



## Gametogênese de peixes: aspectos relevantes para o manejo reprodutivo

*Gametogenesis in Fish: relevant aspects for the reproductive management*

I. Quagio-Grassiotto<sup>1</sup>, D.D. Wildner, R. Ishiba

Depto. de Morfologia, IBB, UNESP, Botucatu, SP, Brasil.

<sup>1</sup>Correspondência: [iraniqg@ibb.unesp.br](mailto:iraniqg@ibb.unesp.br)

### Resumo

Na maioria dos peixes Teleostei, a gametogênese é um evento cíclico e sazonal. A renovação dos gametas, seu desenvolvimento, diferenciação, maturação e liberação provocam várias alterações nas características das gônadas ao longo dos ciclos reprodutivos anuais. Essas alterações são utilizadas para reconhecer fases nos ciclos reprodutivos. O reconhecimento dessas fases constitui um dos parâmetros aplicados na gestão dos recursos pesqueiros. Este trabalho apresenta uma recente proposta de reconhecimento das fases reprodutivas desenvolvida para os Perciformes adaptada para os Ostariophysi neotropicais (Siluriformes e Characiformes). Soma-se a isso uma breve descrição da gametogênese nos peixes Teleostei.

**Palavras-chave:** fases reprodutivas, fêmeas, gametogênese, machos, peixes.

### Abstract

*In most of Teleostei fish gametogenesis is a cyclical and seasonal event. The renewal of the gametes, their development, differentiation, maturation and release provoke many alterations of gonadal features along the annual reproductive cycles. These alterations are used to recognize phases of the reproductive cycles. The recognition of these phases constitutes one of the parameters applied to the management of fisheries resources. Herein a recent proposal of the recognition of the reproductive phases in the Perciformes is exposed and its adaptation to the Neotropical Ostariophysi (Siluriformes and Characiformes) is provided. In addition, the gametogenesis in the Teleostei fish is briefly described.*

**Keywords:** female, fish, gametogenesis, male, reproductive phases.

### Introdução

Na maioria dos Teleostei, o desenvolvimento gonadal é cíclico e sazonal. Ao longo de cada ciclo reprodutivo, a renovação das células germinativas, sua diferenciação, desenvolvimento, maturação e liberação resultam em alterações gonadais que caracterizam diferentes fases reprodutivas. O reconhecimento das fases reprodutivas constitui um dos parâmetros utilizados no gerenciamento dos recursos pesqueiros e consequente manejo reprodutivo das espécies (Lowere-Barbieri et al., 2011 para revisão). Os estágios do desenvolvimento oocitário e da espermatogênese estão na base da caracterização das fases reprodutivas, bem como o aspecto da gônada em si (Brown-Peterson et al., 2011 para revisão).

### A origem dos gametas nos peixes teleósteos

Nas fêmeas e machos dos teleósteos, a gametogênese tem início no epitélio germinativo (epitélio das lamelas ovarianas ou epitélio dos túbulos seminíferos, respectivamente) a partir das oogônias ou espermatogônias (Grier, 2002). Ambas, oogônia-A indiferenciada (Fig. 2A), envolta pelos processos citoplasmáticos das células epiteliais pré-foliculares (Quagio-Grassiotto et al., 2011), e espermatogônia-A (Fig. 1A-B), envolta pelos processos citoplasmáticos das células de Sertoli (ver Schulz et al., 2010 para revisão), têm uma distribuição descontínua no epitélio germinativo. É a auto-renovação (por mitose) dessas gônias indiferenciadas que garante a produção contínua dos gametas nas fêmeas, bem como nos machos (Fig. 1C), dos peixes teleósteos (Schulz et al., 2010; Quagio-Grassiotto et al., 2011). As oogônias e espermatogônias resultantes das divisões mitóticas são progressivamente envoltas pelas células pré-foliculares (Fig. 2B, G) (Nakamura et al., 2010, 2011; Quagio-Grassiotto et al., 2011) e pelas células de Sertoli (Schulz et al., 2010), respectivamente, formando cistos. Dentro dos cistos das fêmeas e dos machos, as agora oogônias-B diferenciadas (Fig. 2C) e as gerações das espermatogônias-A indiferenciadas e B diferenciadas (Fig. 1D) dividem-se por mitose, formando um conjunto de células interconectadas, denominado de cisto da linhagem germinativa nas fêmeas (Pepling et al., 1999) e de espermatocisto nos machos (ver Grier e Uribe-Aranzábal, 2009 para revisão). Após um determinado número de ciclos mitóticos, ainda no interior dos cistos, as oogônias-B diferenciadas, bem como a última geração de espermatogônias-B diferenciadas, entram em meiose, dando origem aos oócitos (Fig. 2D-E, H-I) e

aos espermatócitos (Fig. 1E-F), respectivamente, os quais permanecem interconectados por pontes citoplasmáticas (Schulz et al., 2010; Quagio-Grassiotto et al., 2011).

Nas fêmeas, a meiose progride e estaciona em diplóteno tardio, quando as pontes citoplasmáticas são quebradas pelas células pré-foliculares, com consequente individualização dos oócitos (Quagio-Grassiotto et al., 2011), originando os folículos ovarianos (Fig. 2F, J). Por sua vez, as células, agora foliculares, sintetizam sua própria membrana basal (França et al., 2010), que permanece unida por certa extensão à membrana basal do epitélio lamelar. Células oriundas do estroma ovariano envolvem os folículos formando a teca. É no interior dos folículos, segregado do estroma ovariano pela membrana basal, que os oócitos se desenvolvem (Fig. 3A-C), acumulam vitelo (Fig. 3D-E) e maturam (Fig. 3F; Grier et al., 2009; Quagio-Grassiotto et al., 2009; Nakamura et al., 2010). A meiose é retomada no final da maturação e só se completa com a fertilização. A ovulação ocorre pelo local da membrana basal compartilhado pelo folículo ovariano e pelo epitélio lamelar.

