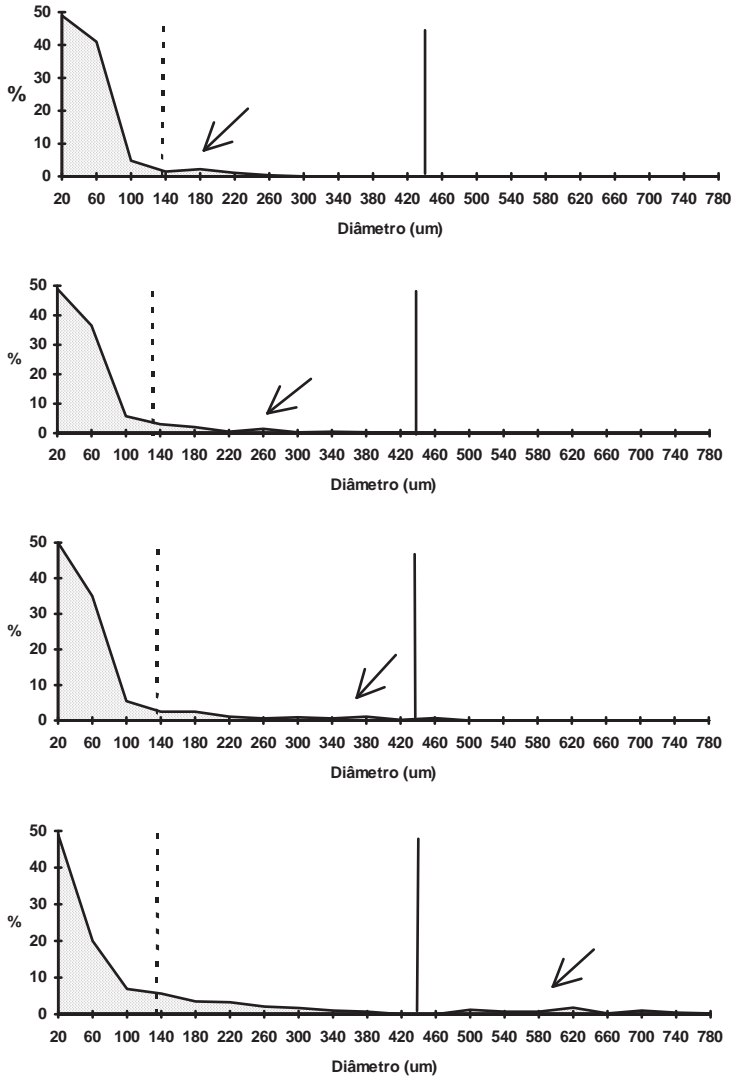


Figura 65. Distribuições de frequência de diâmetros dos ovócitos presentes em ovários em distintas fases de desenvolvimento. As linhas pontilhadas indicam o diâmetro em que se inicia o processo de vitelogênese e as contínuas o processo de hidratação. As setas indicam o lote de ovócitos mais desenvolvidos, respectivamente, nas fases III, IV, V e VI.

FECUNDIDADE

As espécies com desova total eliminam todos os ovócitos maduros de uma só vez dentro do um período reprodutivo, enquanto as com desova múltipla ou parcelada o fazem mais de uma vez, em lotes. Assim, em estimativas da fecundidade é preciso distinguir entre fecundidade por lote ou parcial (F_L), fecundidade por período reprodutivo (F_{PR}) e fecundidade durante o período de vida (F_{PV}) de uma espécie, sendo:

F_L = número de ovócitos eliminados em cada lote (a cada desova);

$F_{PR} = F_L \times$ número de lotes eliminados (de desovas) durante um período reprodutivo;

$F_{PV} = F_{PR} \times$ número de períodos reprodutivos após a primeira maturação.

Nas espécies com desova total $F_L = F_{PR}$; nas com desova múltipla, a F_{PR} depende da F_L e do número de vezes que uma fêmea desova durante o período reprodutivo.

Desse modo, fica evidente a necessidade de se estimar as duas variáveis envolvidas na determinação da fecundidade:

- o número de ovócitos maduros que seriam eliminados;
- o tipo de desova para a espécie e, em caso de desova parcelada, o número de vezes que esta ocorre dentro de um período reprodutivo.
- NÚMERO DE OVÓCITOS MADUROS QUE SERIAM ELIMINADOS

I - MÉTODO ESTEREOMÉTRICO

Para aplicação deste método são necessários dados sobre estágio de maturidade e volume total (V_g) de cada ovário, testes prévios e uma série de controles (Isaac-Nahum, 1981). Esta metodologia estima o número de células germinativas em uma determinada fase, presentes no ovário, para o que é preciso estabelecer a relação entre:

→ volume destas células;

→ volume total do ovário.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

O volume obtido no momento da amostragem, com o material a fresco, deve ser corrigido uma vez que a gônada sofre retração em função do processamento utilizado para obtenção dos cortes histológicos necessários à análise. Para tanto é usado um fator de correção, admitindo-se que todos os tecidos do ovário sofrem retração similar; esse fator, o “coeficiente de retração de volume” (CRV), é estimado como segue:

① Secciona-se transversalmente pequenas porções de ovários em distintos estádios de maturidade e mede-se seu comprimento a fresco (C_{fresco});

② Submete-se essas porções aos processos de rotina para obtenção de cortes histológicos, orientando-se as peças de modo que os cortes permitam que a mesma medida tomada a fresco possa ser repetida ($C_{\text{processado}}$);

③ Estima-se o “coeficiente de retração linear” (CRL) por simples regra de três:

$$\text{CRL} = C_{\text{fresco}} / C_{\text{processado}} \times 100$$

para cada ovário processado e calcula-se a média desses valores;

④ Para se obter o valor do CRV eleva-se ao cubo o valor médio dos CRL:

$$\text{CRV} = \text{CRL}^3$$

⑤ O valor de CRV assim obtido é usado para corrigir os dados sobre volume total da gônada, obtidos a fresco (V_g). O volume total corrigido da gônada processada (V_{gp}) será dado por:

$$V_{gp} = V_g \times \text{CRV}$$

De modo a se evitar orientação preferencial das lamelas, o que não permitiria a tomada de campos microscópicos ao acaso, os cortes devem ser efetuados em sentido transversal e ligeiramente oblíquo em relação à perpendicular ao eixo longitudinal da peça.

Como pode ocorrer estratificação na distribuição das distintas fases ovocitárias ao longo dos ovários (sentido céfalo-caudal) deve-se contar, o número de “hits” ou pontos que coincidem com ovócitos em cada fase considerada, para um número representativo de campos microscópicos (cerca de 40-50) de três secções (cefálica, mediana e caudal) de um ovário maduro; aos resultados obtidos para as três secções aplica-se o teste do

χ^2 , de modo a se constatar a existência de diferenças estatisticamente significativas ou não entre elas. Caso estas ocorram, deve-se realizar as contagens nas três secções de cada ovário e calcular a média da frequência de ocorrência de cada fase.

Conhecido o número de “hits” que coincide com a fase ovocitária (x) para a qual se quer estimar a fração do volume que a mesma ocupa dentro do ovário (F_{Vx}), esta é estimada através da relação (Schaefer, 1970):

$F_{Vx} = \text{número de “hits” sobre a fase ovocitária } x / \text{número total de “hits” contados}$
--

O coeficiente de variação (e_x) da estimativa de F_{Vx} é dado por:

$e_x = 1 - F_{Vx} / P \cdot F_{Vx}, \text{ onde}$

P = número total de “hits” contados.