Já nos machos, na maioria dos peixes teleosteos, a meiose se completa no interior dos cistos, bem como a diferenciação dos gametas (Grier e Uribe-Aranzábal, 2009; Schulz et al., 2010). Em algumas espécies, a espermatogênese é semicística, os cistos se abrem ao final da meiose e os espermatócitos são liberados no compartimento luminal do testículo, no qual a espermiogênese se completa (ver Jamieson, 2009 para revisão). A abertura dos cistos pode ocorrer também durante a espermiogênese, e a diferenciação final das espermátides (Fig. 1G) se completa no compartimento luminal (Quagio-Grassiotto et al., 2012). Nos machos, independentemente do tipo de espermatogênese (cística ou semicística), todo o desenvolvimento dos gametas acontece segregado do compartimento intersticial dos testículos pela membrana basal (Fig. 1H; Grier e Uribe-Aranzábal, 2009; Schulz et al., 2010).

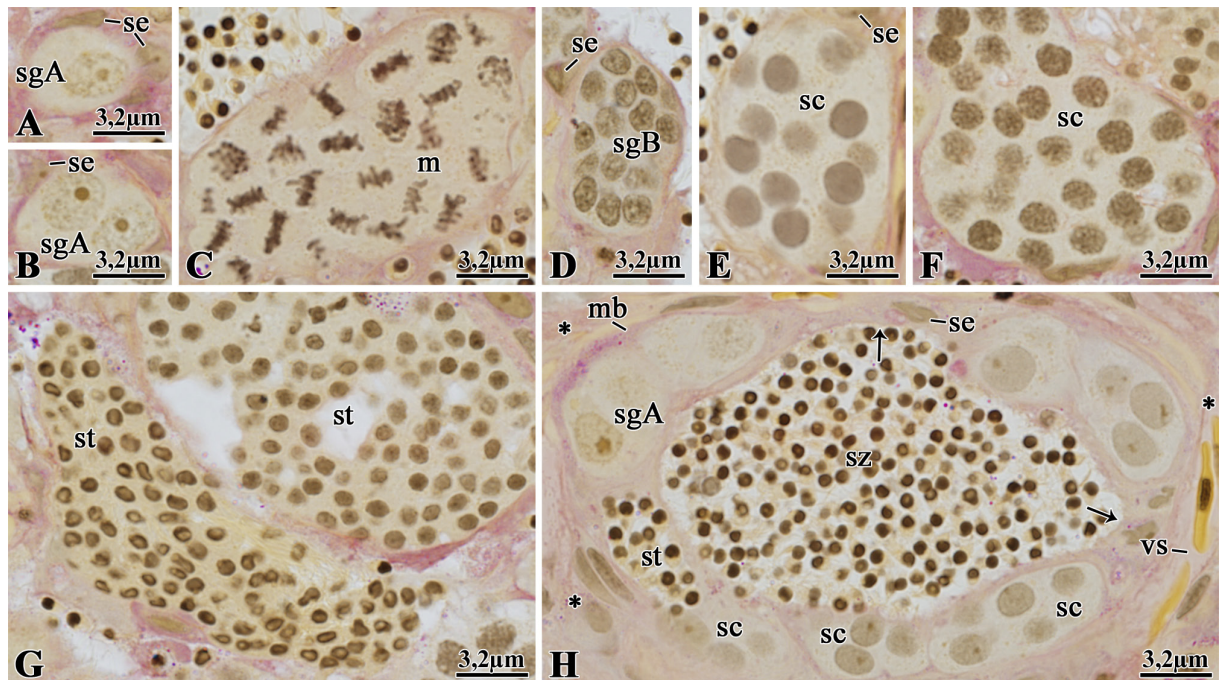


Figura 1. Caracterização das células germinativas masculinas em *Hoplias malabaricus*. **A)** Espermatogônia-A isolada no epitélio germinativo, envolta pelas células de Sertoli. **B)** Cisto de espermatogônia-A. **C)** Cisto contendo espermatogônias em divisão mitótica. **D)** Cisto de espermatogônias-B. Notar a menor dimensão e o núcleo mais basofílico destas comparadas à espermatogônia-A. **E)** Nos cistos, o padrão de cromatina caracteriza as diferentes etapas da meiose nos espermatócitos. Em leptóteno, o núcleo é pouco basofílico, com cromatina finamente granular. **F)** Com o avanço da meiose, nos espermatócitos em paquíteno, o núcleo torna-se progressivamente mais basofílico e a granulação da cromatina mais grosseira. **G)** Cistos contendo espermátides em diferenciação. **H)** Corte transversal de um túbulo seminífero apresentando cistos contendo diferentes células germinativas. Notar os espermatozoides ao centro, no compartimento luminal. **m**=divisão mitótica; **mb**=membrana basal; **sc**=espermatócitos; **se**=célula de Sertoli; **sgA**=espermatogônia-A; **sgB**=espermatogônia-B; **st**=espermátides; **sz**=espermatozoide; **vs**=vaso sanguíneo; **\***=compartimento intersticial; **↑**=epitélio germinativo descontínuo. Coloração: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.

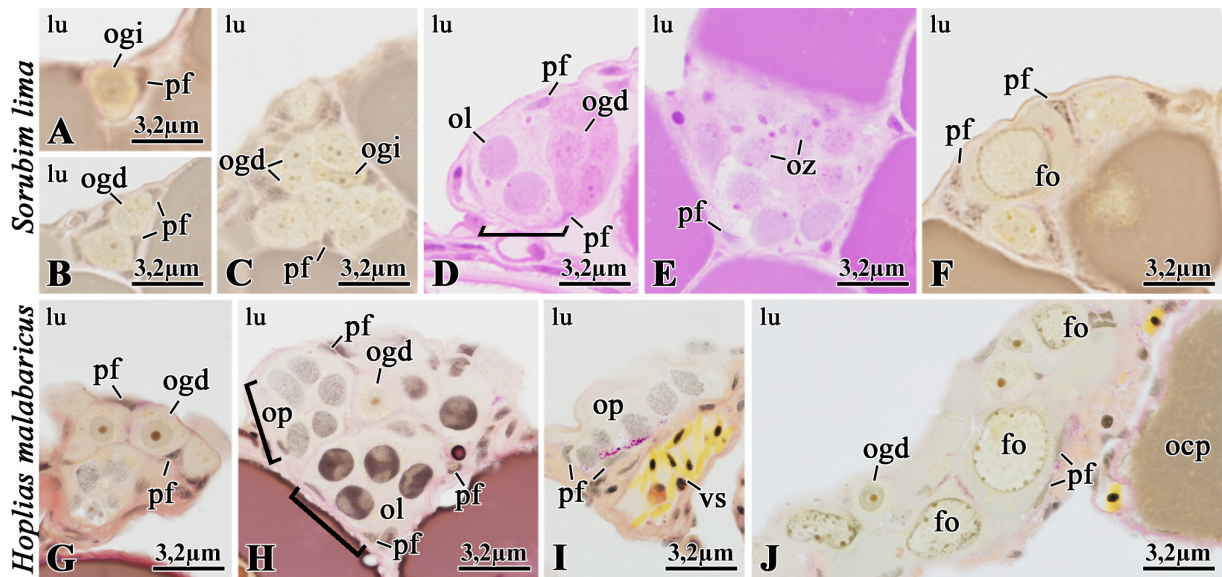


Figura 2. Foliculogênese e caracterização das células germinativas femininas iniciais em *Sorubim lima* e *Hoplias malabaricus*. A-F) *Sorubim lima*. A) Oogônia indiferenciada, envolta pelas células pré-foliculares e isolada no epitélio germinativo. Notar o núcleo basofílico com contorno irregular. B) Ninho de oogônias diferenciadas. Notar o núcleo volumoso, pouco basofílico, com contorno regular e esférico. C) Oogônia indiferenciada e oogônias diferenciadas coexistem num mesmo ninho. Notar a presença de células pré-foliculares entre algumas oogônias. D) Com a entrada em meiose, cisto germinativo de oócitos em leptóteno (entre colchetes), juntamente com oogônias diferenciadas, podem coexistir num mesmo ninho. Em leptóteno, o núcleo é pouco basófilo, com cromatina finamente granular. E) Com o avanço da meiose, nos oócitos em zigóteno, o núcleo torna-se progressivamente mais basofílico e a granulação da cromatina mais grosseira. F) O diplóteno é detectado pela condensação perinuclear da cromatina formando um anel basofílico internamente ao envoltório nuclear. G-J) *Hoplias malabaricus*. G) Ninho contendo oogônias diferenciadas. H) Cistos germinativos (entre colchetes) de oócitos em leptóteno e paquíteno podem coexistir com oogônias num mesmo ninho. Notar as células pré-foliculares delimitando os cistos. I) Ninho com oócito em paquíteno. Nestes, a cromatina apresenta aspecto filamentososo devido ao pareamento dos cromossomos homólogos. J) Ao final de paquíteno e início de diplóteno, os oócitos são individualizados pelas células pré-foliculares que rompem os cistos, formando os folículos ovarianos. Os oócitos, no interior dos folículos, apresentam múltiplos nucléolos, que se dispõem periféricamente, junto ao envoltório nuclear, e citoplasma levemente basofílico devido ao início do acúmulo de RNA. No interior dos folículos, os oócitos se desenvolvem e a meiose é retomada ao final da maturação. fo=folículo ovariano; lu=lúmen; ocp=oócito em crescimento primário; ogd=oogônia diferenciada; ogi=oogônia indiferenciada; ol=oócito em leptóteno; op=oócito em paquíteno; oz=oócito em zigóteno; pf=célula pré-folicular; vs=vaso sanguíneo; [=cisto germinativo. Coloração: A-C, F-J: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow; D-E: hematoxilina+eosina.