Para estimativa do número de ovócitos nas distintas fases (ou em uma fase em particular) conta-se em torno de 1.000 “hits” para cada ovário, anotando-se o número de ovócitos em cada fase e aplica-se a expressão (Weibel & Gomes, 1962):

$N_x = 1/\beta \times n_x^3 / F_{Vx}, \text{ onde}$

N_x = número de ovócitos na fase escolhida (x) por unidade de volume (mm^3)

β = coeficiente conformacional, cujo valor para estruturas esféricas é 1,382;

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

n_x = número de transecções do ovócito na fase x por unidade de área (mm^2);

F_{vx} = fração de volume ocupado pelos ovócitos na fase x.

Por uma simples regra de três estima-se o número total de ovócitos na fase x presentes na gônada (N_{tx}), sendo:

$$N_{tx} = N_x \cdot V_{gp}, \text{ onde}$$

N_x = número de ovócitos na fase x na unidade de volume (mm^3);

V_{gp} = volume total da gônada processada.

Esta metodologia pode ser utilizada na caracterização dos distintos estádios de maturidade, através da proporção das diferentes fases ovocitárias presentes nos ovários, como citado em ESCALAS DE MATURIDADE.

Para estimativas da fecundidade são contados apenas aqueles ovócitos que, potencialmente, seriam eliminados na próxima desova, o que é determinado pela análise comparativa de distribuições de frequência de (a) diâmetros dos ovócitos em ovários dissociados e (b) de fases ovocitárias em cortes de ovários em diferentes estádios de maturidade.

II - MÉTODO VOLUMÉTRICO

De cada par de ovários deve ser seccionada uma pequena fração, que será fixada para utilização nas preparações histológicas; esse material será analisado no sentido de se verificar se ocorrem folículos pós-ovulatórios ou sinais de que parte dos ovócitos já foi eliminada, caso em que tais ovários devem ser descartados das estimativas da fecundidade (levariam a subestimativas da mesma).

A seguir, os ovários devem ser dissociados em solução de Gilson modificada (vide MÉTODOS DE CONSERVAÇÃO DE GÔNADAS) e mantidos em álcool 70% até o início das etapas do processamento para estimativa da fecundidade, como segue:

① Coloca-se a massa total de ovócitos dissociados, suspensos em álcool 70%, em uma proveta e anota-se o volume total da suspensão (S); após 12-24 horas de sedimentação lê-se o volume total de ovócitos (V);

② Em seguida, transfere-se o material para um recipiente, anotando-se o volume adicional de álcool que for necessário para a retirada completa dos ovócitos das paredes da proveta; esse volume deve ser somado ao volume total, corrigindo-se o valor de S;

③ Com uma pipeta Stempel (ou outro subamostrador) retira-se uma amostra, após se homogeneizar a suspensão com movimentos horários e anti-horários da pipeta, de volume conhecido (s);

④ Conta-se e mede-se o diâmetro, sob estereomicroscópio, do total de ovócitos presentes na amostra (n) e, através de uma regra de três, estima-se o volume dos mesmos (v):

$$\left. \begin{array}{l} S \Rightarrow V \\ s \Rightarrow v \end{array} \right\} v = sV / S$$

⑤ Conhecido esse volume (v) e o número de ovócitos nele contido (s), por outra regra de três estima-se o número total de ovócitos (N) existentes nos ovários:

$$\left. \begin{array}{l} v \Rightarrow n \\ V \Rightarrow N \end{array} \right\} N = nV / v$$

⑥ Desse número total N de ovócitos presentes nos ovários apenas parte seria eliminada na próxima desova, ou seja, aqueles que iriam completar seu desenvolvimento até o momento da mesma; para estimativa dessa parcela, que corresponde à fecundidade, são considerados apenas aqueles ovócitos com diâmetro superior ao determinado pela análise comparativa de distribuições de frequência de: (a) diâmetros dos ovócitos em ovários dissociados, e (b) de fases ovocitárias em cortes de ovários em diferentes estádios de maturidade;

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

⑦ A partir da distribuição de diâmetros dos ovócitos de cada par de ovários analisado obtém-se a somatória das frequências daqueles que seriam eliminados (P) e, novamente por uma regra de três, estima-se a fecundidade (F):

$$\left. \begin{array}{l} N \Rightarrow 100\% \\ F \Rightarrow P\% \end{array} \right\} F = NP / 100$$

III- MÉTODO GRAVIMÉTRICO

Para aplicação deste método, o peso dos ovários fixados em formol 10% deve ser tomado em uma balança de precisão (miligramas), de modo a não se introduzir erros de estimativa pela imprecisão dos pesos. De cada par de ovários fixado é retirada uma alíquota de peso condizente com o tamanho dos ovócitos (em geral, entre 0,100 e 0,800 miligramas) e dissociada em solução de Gilson modificada. Os ovócitos presentes na alíquota são contados e medidos sob estereomicroscópio. Conhecido o peso da alíquota (w), o número de ovócitos na mesma (n) e o peso dos ovários (W_g), por simples regra de três estima-se o número total de ovócitos nos ovários (N):

$$\left. \begin{array}{l} w \Rightarrow n \\ W_g \Rightarrow N \end{array} \right\} N = nW_g / w$$

Obtido esse valor, as etapas seguintes para a estimativa da fecundidade correspondem às ⑥ e ⑦ descritas no método volumétrico.

IV- MÉTODO DE CONTAGEM DOS OVÓCITOS HIDRATADOS

Esta metodologia só é aplicável a peixes marinhos e anádromos, uma vez que naqueles de água doce não ocorre hidratação dos ovócitos maduros antes da desova (Chaves, 1989).

Os ovários fixados devem ser pesados em miligramas e uma alíquota de 0,100 a 0,800 g é retirada e dissociada em glicerina com auxílio de

pincel e estilete, sendo então contados os ovócitos hidratados contidos nessa alíquota. Conhecido o peso da alíquota (w), o número de ovócitos na mesma (n) e o peso dos ovários (W_g), por simples regra de três estima-se o número total de ovócitos hidratados nos ovários, o qual corresponde à fecundidade por lote (F_L):

$$\left. \begin{array}{l} w \Rightarrow n \\ W_g \Rightarrow F_L \end{array} \right\} F_L = nW_g / w$$

Para estimativa da fecundidade por período reprodutivo (=total) é necessário se estabelecer o número de lotes eliminados a cada período reprodutivo.

- NÚMERO DE VEZES EM QUE OCORRE DESOVA DENTRO DE UM PERÍODO REPRODUTIVO

Morse (1980) propõe a estimativa do número total de ovócitos vitelogênicos e de hidratados, para os mesmos indivíduos, sendo que a razão entre ambos constituiria uma estimativa do número de lotes eliminados no período reprodutivo.

Hunter & Leong (1981) utilizaram-se de um método experimental, com manutenção de fêmeas em aquários, para estimar o número de lotes eliminados por *Engraulis mordax*, o que é bastante complexo.

O método proposto por Hunter & Macewicz (1985) baseia-se na presença de ovócitos hidratados imediatamente antes da desova ou em evidências histológicas de desova recente (folículos pós-ovulatórios íntegros). Por exemplo, se 25% das fêmeas de uma espécie com desova múltipla, em uma amostra, exhibe evidências de desova nas últimas 24 horas, isto indica que essas fêmeas eliminam lotes sucessivos de ovócitos hidratados a cada 4 dias ($100\% : 25\% = 4$). Se o período de desova se estende por 60 dias, isto significa que cerca de 15 lotes são eliminados. Assim, se a fecundidade por lote é de 3.000 ovócitos, uma fêmea elimina cerca de 45.000 ovócitos por período de reprodução.

Peres-Rios (1995), como referido anteriormente, estimou as regressões entre comprimento total e fecundidade total e por lote; a partir da razão entre essas fecundidades, estimadas para os comprimentos mínimo e máximo amostrado, calculou o número de lotes para *Prionotus punctatus*.

● FECUNDIDADE RELATIVA

Fecundidade relativa (F_R) é o número de ovócitos por unidade de comprimento (cm ou mm) ou peso (g). Deve ser estabelecida através de relações entre comprimento total (L_t), peso total (W_t) e fecundidade(s), em geral expressas por equações do tipo:

$$F_R = a L_t^b \text{ e } F_R = a W_t^b$$

EXERCÍCIO:

Estabeleça para os dados abaixo, sobre comprimento total (L_t), peso total (W_t), fecundidade total ou por período reprodutivo (número total de ovócitos vitelogênicos; F_{PR}) e por lote (F_L) da espécie X, as relações que expressam a fecundidade relativa (F_R) e estime o número de lotes pelo método de Morse (1980) e Peres-Rios (op. cit.), e compare os resultados. (**Observação:** a espécie X é a mesma que aquela referida nos exercícios anteriores).

As relações entre fecundidade por período reprodutivo e comprimento total e fecundidade por período reprodutivo e peso total são dadas por:

$$F_{PR} = 8,18 \cdot 10^{-6} L_t^{3,68} \quad (r = 0,99) \quad (1)$$

$$F_{PR} = 10,61 W_t^{1,18} \quad (r = 0,99) \quad (2)$$

Aquelas entre fecundidade por lote e comprimento total e fecundidade por lote e peso total são dadas por:

$$F_L = 9,98 \cdot 10^{-5} L_t^{2,91} \quad (r = 0,99) \quad (3)$$

$$F_L = 6,86 W_t^{0,94} \quad (r = 0,99) \quad (4)$$

Estimando-se os valores de F_{PR} e de F_L a partir de (1) e (3), para as duas classes de comprimento extremas, o número de lotes estimado, segundo Peres-Rios (1995) será de:

L_t	F_{PR}	F_L	Nº de lotes
320	13.542	1.946	7,0
610	145.468	12.718	11,4

Observa-se que os resultados quanto ao número de lotes, obtidos pelos dois métodos, são bastante similares: de 6,2 a 12 lotes pelo método de Morse (op. cit.) e de 7 a 11,4 pelo de Peres-Rios (op. cit.).

Número	L_t (mm)	W_t (g)	F_{PR}	F_L	Nº de lotes (*)
1	320	408	13.000	2.097	6,2
2	330	449	14.700	2.227	6,6
3	340	493	17.000	2.200	7,7
4	350	539	18.200	2.528	7,2
5	360	588	20.300	2.388	8,5
6	370	640	23.100	2.817	8,2
7	380	696	25.600	3.282	7,8
8	390	754	27.100	3.927	6,9
9	400	815	30.100	3.382	8,9
10	410	880	32.300	3.589	9
11	420	949	35.600	4.289	8,3
12	430	1020	38.800	4.217	9,2
13	440	1096	42.100	4.340	9,7
14	450	1175	46.000	4.894	9,4
15	460	1258	50.050	5.723	8,7
16	470	1345	53.900	5.989	9
17	480	1435	58.350	6.412	9,1
18	490	1530	62.600	7.924	7,9
19	500	1629	67.700	8.157	8,3
20	510	1732	73.080	8.031	9,1
21	520	1840	78.400	8.340	9,4
22	530	1951	84.100	8.357	10,0
23	540	2068	89.900	8.777	10,2
24	550	2189	96.500	9.747	9,9
25	560	2315	104.000	9.978	10,4
26	570	2445	111.000	10.180	10,9
27	580	2580	118.000	10.630	11,1
28	590	2721	125.200	10.705	11,7
29	600	2866	132.020	11.094	11,9
30	610	3017	145.000	12.083	12,0

(*) Estimado segundo Morse (1980)

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

As Figuras 66 e 67 representam as relações entre fecundidade (F) e comprimento total (L_t ; mm) e entre fecundidade e peso total (W_t ; g).

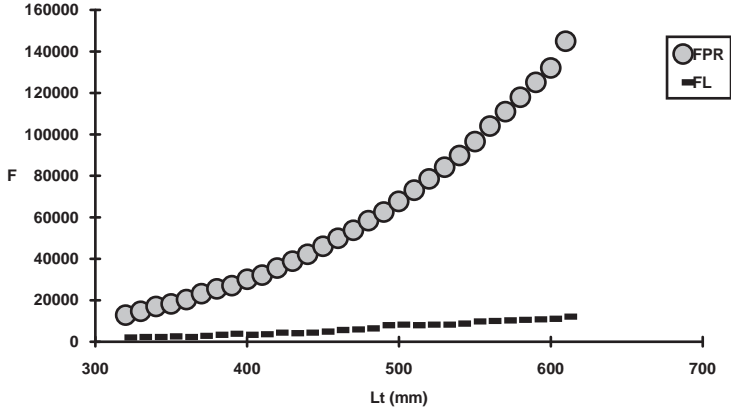


Figura 66. Representação gráfica da relação entre fecundidade (F; milhares de ovócitos) e comprimento total (L_t ; mm).

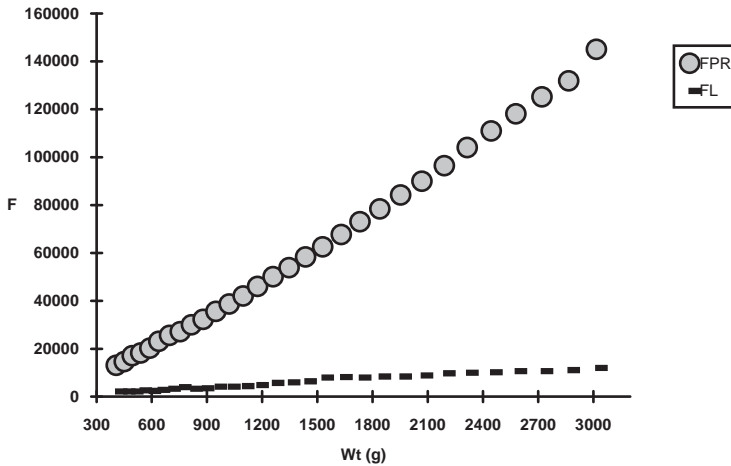


Figura 67. Representação gráfica da relação entre fecundidade (F; milhares de ovócitos) e peso total (W_t ; g).

AVALIAÇÃO DA INTENSIDADE REPRODUTIVA DE COMUNIDADES ICTÍICAS

Os métodos de estudo sobre reprodução estão voltados à abordagem de eventos particulares do processo reprodutivo de espécies ou populações ao longo de sua área de ocorrência.

Quando o objetivo é avaliar a intensidade reprodutiva de comunidades ictíicas, em um determinado ecossistema, esses métodos tornam-se pouco efetivos pois, neste caso, para muitas espécies, são amostrados estratos de populações em trânsito. As espécies que integram essas comunidades têm uma distribuição geográfica extremamente ampla, tornando a região em questão um subsistema para essa fauna; em função de características geográficas e de condições ambientais prevaletentes, o sistema pode ser utilizado por essas comunidades como área de alimentação e crescimento ou como área de reprodução coletiva.

A presença de indivíduos com gônadas macroscopicamente maduras, em uma parte restrita da área de ocorrência da espécie, não é evidência segura de que a desova ocorra nesse local. Tais indivíduos podem aí permanecer, por ser esta área favorável à alimentação e ao desenvolvimento gonadal, até que atinjam fases avançadas desse processo, e desloquem-se para desovar em uma área favorável ao desenvolvimento de ovos e larvas.