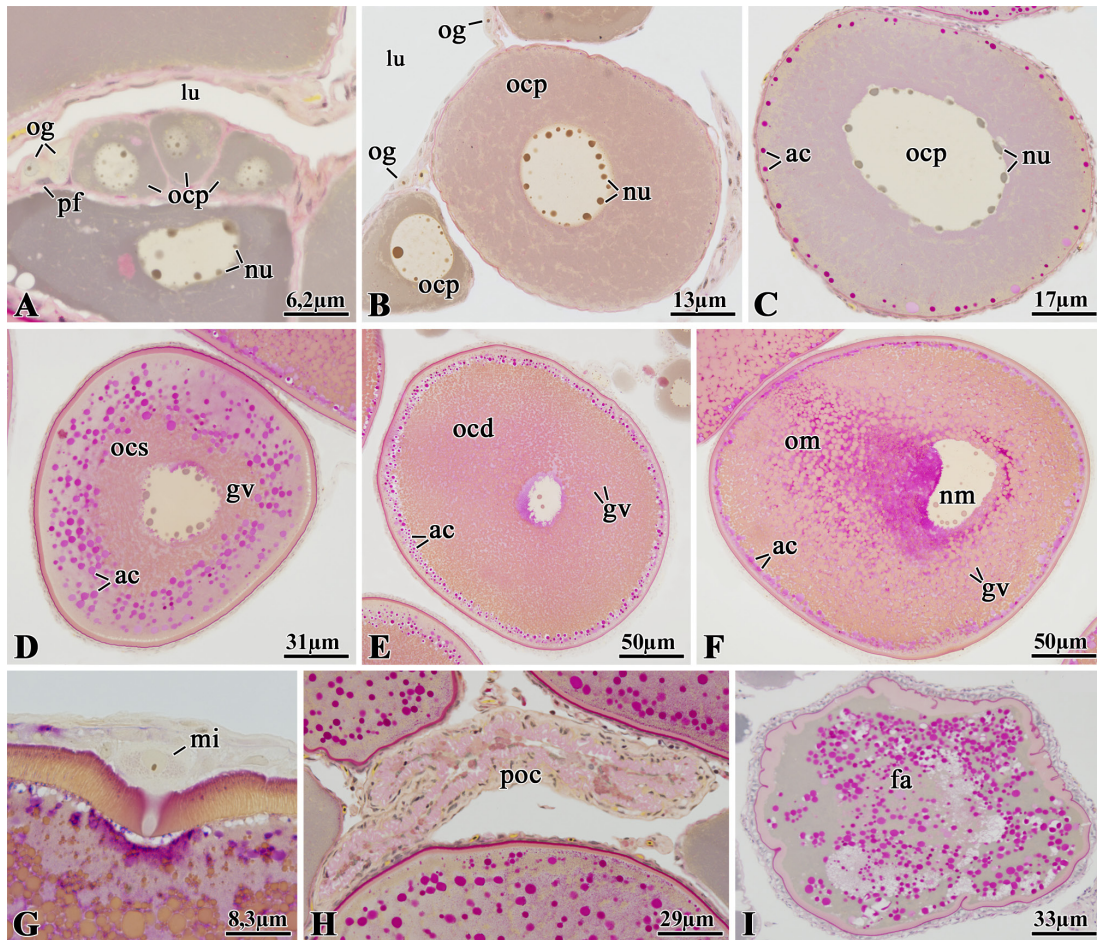


Figura 3. Desenvolvimento oocitário em *Hoplias malabaricus*. **A)** Oócitos em crescimento primário, com citoplasma progressivamente mais basofílico. Notar as oogônias no epitélio lamelar. **B)** Os oócitos avançam no crescimento primário, permanecendo conectados ao epitélio lamelar. Nestes, o citoplasma torna-se menos basofílico e surgem ranhuras decorrentes da multiplicação e dispersão das organelas membranosas. Oogônias continuam a ser observadas. **C)** Oócito ao final do crescimento primário com alvéolos corticais em formação. **D)** Oócito em crescimento secundário com início de deposição de vitelo. Notar o aumento dos alvéolos corticais. **E)** Oócito completamente desenvolvido, com núcleo ligeiramente excêntrico e citoplasma repleto de grânulos de vitelo. Os alvéolos corticais dispõem-se na periferia do oócito. **F)** Oócito em maturação. Notar a migração do núcleo ao polo animal da célula. **G)** Detalhe da célula micropilar. Esta permanece no complexo folicular após a ovulação do oócito, liberando a micrópila. A micrópila é a região pela qual o espermatozoide penetra no oócito no momento da fecundação, desencadeando a finalização da meiose. **H)** Complexo folicular pós-ovulatório constituído pelas células foliculares, juntamente com a membrana basal e células da teca. **I)** Oócitos não liberados na desova entram em atresia e são totalmente absorvidos. **ac**=alvéolo cortical; **fa**=folículo atrésico; **gv**=grânulo de vitelo; **lu**=lúmen; **mi**=célula micropilar; **nm**=núcleo migrando; **nu**=nucléolo; **ocd**=oócito completamente desenvolvido; **ocp**=oócito em crescimento primário; **ocs**=oócito em crescimento secundário; **og**=oogônia; **om**=oócito em maturação; **pf**=célula pré-folicular; **poc**=complexo folicular pós-ovulatório. Coloração: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.

### As fases reprodutivas

Resultante de um extenso trabalho de revisão na área, Brown-Peterson et al. (2011) apresentam uma proposta para caracterização das fases reprodutivas dos teleósteos, a qual reúne os aspectos macro e microscópicos das gônadas ao longo do ciclo reprodutivo. Nessa proposta, são reconhecidas 4 fases sequenciais ao longo do ciclo reprodutivo dos indivíduos aptos à reprodução: Desenvolvimento; Apto à Desova/Liberação de Esperma; Regressão e Regeneração. Gônadas *Imaturas* seriam, conforme esses critérios, aquelas dos indivíduos que ainda não estão aptos para a reprodução, isto é, ainda fora do ciclo reprodutivo porque jovens. Apesar de a proposta de Brown-Peterson et al. (2011) ter sido primariamente desenvolvida para os Perciformes marinhos, é facilmente adaptável para os Teleostei em geral.

No presente trabalho, as correspondências das denominações das fases reprodutivas, segundo Brown-Peterson et al. (2011), para as denominações anteriormente utilizadas e a caracterização histológica delas, foram transcritas, traduzidas, adaptadas e ilustradas para os Ostariophysi (Tab. 1 e 2), utilizando-se um representante da



ordem Characiformes, o Eythrinidae *Hoplias malabaricus*, e um representante da ordem Siluriformes, o Pimelodidae *Sorubim lima*.

Tabela 1. Fases reprodutivas dos machos. Descrição geral das fases dos ciclos reprodutivos em peixes. O tempo de cada fase é espécie-dependente. Esquemas da classificação histológica desenvolvida de espécies individuais podem ser adicionados como subfases dentro de cada fase definida. Alguns critérios listados para as fases podem variar dependendo da espécie, estratégia reprodutiva ou temperatura da água.