A morfologia externa dos ovários, no final do ciclo reprodutivo, é dependente do tipo de desenvolvimento ovocitário (Wallace & Sellman, 1981), que influi na duração do período de desova. Nas espécies com desenvolvimento assincrônico, em que a desova é contínua, pode não haver evidências externas de que esta tenha ocorrido (Vazzoler *et al.*, 1989c).

Dois métodos foram propostos para a avaliação da intensidade reprodutiva de uma comunidade, ambos baseados na associação de dados sobre frequência de indivíduos com gônadas classificadas macroscopicamente como maduras e sobre valores da relação gonadossomática (Vazzoler, 1989; Agostinho *et al.*, 1991).

● AVALIAÇÃO DA INTENSIDADE REPRODUTIVA

A metodologia aqui descrita é uma modificação daquela proposta por Vazzoler (1989), com base nos resultados obtidos por Vazzoler & Agostinho (1991a) na análise da relação (RGS média/RGS máxima x 100), e permite: ① avaliar o estado funcional dos ovários dos indivíduos maduros; ② avaliar a atividade reprodutiva dos estratos que integram a comunidade em questão; ③ identificar estratos de mesma categoria reprodutiva; ④ avaliar a intensidade reprodutiva da comunidade dominante e caracterizar como esta se utiliza dos recursos energéticos do sistema em seu processo reprodutivo.

Logo de início, cabe ressaltar que a utilização deste método exige uma sólida base de dados sobre a RGS das espécies envolvidas, provenientes de amostragens em amplas áreas de sua distribuição, de modo a garantir que os valores de RGS máxima sejam representativos; é fundamental que a(s) área(s) de reprodução das espécies estejam englobadas nas áreas amostradas.

O método tem por base a associação da frequência de indivíduos com gônadas classificadas macroscopicamente como maduras (ou "em reprodução") (%C) e da porcentagem que a relação gonadossomática média para esses indivíduos (RGS_c) representa da RGS máxima ($\%RGS_{m\acute{a}x}$), o que permite evidenciar *se* e *em que intensidade* ocorre desova no sistema. Estas informações permitem detectar a presença de indivíduos prontos para reproduzirem-se e sua frequência na área.

A proporção de jovens e adultos, estimada a partir dos comprimentos médios de primeira maturação e das distribuições de frequência de classes de comprimento, obtidos para cada estrato específico que ocupou a área, fornece subsídios para complementar as evidências obtidas quanto ao tipo de utilização do sistema pela comunidade. A predominância de indivíduos adultos sugere a utilização do sistema como área de reprodução e/ou alimentação (recuperação), enquanto a de jovens como área de alimentação e crescimento (desenvolvimento). Os jovens que ocupam a área podem ter aí se originado ou podem penetrar no sistema, oriundos das áreas de reprodução da população.

Para aplicação deste método a comunidade objeto de estudo deve ser amostrada periodicamente, segundo planejamento padronizado que garanta a obtenção de amostras representativas da

mesma, anotando-se dados sobre número e peso dos indivíduos que compõem a amostra de cada estrato populacional, que permitam estabelecer a composição específica da comunidade dominante. De cada indivíduo da amostra ou dos de uma subamostra representativa nos casos em que a amostra seja muito grande, devem ser anotados dados sobre comprimento total (mm), peso total (g), sexo, estágio de maturidade determinado macroscopicamente e peso dos ovários (centésimo de grama).

Deve-se identificar as espécies dominantes no sistema, por exemplo, aquelas que ocorrerem em maiores frequências em número e peso, cumulativas até o nível de 80 - 90% (Vazzoler *et al.* 1993a). Pela natureza das análises, os dados necessários referem-se apenas às fêmeas.

Esses dados devem ser analisados em etapas sucessivas, de modo a se avaliar se existem preferências por micro-habitats dentro do sistema, com relação à reprodução.

Numa primeira etapa, devem ser analisados por ponto e período de coleta, efetuando-se:

Ia. cálculo da frequência de ocorrência de indivíduos com gônadas nos distintos estádios de maturidade e mapeamento dos resultados. Essas informações permitirão identificar uma possível estratificação dos indivíduos maduros, de determinados estratos específicos, em micro-habitats preferenciais para desova, caso esta ocorra na área;

Ib. cálculo dos valores médios da relação gonadossomática para indivíduos com gônadas maduras e sua transformação em porcentagem da RGS máxima (%RGS_{máx}), o que permitirá avaliar o grau de desenvolvimento dos ovários, detectando os casos de desova iminente;

Ic. determinação da distribuição de frequência de classes de comprimento total.

A continuidade da análise dependerá da identificação ou não de micro-habitats preferenciais para reprodução. Caso ocorram, devem ser analisadas apenas aquelas parcelas dos estratos que ocupam esses micro-habitats. Não sendo constatados padrões espaço-temporais que reflitam preferências, os dados devem ser grupados e analisados em passos

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

sucessivos, descritos abaixo. Para ilustrar o desenvolvimento do método, a partir deste ponto, é considerado um exemplo teórico (que substitui o **EXERCÍCIO**), sendo os resultados mostrados em tabelas inseridas após o passo correspondente:

IIa. cálculo da frequência de ocorrência de indivíduos com gônadas nos distintos estádios de maturidade (A, B, C, D), para o período global de amostragem, o que fornecerá a estrutura dos estratos quanto à frequência de ocorrência de indivíduos (C) que poderiam reproduzir-se no sistema;

Frequência de estádios de maturidade dos estratos das espécies de teleósteos dominantes em um ecossistema, durante o período global de amostragem.

Espécie	Estádio de maturidade			
	%A	%B	%C	%D
A	45,4	43,5	10,7*	0,4
B	46,4	43,1	8,8	1,6
C	64,5	32,6	2,9	0,0
D	26,6	61,3	12,1*	0,0
E	29,9	49,6	18,9*	1,6
F	53,1	39,3	7,6	0,0
G	73,9	25,7	0,4	0,0
H	54,9	39,8	4,7	0,6
I	35,0	33,6	28,2*	3,2
J	31,1	58,5	5,7	4,7

(*) Frequências de indivíduos com ovários maduros (classificação macroscópica) que, isoladas, sugerem que as espécies A, D, E e I poderiam reproduzir-se no sistema.

IIb. cálculo da frequência de indivíduos com gônadas maduras (%C), por período de coleta (mês, bimestre ou trimestre), o que indicará o possível período de desova do estrato específico no sistema;

IIc. cálculo do valor médio da relação gonadossomática para esses indivíduos maduros (RGS_c) e sua transformação em porcentagem da RGS máxima ($\%RGS_{m\acute{a}x}$), que constituirá o indicador quantitativo do grau de desenvolvimento de seus ovários;

Frequência de indivíduos com ovários maduros (%C), valores médios da RGS_c e da %RGS_{máx} para esses indivíduos, para os estratos das espécies de teleosteos dominantes em um ecossistema, nas épocas de coleta I, II, III e IV.