Fase	Terminologia anterior	Características macroscópicas e microscópicas
<i>Imaturo:</i> Nunca liberou esperma.	Imaturo, virgem.	Testículos pequenos, translúcidos e filiformes. Somente espermatogônias indiferenciadas presentes. Lúmen dos túbulos imperceptível.
<i>Desenvolvimento:</i> Testículos começando a crescer e a desenvolver.	Em maturação, desenvolvimento inicial, maturação inicial, amadurecimento.	Testículos pequenos, mas facilmente identificáveis. Início da espermatogênese e formação dos espermatocistos. Espermatogônias diferenciadas, espermatócitos primários, espermatócitos secundários, espermátides iniciais e mesmo finais podem estar presentes no interior dos espermatocistos. Espermatozoides presentes no lúmen dos túbulos seminíferos ou ductos espermáticos. Epitélio germinativo contínuo ao longo de todo o testículo (Fig. 4A-B, 5A-B).  <i>Subfase “Desenvolvimento inicial”</i> Apenas espermatogônias e espermatócitos primários presentes nos espermatocistos.
<i>Apto a liberar esperma:</i> Os peixes encontram-se aptos para liberar esperma neste ciclo, tanto em termos de desenvolvimento como fisiológicos.	Desenvolvimento tardio, maturação intermediária, maturação final, maduro, parcialmente esgotado, maturando, maduro, liberando esperma.	Testículos grandes, firmes e opacos. Espermatozoides presentes no lúmen dos lóbulos/túbulos seminíferos e/ou ductos espermáticos. Todos os estágios da espermatogênese (espermatogônias, espermatócitos, espermátides) podem estar presentes nos espermatocistos ao longo do epitélio seminífero/germinativo que pode ser contínuo ou descontínuo (Fig. 4C-D, 5C-D). Características do epitélio germinativo nessa fase: <i>Inicial</i> , epitélio contínuo ao longo de todo o testículo; <i>Intermediária</i> , epitélio descontínuo nas proximidades do ducto espermático; <i>Final</i> , epitélio descontínuo por todo o testículo.  <i>Subfase “Liberação ativa de esperma”</i> Esperma liberado sob suave pressão do abdômen.
<i>Regressão:</i> Término da liberação de esperma.	Esgotado, regressão, pós-liberação de esperma, recuperação.	Testículos pequenos e flácidos, esperma não liberado sob pressão. Presença de espermatozoides residuais no lúmen dos túbulos seminíferos e/ou ductos espermáticos. Espermatocistos contendo espermátides não liberadas, dispersos pelo epitélio seminífero. Proliferação das espermatogônias e regeneração do epitélio germinativo podem ter início (Fig. 4E-F, 5E-F).
<i>Regeneração:</i> Maduro sexualmente, reprodutivamente inativo.	Em repouso, regredido, em recuperação, inativo.	Testículos pequenos, filiformes. Lúmen dos túbulos seminíferos não detectável ou discreto. Espermatogônias em proliferação por todo testículo. Epitélio seminífero contínuo. Espermatocistos podem estar ausentes. Espermatozoides residuais ocasionalmente presentes no lúmen dos lóbulos/túbulos seminíferos e ducto espermático (Fig. 4G-H, 5G-H).

Adaptado de Brown-Peterson et al. (2011).



Nos machos, a caracterização histológica das fases reprodutivas tem por base as alterações que ocorrem no epitélio dos túbulos seminíferos ao longo do ciclo reprodutivo, considerando a presença ou ausência de espermatocistos e o tipo de células germinativas contidas nos espermatocistos presentes (Fig. 1H) Quando o epitélio seminífero está totalmente tomado pelos espermatocistos, ele é dito contínuo. Conforme a gônada se desenvolve e a espermatogênese avança e se completa, os espermatocistos se abrem para liberar os espermatozoides. Como resultado da não reposição dos espermatocistos, o epitélio passa, gradualmente, a ser formado apenas pelas células de Sertoli e, nesse caso, é dito descontínuo (Brown-Peterson et al., 2002; Grier e Uribe-Aránzabal, 2009; Brown-Peterson et al., 2011).