Período	I			II			III			IV		
	%C	RGS _c	%RGS _{máx}	%C	RGS _c	%RGS _{máx}	%C	RGS _c	%RGS _{máx}	%C	RGS _c	%RGS _{máx}
A - (19,6)	45,5*	4,9	25,0	14,3	2,3	11,7	10,5	1,2	6,1	2,7	2,9	13,8
B - (23,3)	6,2	11,3**	50,7	3,0	10,6**	45,5	0,0	--	--	0,9	1,9	8,2
C - (29,2)	38,7*	7,1	24,3	16,7*	9,2**	31,5	2,2	1,7	5,8	0,0	--	--
D - (13,3)	34,2*	8,1**	60,9	0,0	--	--	0,0	--	--	2,2	1,3	9,8
E - (18,8)	35,5*	4,3	22,9	0,0	--	--	3,3	1,2	6,4	3,7	4,3	22,9
F - (17,1)	45,6*	9,4**	54,8	3,7	7,9	21,6	1,9	3,7	21,6	0,7	1,6	9,4
G - (13,2)	0,0	--	--	0,0	--	--	2,2	8,2**	62,1	0,0	--	--
H - (21,7)	5,8	2,3	10,6	6,2	9,4**	43,3	1,6	1,3	6,0	4,8	3,3	15,2
I - (12,4)	36,4*	3,0	24,2	28,1*	3,5	28,2	10,3	2,3	18,5	36,5*	1,7	13,7
J - (26,1)	5,6	3,8	14,5	5,6	2,4	9,2	2,9	1,1	4,2	7,4	4,2	16,1

(*) Frequências de indivíduos com ovários maduros (macroscópico) que, isoladas, sugerem que essas espécies se reproduzem na área nos períodos correspondentes. (**) Valores da RGS_c que, isolados, indicam desova na área.

Os resultados obtidos nos itens Iib. e Iic. permitem avaliar:

- ★ a "atividade reprodutiva" dos estratos, através da parcela dos indivíduos que os compõem que apresentaram gônadas com desenvolvimento indicativo de maturidade (%C), ou seja, da *intensidade* em que pode ocorrer desova;
- ★ o "estado funcional" desses ovários (%RGS_{máx}), ou seja, a iminência com que a desova irá ocorrer, indicando *se* a desova ocorre na área.

Pela utilização combinada desses dois indicadores, qualitativo e quantitativo, propõe-se o enquadramento dos estratos populacionais em quatro categorias reprodutivas:

Categoria reprodutiva	(%C)	(%RGS _{máx})
desova massiva (DM)	alta	elevada
desova ocasional (DO)	baixa	elevada
maturação incipiente (MI)	alta	baixa
sem atividade reprodutiva (SAR)	baixa	baixa

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Os valores de referência de (%C) e (%RGS_{máx}) devem ser estabelecidos em função do volume de conhecimentos existentes sobre a reprodução das espécies que ocupam esse sistema.

Cada estrato populacional será, assim, classificado como tendo:

- . *desova massiva*: parcela significativa apresenta evidências de maturação completa, com alta probabilidade de que ocorra desova no sistema;
- . *desova ocasional*: pequena parcela apresenta evidências de provável desova no sistema;
- . *maturação incipiente*: parcela significativa apresenta gônadas maduras, sem evidências de que poderá ocorrer desova, saindo para reproduzir-se em outra área;
- . *sem atividade reprodutiva*: parcela não significativa e gônadas não desenvolvidas, ou não ocorrência de indivíduos com gônadas maduras no sistema.

Aquelas espécies que apresentam *desova massiva* devem cumprir todas as fases de seu ciclo de vida na área; as que apresentam *desova ocasional* atingem fases avançadas de maturação gonadal mas, a maior parcela dos indivíduos, abandona a área para desovar em outras regiões, ocorrendo desova de apenas alguns deles; as que se enquadram na categoria de *maturação incipiente* crescem e/ou alimentam-se na área, onde iniciam o processo de maturação, mas a abandonam ainda em fases iniciais de desenvolvimento gonadal; aquelas *sem atividade reprodutiva* apenas crescem e/ou alimentam-se na área.

Em continuidade aos resultados do exemplo teórico, considerando-se, por exemplo, como valor significativo da *intensidade reprodutiva* do estrato - (%C)- aquele expresso por frequências iguais ou superiores a 15% de indivíduos com gônadas maduras (%C), e do *estado funcional* desses ovários - (%RGS_{máx}) -, que seria evidência de desova no sistema, valores da %RGS_{máx} iguais ou superiores a 30%, tem-se:

Categorias reprodutivas em que são enquadrados os estratos populacionais das espécies de teleósteos dominantes em um ecossistema, em cada época de coleta.

Espécie	Período			
	I	II	III	IV
A	MI	MI	SAR	MI
B	DO	DO	SAR	SAR
C	MI	DM	SAR	SAR
D	DM	SAR	SAR	SAR
E	MI	SAR	SAR	MI
F	DM	MI	MI	SAR
G	SAR	SAR	DO	SAR
H	SAR	DO	SAR	MI
I	MI	MI	MI	MI
J	MI	SAR	SAR	MI
DM	2	1	0	0
DO	1	2	1	0
MI	5	3	2	5
SAR	2	4	7	5

Para se quantificar a intensidade reprodutiva da comunidade ictíca dominante, em determinados períodos, de modo a permitir relações com variáveis ambientais ou outros fatores, propõe-se um índice que se denominou de "*Intensidade Reprodutiva*", representado pela somatória do produto entre um peso arbitrário (P), atribuído a cada categoria reprodutiva, e o número de estratos específicos (N_{sp}) que nela se enquadra, dividido pela somatória do número desses estratos:

$$IR = \frac{\sum(P \cdot N_{sp})}{\sum N_{sp}}, \text{ sendo:}$$

N_{sp} = número de estratos por categoria;

P = 4 para desova massiva;

P = 2 para desova ocasional;

P = 1 para maturação incipiente;

P = 0 para sem atividade reprodutiva.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Como resultado do exemplo teórico, tem-se:

Intensidade reprodutiva da comunidade representada pelas espécies de teleósteos dominantes em um ecossistema, em cada época de coleta.

Cat./Per.	I	II	III	IV
DM	$4 \times 2 = 8$	$4 \times 1 = 4$	$4 \times 0 = 0$	$4 \times 0 = 0$
DO	$3 \times 1 = 3$	$3 \times 2 = 6$	$3 \times 1 = 3$	$3 \times 0 = 0$
MI	$1 \times 5 = 5$	$1 \times 3 = 3$	$1 \times 2 = 2$	$1 \times 5 = 5$
SAR	$0 \times 2 = 0$	$0 \times 4 = 0$	$0 \times 7 = 0$	$0 \times 5 = 0$
IR	1,5	1,3	0,5	0,5

Se ocorresse desova massiva para os estratos de todas as 10 espécies, em algum período, o valor da IR seria igual a 4,0 (10×4); observa-se que os valores mais elevados, que ocorrem nos períodos I (1,5; 37,5%) e II (1,1; 27,5%), são bem inferiores ao máximo possível, não sugerindo tratar-se de área de reprodução dessa comunidade. As variações temporais da intensidade reprodutiva da comunidade, assim quantificadas, podem ser analisadas em função das condições ambientais prevalentes no sistema, nos diferentes períodos.

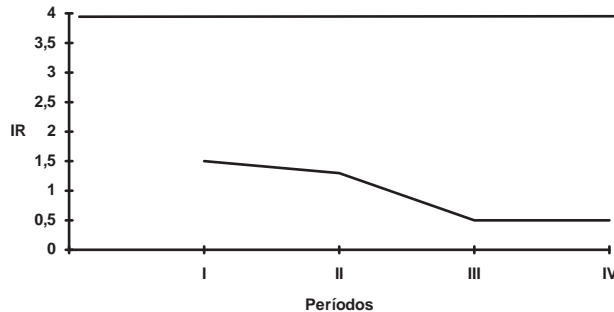


Figura 68. Representação gráfica da variação temporal da intensidade reprodutiva da comunidade de teleósteos dominantes em um ecossistema.