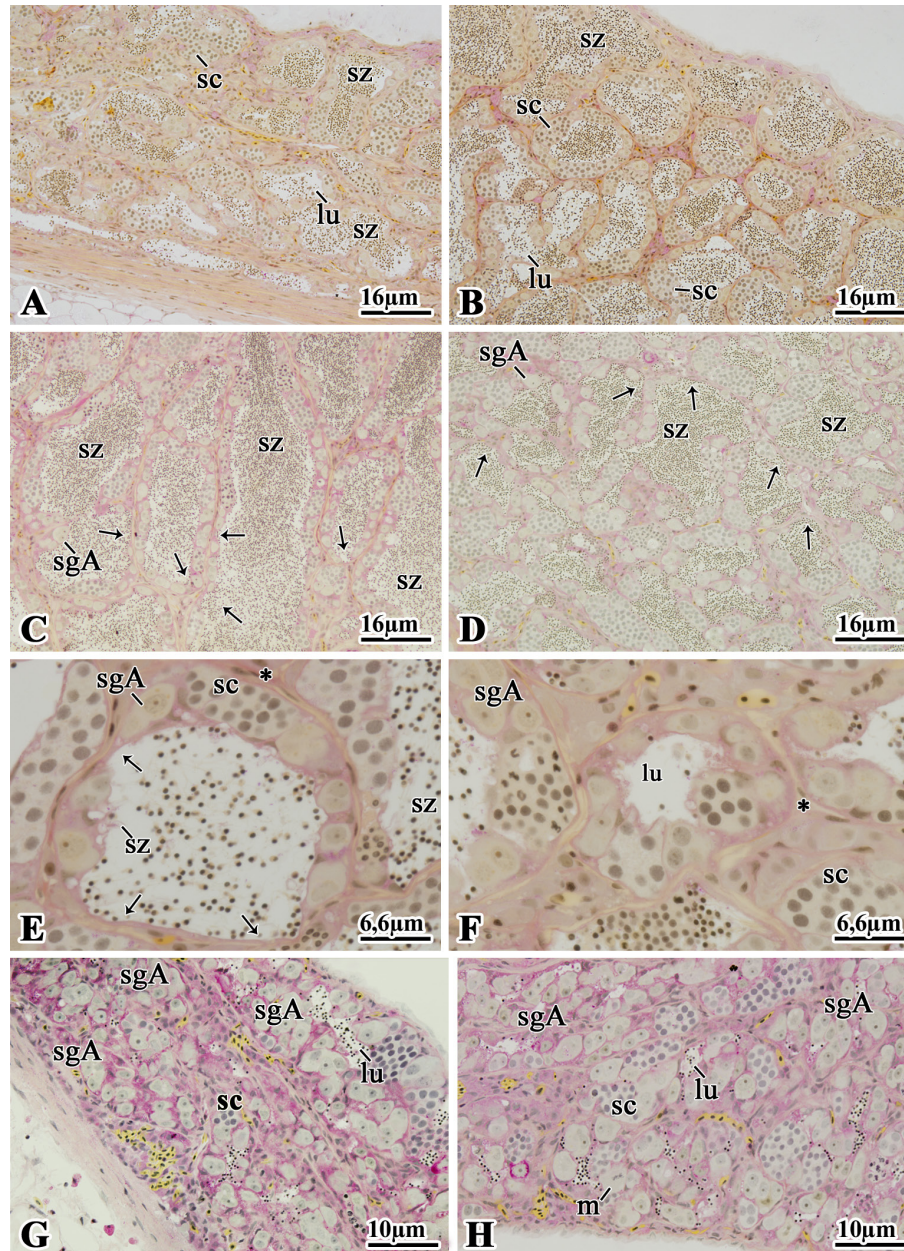


Figura 4. Fases reprodutivas dos machos de *Hoplias malabaricus*. **A-B)** Fase de *Desenvolvimento*. Notar o aumento do número de espermatocistos, epitélio germinativo contínuo por toda a extensão dos túbulos seminíferos. Lúmen dos túbulos dilatado acumulando espermatozoides. **C-D)** Fase *Apto a liberar esperma*. Epitélio germinativo descontínuo (seta) e lúmen dos túbulos dilatado totalmente preenchido pelos espermatozoides. **E-F)** Fase de *Regressão*. Lúmen dos túbulos dilatado contendo espermatozoides residuais que serão fagocitados pelas células de Sertoli. **G-H)** Fase de *Regeneração*. Notar a grande quantidade de espermatogônias presentes, algumas delas em divisão mitótica. Lúmen dos túbulos não detectável ou, em algumas regiões, discreto, contendo poucos espermatozoides residuais. **lu**=lúmen; **m**=divisão mitótica; **sc**=espermatócitos; **sgA**=espermatogônia-A; **sz**=espermatozoides; **\***=compartimento intersticial; **↑**=epitélio germinativo descontínuo. Coloração: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.