A seguir estima-se, a partir do conjunto de dados sobre comprimento total e estágio (macroscópico) de maturidade gonadal dos indivíduos, que compuseram os estratos populacionais de cada espécie que ocuparam o sistema durante todo o período de estudo, o comprimento médio de início de primeira maturação (L_{50}).

A partir dos valores de L_{50} e das distribuições de frequência de classes de comprimento, obtém-se a porcentagem de indivíduos jovens ($L_t < L_{50}$) e adultos ($L_t > L_{50}$) que compuseram os estratos populacionais que ocuparam o sistema. Com base nessas porcentagens e no número de indivíduos coletados de cada estrato estima-se o número de adultos, obtendo-se a estrutura da comunidade quanto a esse aspecto (proporção total jovens:adultos).

Comprimento médio de primeira maturação (L_{50}), frequência das fases jovem e adulta (%J, %A), número de indivíduos coletados (N) e número de adultos (NA), para os estratos das espécies de teleosteos dominantes em um ecossistema.

Espécie	L_{50}	Fase		Estrutura	
		%J	%A	N	NA
A	140	36,0	64,0*	260	166,4
B	155	52,5	47,5	520	247,0
C	160	64,0	36,0	2990	1076,4
D	120	31,0	69,0*	210	144,9
E	153	24,0	76,0*	165	125,4
F	136	62,0	38,0	430	163,4
G	148	49,0	51,0	1200	612,0
H	125	89,0	11,0	2900	319,0
I	100	33,0	67,0*	730	489,1
J	90	31,1	68,9*	320	220,5
Total	---	---	---	9725	3564,1

Relação Jovens:Adultos = 63,4 : 36,6. (*) Predominância de adultos que, isolada, pode sugerir tratar-se de área de reprodução dessas espécies.

Para se caracterizar a utilização que a comunidade como um todo faz dos recursos do ecossistema, propõe-se o uso combinado da intensidade reprodutiva da comunidade (IR), que reflete o número de estratos populacionais com desova massiva na área, e da proporção jovens:adultos - (%J) : (%A) - que ocuparam o sistema, que reflete a estrutura desses estratos:

Tipo de utilização	Situação constatada	
	IR	(%J) : (%A)
Área de reprodução coletiva	alta	(%J)<(%A)
Área de alimentação/crescimento	baixa	(%J)>(%A)

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

Pela análise dos resultados do exemplo teórico constata-se: ① que a intensidade reprodutiva da comunidade foi baixa, em função de ocorrer desova massiva apenas para os estratos C, D e F; ② que do total de indivíduos que ocuparam o sistema durante o período global estudado, apenas 36,6% eram adultos. Isso nos levaria a caracterizar o ecossistema em questão como *área de alimentação e crescimento* da comunidade ictíca que o ocupa.

Este método, além de caracterizar a utilização que a comunidade faz dos recursos do sistema em seu processo reprodutivo, permite identificar estratos de mesmo nível de utilização (categorias reprodutivas), informação importante para o estabelecimento da partição do ecossistema em compartimentos, que representam grupos de espécies com hábitat físico comum, dietas similares e características similares de ciclo de vida, e para a quantificação da energia canalizada para o processo de desenvolvimento gonadal, quando da construção de modelos de funcionamento do ecossistema.

Vazzoler *et al.* (1988) aplicaram a metodologia original à comunidade dominante de teleósteos demersais de um ecossistema costeiro da região de Ubatuba/SP, evidenciando ser este utilizado como área de alimentação e crescimento. Vazzoler *et al.* (1993b) avaliaram, através da metodologia aqui descrita, a função reprodutiva da comunidade ictíca dominante na planície de inundação do alto rio Paraná, em dois períodos sucessivos (outubro de 1986 a setembro de 1987 e outubro de 1987 a setembro de 1988), relacionando sua variação com variáveis ambientais (vide PARTE I - PERÍODOS E ÁREAS DE REPRODUÇÃO, Figuras 32 e 33).

● ESTIMATIVA DO ÍNDICE DE ATIVIDADE REPRODUTIVA (IAR)

Agostinho *et al.* (1991) propuseram um índice que permite: ① avaliar a atividade reprodutiva dos estratos que integram a comunidade em questão; ② identificar estratos de mesma categoria reprodutiva; ③ avaliar a intensidade reprodutiva da comunidade como um todo. Esse índice, denominado de *Índice de Atividade Reprodutiva (IAR)*, é dado por:

$$\text{IAR} = \frac{\ln N_i \left(\frac{n_i}{\sum n_i} + \frac{n_i}{N_i} \right) \frac{\text{RGS}_i}{\text{RGS}_e}}{\ln N_m \left(\frac{n_i}{\sum n_i} + 1 \right)} \times 100, \text{ onde}$$

N_i = número de indivíduos na unidade amostral i ;

n_i = número de indivíduos "em reprodução" (C), na unidade amostral i ;

N_m = número de indivíduos na maior unidade amostral;

n_m = número de indivíduos "em reprodução" (C), na unidade amostral com maior n ;

RGS_i = RGS média dos indivíduos "em reprodução" na unidade amostral i ;

RGS_e = maior valor individual da RGS;

RGS = peso das gônadas . 100/peso total.

Observação: o número de indivíduos deve ser padronizado como número de indivíduos por unidade de esforço que, de acordo com o aparelho de captura utilizado, pode ser:

- a) hora de arrasto, no caso de redes de arrasto de porta;
- b) número x de lançamentos, no caso de tarrafas;
- c) número x de anzóis, no caso de espinhéis;
- d) metro quadrado de rede/hora de imersão, no caso de redes de espera etc.

A atividade reprodutiva é classificada em:

ATIVIDADE REPRODUTIVA	IAR
NULA	$IAR \leq 2$
INCIPIENTE	$2 < IAR \leq 5$
MODERADA	$5 < IAR \leq 10$
INTENSA	$10 < IAR \leq 20$
MUITO INTENSA	$IAR > 20$

Agostinho *et al.* (1993) aplicaram esse índice à comunidade de peixes, que ocupa os primeiros quilômetros a jusante do reservatório de Itaipu, para dois períodos distintos: abril de 1986 a março de 1987 e abril de 1991 a março de 1992, constatando que a atividade reprodutiva diminuiu no último período, ficando restrita às espécies de pequeno porte; as espécies migradoras, apesar de apresentarem desenvolvimento

gonadal, não conseguiram desovar, ocorrendo atresia folicular em ampla escala.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, P.B. 1980. Life history patterns in marine fishes and their consequences for fisheries management. *Fish. Bull.*, **78**(1):1-12.
- AGOSTINHO, A.A., VAZZOLER, A.E.A.de M., GOMES, L.C. & OKADA, E.K. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto rio Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **26**(1):79-90.
- AGOSTINHO, A.A., SUZUKI, H.I., SAMPAIO, A.A. & BORGES, J.D. 1991. Índice de atividade reprodutiva: uma proposta para avaliação da atividade reprodutiva em peixes. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia*, 9, Maringá/PR, 1991. *Resumos. Universidade Estadual de Maringá, Maringá/PR*, 1991. p. 53.
- AGOSTINHO, A.A., MENDES, V.P., SUZUKI, H.I. & CANZI, C. 1993. Avaliação da atividade reprodutiva da comunidade de peixes dos primeiros quilômetros a jusante do reservatório de Itaipu. *Revista UNIMAR*, **15**(Supl.):175-189.
- ALHEIT, J., ALARCÓN, V.H. & MACEWICZ, B.J. 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *CalCOFI Rep.*, **25**:43-52.
- ANDRIANOV, D.P. & LISOVENKO, L.A. 1983. New data on the reproduction of the peruvian hake, *Merluccius gayi peruanus* (Merluccidae). *J. Ichthyol.*, **23**(4):62-72.
- BALON, E.K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and a definition. *J. Fish. Bd Can.*, **32**(6):821-864.
- BALON, E.K. 1984. Patterns in the evolution of reproduction styles in fishes. In: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (Ed.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. London, Academic Press, p. 35-53.
- BEHMER, O.A., TOLOSA, E.M.C.de & FREITAS NETO, A.G. 1976. *Manual de técnicas para histologia normal e patológica*. São Paulo, Edart/EDUSP. 256p.

- BEVERTON, R.J.H. & HOLT, S.J. 1959. A review of the lifespan and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. *Ciba Found. Colloq. Ageing*, **5**:142-180.
- BRAGA, F.M.de S. 1986. Estudo entre fator de condição e relação peso/comprimento para alguns peixes marinhos. *Rev. Brasil. Biol.*, **46**(2):339-346.
- BREder Jr., W.P. & ROSEN, D.E. 1966. *Modes of reproduction in fishes*. Natural History Press, New York. 941p.
- BURNS, J.R., WEITZMAN, S.H., GRIER, H.J. & MENEZES, N.A. 1995. Internal fertilization, testis and sperm morphology in the Glandulocaudinae fishes (Teleostei:Characidae:Glandulocaudinae). *J. Morphology*, **224**:131-145.
- CALOW, P. 1985. Adaptive aspects of energy allocation. In: P.Tytler & P.Calow (Eds). *Fish energetics: new perspectives*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, p. 13-31.
- CAYRÉ, P. & LALÖE, F. 1986. Review of the gonad index (GI) and an introduction to the concept of its "critical value": application to the skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, in the Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* (Berlin), **90**:345-351.
- CHAVES, P.de T.da C. 1989. Hidratação pré-ovulatória em peixes: um caráter de origem marinha? *Revta Brasil. Zool.*, **6**(3):463-472.
- CHAVES, P.de T.da C. 1991. *Aspectos convergentes da dinâmica ovariana nos peixes, com uma contribuição à biologia reprodutiva de 14 espécies do litoral de São Paulo*. Tese de Doutorado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. 123p.
- CHAVES, P.de T.da C. & VAZZOLER, A.E.A.de M. 1984. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. II. Anatomia microscópica de ovários, escala de maturidade e tipo de desova das espécies do gênero *Semaprochilodus*. *Rev. Brasil. Biol.*, **44**(3):342-359.
- CUSHING, D.H. 1981. *Fisheries Biology: a study in population dynamics*. Univ. of Wisconsin Press, Madison.
- DE VLAMING, V. 1983. Oocyte developmental patterns and hormonal involvements among teleosts. In: *Control Processes in Fish Physiology*. J.C.Rankin, T.J.Pitcher & R.T.Duggan, (Ed.). London, Croom Helm. p. 176-199.
- DIAS, J.F. 1989 Estimativa da fecundidade instantânea de *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879). In: *Simpósio sobre Oceanografia, 1, São Paulo/SP, 1989. Resumos*. São Paulo, Instituto Oceanográfico, 1989. p. 34.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- FOUCHER, R.P. & BEAMISH, R.J. 1980. Production of non viable oocytes by Pacific hake (*Merluccius productus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**:41-48.
- GODOY, M.P. dos 1975. *Peixes do Brasil. Subordem Characoidei. Bacia do rio Mogi Guassu*. Piracicaba, Brasil. Editora Franciscana, 4 vols.
- HAY, D.E., BRETT, J.R., BILINSKI, E., SMITH, D.T., DONALDSON, E.M. HUNTER, G.A. & SOLMIE, A.V. 1988. Experimental impoundments of prespawning Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*): effects of feeding and density on maturation, growth, and proximate analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**:388-398.
- HORN, M.H. 1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *Fish. Bull.*, **70**:1295-1297.
- HUNTER, J.R. & GOLDBERG, S.R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, **77**(3):641-652.
- HUNTER, J.R. & LEONG, R. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.*, **79**:215-230.
- HUNTER, J.R. & MACEWICZ, B.J. 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, **83**:119-136.
- ISAAC-NAHUM, V.J. 1981 *Biologia reprodutiva de Micropogonias furnieri (Desmarest, 1823) (TELEOSTEI, SCIAENIDAE)*. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. 157p.
- ISAAC-NAHUM, V.J. & VAZZOLER, A.E.A. de M. 1983. Biologia reprodutiva de *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Teleostei, Sciaenidae). 1. Fator de condição como indicador do período de desova. *Bolm Inst. oceanogr.*, São Paulo, **32**(1):63-69.
- ISAAC-NAHUM, V.J. & VAZZOLER, A.E.A. de M. 1987. Biologia reprodutiva de *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Teleostei, Sciaenidae). 2. Relação gonadossomática, comprimento e peso dos ovários como indicadores do período de desova. *Bolm Inst. oceanogr.*, São Paulo, **35**(2):123-134.
- ISAAC-NAHUM, V.J., VAZZOLER, A.E.A. de M. & ZANETTI-PRADO, E.M. 1983. Estudos sobre estrutura, ciclo de vida e comportamento de *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879), na área entre 22°S e 28°S, Brasil. 3. Morfologia e histologia de ovários e escala de maturidade. *Bolm Inst. oceanogr.*, São Paulo, **32**(1):1-16.
- ISAAC-NAHUM, V.J., CARDOSO, R. de D., SERVO, G. & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. 1988. Aspects of the spawning biology of the Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879) (Clupeidae). *J. Fish Biol.*, **32**:383-396.