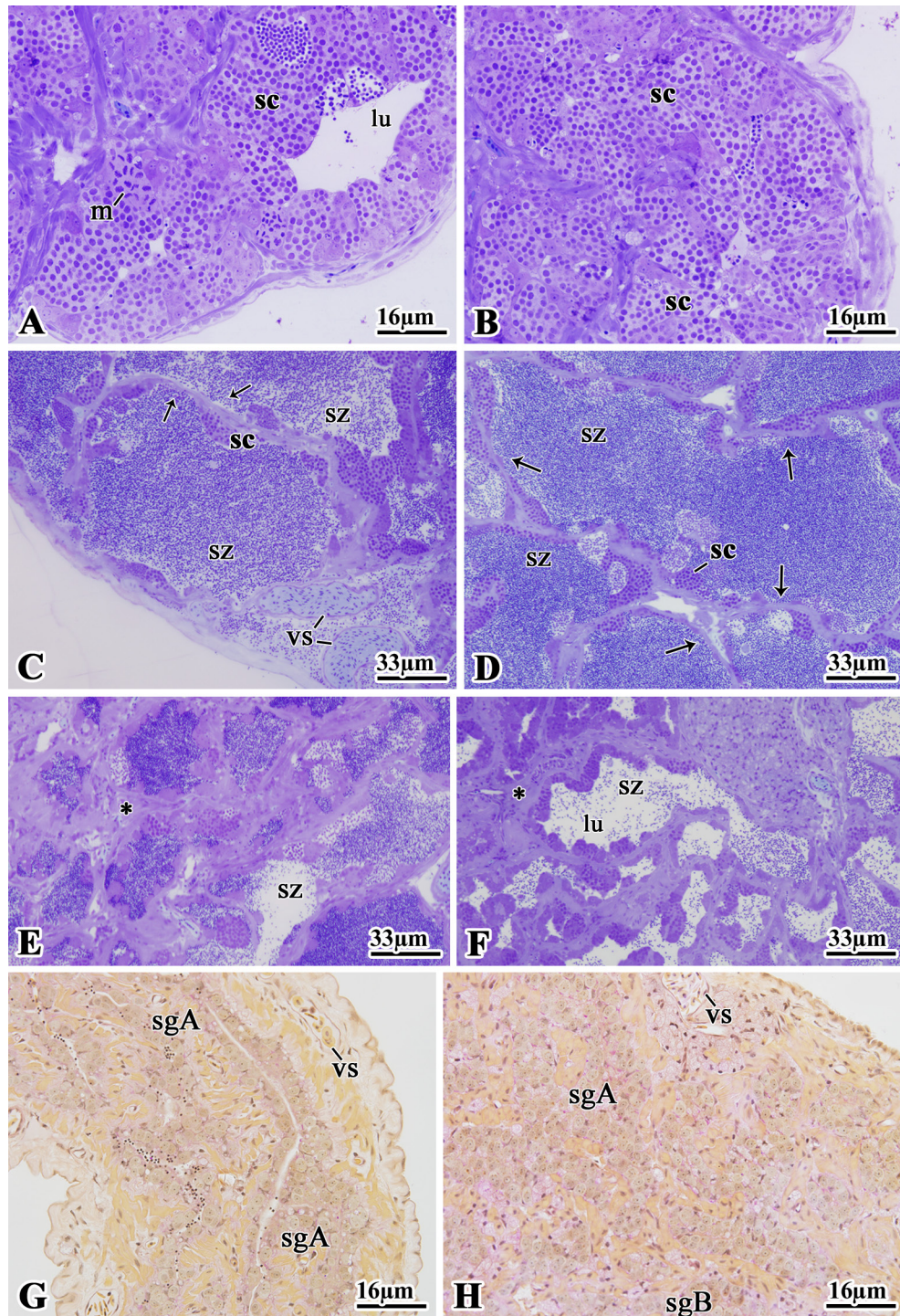


Figura 5. Fases reprodutivas dos machos de *Sorubim lima*. **A-B)** *Desenvolvimento*. Notar o epitélio germinativo contínuo por toda a extensão dos túbulos seminíferos com lúmen dilatado. **C-D)** *Apto a liberar esperma*. Epitélio germinativo descontínuo (seta) e lúmen dos túbulos dilatado totalmente preenchido pelos espermatozoides. Vasos sanguíneos de grande calibre são observados. **E-F)** *Regressão*. Lúmen dos túbulos dilatado contendo espermatozoides residuais que serão fagocitados pelas células de Sertoli. **G-H)** *Regeneração*. Notar a grande quantidade de espermatogônias presentes. Lúmen dos túbulos não detectável ou discreto e vasos sanguíneos de calibre médio podem estar presentes. **lu**=lúmen; **m**=divisão mitótica; **sc**=espermatócitos; **sgA**=espermatogônia-A; **sgB**=espermatogônia-B; **sz**=espermatozoides; **vs**=vaso sanguíneo; **\***=compartimento intersticial; **↑**=epitélio germinativo descontínuo. Coloração: **A-F**: azul de toluidina; **G-H**: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.

Em comparação com os machos, o epitélio germinativo que margeia as lamelas ovarianas é sempre descontínuo ao longo do ciclo reprodutivo das fêmeas, uma vez que as oogônias encontram-se dispersas no epitélio lamelar, bem como os sítios resultantes da sua proliferação por mitose e entrada em meiose. Os



agregados celulares que se formam nesses sítios de proliferação são conhecidos como ninhos e neles podem conviver oogônias indiferenciadas, cistos contendo oogônias diferenciadas e aqueles contendo os oócitos profásicos iniciais (Fig. 2D, G-H). Por esta razão, a caracterização das fases reprodutivas nas fêmeas não utiliza os mesmos critérios aplicados aos machos. Consequentemente, as fases reprodutivas nas fêmeas são definidas principalmente com base nos estágios do desenvolvimento oocitário (Taylor et al., 1998; Brown-Peterson et al., 2011).

Tabela 2. Fases reprodutivas das fêmeas. Descrição geral das fases dos ciclos reprodutivos em peixes. O tempo de cada fase é espécie-dependente. Esquemas da classificação histológica desenvolvida de espécies individuais podem ser adicionados como subfases dentro de cada fase definida. Alguns critérios listados para as fases podem variar dependendo da espécie, estratégia reprodutiva ou temperatura da água.

Fase	Terminologia anterior	Características macroscópicas e microscópicas
<i>Imaturo:</i> Nunca desovado.	Imaturo, virgem.	Ovários pequenos, muitas vezes claros, vasos sanguíneos não distinguíveis. Apenas oogônias e oócitos pré-vitelogênicos em crescimento primário presentes, sem atresia. Parede do ovário fina e pouco espaço entre os oócitos.
<i>Desenvolvimento:</i> Ovários em início ou em desenvolvimento, não prontos para desova.	Em maturação, desenvolvimento inicial, maturação inicial, maturação intermediária, amadurecimento, pré-vitelogênico.	Ovários em expansão, vasos sanguíneos tornando-se mais evidentes. Oócitos em crescimento primário; com alvéolos corticais e em início de vitelogênese presentes. Não evidência de folículos desovados ou oócitos completamente desenvolvidos. Alguns oócitos atrésicos podem estar presentes (Fig. 6A-B, 7A-B).  <i>Subfase "Desenvolvimento inicial":</i> Apenas oócitos em crescimento primário e aqueles com alvéolos corticais estão presentes. Em espécies com <i>fecundidade indeterminada</i> : oócitos em vitelogênese intermediária estão presentes.
<i>Apto à desova:</i> Os peixes encontram-se aptos para desovar neste ciclo, tanto em termos de desenvolvimento como fisiológicos.	Maduro, desenvolvimento tardio, maturação tardia, totalmente maduro, grávida, vitelogênese, totalmente desenvolvido, parcialmente esvaziado, pré-desova, ovulado, desovando.	Ovários grandes, vasos sanguíneos evidentes. Oócitos individuais visíveis macroscopicamente. Presença de oócitos vitelogênicos finais/completamente desenvolvidos. Algumas atresias e folículos desovados tardios podem estar presentes. Em espécies de <i>Fecundidade determinada</i> : Predominância de oócitos vitelogênicos finais (Fig. 7C-D). Em espécies de <i>Fecundidade indeterminada</i> : Prevelem os oócitos vitelogênicos intermediários e finais (com ou sem evidência de desova anterior/presença de folículos pós-ovulatórios); ou oócitos vitelogênicos iniciais com evidência de desova anterior (presença de folículos pós-ovulatórios; Fig. 6D).  <i>Subfase "Desova ativa":</i> Presença de oócitos em maturação final, ovulando ou folículos pós-ovulatórios. Não ocorre hidratação intrafolicular (Fig. 6C, 7E-F).
<i>Regressão:</i> Término da desova.	Esgotado, regressão, pós-desova, recuperação.	Ovários flácidos, vasos sanguíneos proeminentes. Folículos atrésicos e folículos pós-ovulatórios presentes. Oócitos com alvéolos corticais e/ou em vitelogênese podem estar presentes (Fig. 6E-F, 7G-H).
<i>Regeneração:</i> Maduro sexualmente, reprodutivamente inativo.	Em repouso, regredido, em recuperação, inativo.	Ovários pequenos, parede ovariana espessa, vasos sanguíneos reduzidos. Presença apenas de oogônias, oócitos profásicos iniciais e oócitos pré-vitelogênicos em crescimento primário. Vasos sanguíneos dilatados, folículos atrésicos ou folículos pós-ovulatórios em degeneração podem estar presentes (Fig. 6G-H, 7I-J).