- LAEVASTU, T. 1965 *Manual of methods in fishery biology. Research of fish stocks*. FAO, Manual Fish. Sci., n° 1, fasc. 5, sect. 4. 51p.
- Le CREN, E.D. 1958. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *J. Anim. Ecol.*, **27**(2):287-334.
- LIZAMA, M.A.P. & VAZZOLER, A.E.A.de M. 1993. Crescimento em peixes do Brasil: uma síntese comentada. *Rev. UNIMAR*, **15**(supl.):143-174.
- LONGHURST, A.R. & PAULY, D. 1987. *Ecology of tropical oceans*. Academic Press, London. 407p.
- MATSUURA, Y. 1977. O ciclo de vida da sardinha verdadeira. (Introdução à Oceanografia Pesqueira). *Publção esp. Inst. oceanogr.*, São Paulo, **20**:33-60.
- MENEZES, N.A. & VAZZOLER, A.E.A.de M. 1992. Reproductive characteristics of Characiformes. In: W. C. Hamlett (Ed.). *Reproductive biology of South American vertebrates: aquatic and terrestrial*. Springer-Verlag. p. 60-70.
- MORSE, W.W. 1980. Spawning and fecundity of Atlantic Mackerel, *Scomber scombrus*, in the Middle Atlantic Bight. *Fish. Bull. natn. mar. fish. Serv., U.S.*, **78**(1):103-109.
- MUNRO, A.D. 1990. General introduction. In: MUNRO, A.D.; SCOTT, A.P. & LAM, T.J. (Ed.) *Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences*. CRC Press, Florida. 254p.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. *The ecology of fishes*. London, Academic Press. 352p.
- PADCT/CIAMB-UEM 1993. *Relatório anual do projeto "Estudos ambientais da planície de inundação do rio Paraná, no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e o reservatório de Itaipu"*. Universidade Estadual de Maringá. Vol. III.
- PERES-RIOS, E. 1995. *Aspectos reprodutivos de Prionotus punctatus (Bloch, 1797) (Teleostei:Triglidae) na região costeira de Ubatuba, São Paulo, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo. 62p.
- PITT, T.K. 1975. Changes in abundance and certain biological characters of Grand Bank American plaice, *Hypoglossoides platessoides*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32**:1383-1398.
- RIBEIRO, M.C.L.de B. 1983. *As migrações dos jaraquis (Pisces, Prochilodontidae) no rio Negro, Amazonas, Brasil*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas. 192p.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- SCHAEFER, A. 1970. The mathematical basis of stereology. *Gander & Trachsler Mikroskopion 18-19, New Developments and Techniques - Wild Heerburg Ltd., CH. 9435 - Switzerland*, 7:3-13.
- SIMPSON, A.C. 1951. The fecundity of the plaice. *Fish. Invest.*, London, sér. 2, 17(5):27pp.
- STEARNS, S.C. & CRANDALL, R.E. 1984. Plasticity for age and size at sexual maturity: a life-history responses to unavoidable stress. In: Potts, G.W. & Wootton, R.J. (Ed.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. London, Academic Press, p. 13-33.
- SUZUKI, H.I. 1992. *Variações na morfologia ovariana e no desenvolvimento do folículo de espécies de peixes teleósteos da bacia do rio Paraná, no trecho entre a foz do rio Paranapanema e a do rio Iguçu*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. 140p.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. 1971. Diversificação fisiológica e morfológica de *Micropogon furnieri* (Desmarest, 1822), ao sul de Cabo Frio, Brasil. *Bolm Inst. oceanogr.*, São Paulo, 20(2):1-70.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. 1981. *Manual de métodos para estudos biológicos sobre populações de peixes. Crescimento e Reprodução*. Brasília, CNPq. Programa Nacional de Zoologia. 108p.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. 1989. Proposta de método para avaliação da função reprodutiva de comunidades ícticas em ecossistemas marinhos. In: *Simpósio sobre Oceanografia, 1, São Paulo/SP, 1989. Resumos. São Paulo, Instituto Oceanográfico, 1989*. p. 69.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. 1991. Síntese de conhecimentos sobre a biologia da corvina, *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823), da costa do Brasil. *Rev. Atlântica*, Rio Grande, 13(1):55-74.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. 1992. Reprodução de peixes. In: A.A. Agostinho & E. Benedito-Cecílio (Ed.), *Situação atual e perspectivas da Ictiologia no Brasil. Sessão I. Estado atual do conhecimento da Ictiologia no Brasil*. Editora da Universidade Estadual de Maringá. p. 1-17.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. 1976. *Sardinella brasiliensis*: tipo de desova, fecundidade e potencial reprodutivo relativo. I. Área entre 23°40'S e 24°20'S, Brasil. *Bolm Inst. oceanogr.*, São Paulo, 25:131-155.
- VAZZOLER, A.E.A.de M., ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B., SANTORO, E.C. & LIZAMA, M.A.P. 1988. Reprodução de teleósteos demersais em um ecossistema costeiro da região de Ubatuba (23°30'S), São Paulo, Brasil. In: *Simpósio da FURG sobre Pesquisa Pesqueira, Rio Grande/RS, 1988. Resumos. Rio Grande, Fundação Universidade do Rio Grande, 1988*. p. 61.

- VAZZOLER, A.E.A.de M., AMADIO, S.A. & CARACIOLO-MALTA, M.C. 1989a. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XI. Reprodução das espécies do gênero *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) no baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, **49**(1):165-173.
- VAZZOLER, A.E.A.de M., CARACIOLO-MALTA, M.C. & AMADIO, S.A. 1989b. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XII. Indicadores quantitativos do período de desova das espécies do gênero *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, **49**(1):175-181.
- VAZZOLER, A.E.A.de M., PERES, E., FERRAZ DIAS, J. & ROSSI-WONGTSCHWSKI, C.L.D.B. 1989c. Reprodução de *Prionotus punctatus* em ecossistema tropical costeiro do Estado de São Paulo. In: *Simpósio sobre Oceanografia, 1, São Paulo/SP, 1989. Resumos. São Paulo, Instituto Oceanográfico*, 1989. p. 74.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. & AMADIO, S.A. 1990. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XIII. Estrutura e comportamento de cardumes multiespecíficos de *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) do baixo rio Negro, Amazonas, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, **50**(3):537-546.
- VAZZOLER, A.E.A. de M. & AGOSTINHO, A.A. 1991a. Uma nova abordagem da relação gonadossomática aplicada a teleósteos do alto rio Paraná. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia, 9, Maringá/PR, 1991. Resumos. Universidade Estadual de Maringá, Maringá/PR*, 1991. p. 51.
- VAZZOLER, A.E.A. de M. & AGOSTINHO, A.A. 1991b. Utilização dos distintos ambientes do alto rio Paraná pelas comunidades de teleósteos. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia, 9, Maringá/PR, 1991. Resumos. Universidade Estadual de Maringá, Maringá/PR*, 1991. p. 52.
- VAZZOLER, A.E.A.de M.; AGOSTINHO, A.A. & SUZUKI, H.I. 1991. Estimativas de L_{50} e L_{100} para 80 espécies de teleósteos do alto rio Paraná. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia, 9, Maringá/PR, 1991. Resumos. Universidade Estadual de Maringá, Maringá/PR*, 1991. p. 55.
- VAZZOLER, A.E.A.de M. & MENEZES, N.A. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Rev. Brasil. Biol.*, **52**(4):627-640.
- VAZZOLER, A.E.A.de M., OTAKE, V., LIZAMA, M.A.P. & AGOSTINHO, A.A. 1993a. Comunidades ícticas dominantes na planície de inundação do alto rio Paraná, região de Porto Rico/PR-Nova Andradina/MS. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia, 10, São Paulo/SP, 1993. Resumos. Universidade de São Paulo, IOUSP, São Paulo/SP*, 1993. p. 209.

Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática

- VAZZOLER, A.E.A.de M., LIZAMA, M.A.P., OTAKE, V. & AGOSTINHO, A.A. 1993b. Avaliação da função reprodutiva da comunidade íctica dominante na planície de inundação do alto rio Paraná. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia*, 10, São Paulo/SP, 1993. Resumos. São Paulo, Universidade de São Paulo, IOUSP, São Paulo/SP, 1993. p. 132.
- VAZZOLER, A.E.A.de M., ALMEIDA, V.L.L. & HAHN, N.S. 1995. Assincronia reprodutiva entre piscívoros e outras guildas tróficas. In: *Encontro Brasileiro de Ictiologia*, 11, Campinas/SP, 1995. Resumos. Campinas, Pontifícia Universidade Católica, IB, Campinas/SP, 1995. p. G-7.
- WALLACE, R.A. & SELLMAN, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *American Zoologist*, 21(2):325-343.
- WEIBEL, E.R. & GOMES, D.M. 1962. A principle for counting tissue structures on random sections. *J. Appl. Physiol.*, 17:343-348.
- WEST, G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41:199-222.
- WINEMILLER, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.
- WOOTTON, R.J. 1973. Effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, 5:683-688.
- WOOTTON, R.J. 1989. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. In: G.W., POTTS & M.N. WOOTTON (Ed.) *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press, London. 410p.
- WOOTTON, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. London-New York, Chapman and Hall. 404p.
- YAMAMOTO, K. 1956. Studies on the formation of fish eggs. Annual cycle in the development of the ovarian eggs in the flounder, *Lipsetta obscura*. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ.*, S. IV, Zoology, 12:362-373.