Adaptado de Brown-Peterson et al. (2011)



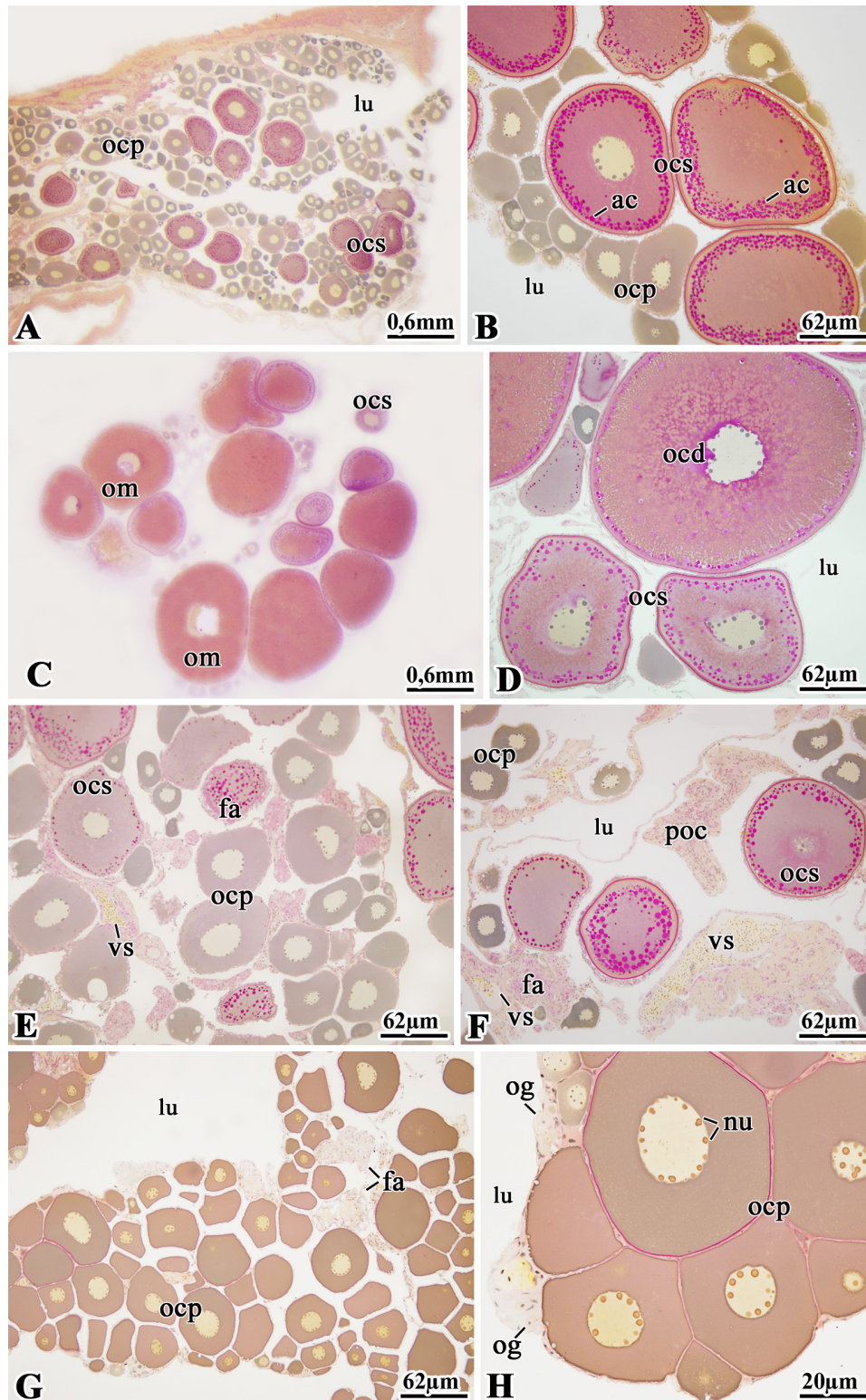


Figura 6. Fases reprodutivas das fêmeas de *Hoplias malabaricus*. **A-B) Desenvolvimento**. Notar a presença de oócitos em crescimento secundário. **C-D) Apto à desova**. Presença de oócitos completamente desenvolvidos, ou oócitos em maturação (*subfase "Desova ativa"*). Oócitos em crescimento primário e secundário também estão presentes. **E-F) Regressão**. Folículos atrésicos estão presentes, bem como vasos sanguíneos de grande calibre e oócitos em crescimento secundário. **G-H) Regeneração**. Presença apenas de oócito em crescimento primário. Algumas atresias, num estágio avançado de absorção, também podem estar presentes. **ac**=alvéolo cortical; **fa**=folículo atrésico; **lu**=lúmen; **nu**=nucléolo; **ocd**=oócito completamente desenvolvido; **ocp**=oócito em crescimento primário; **ocs**=oócito em crescimento secundário; **og**=oogônia; **om**=oócito em maturação; **poc**=complexo folicular pós-ovulatório. **vs**=vaso sanguíneo. Coloração: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.



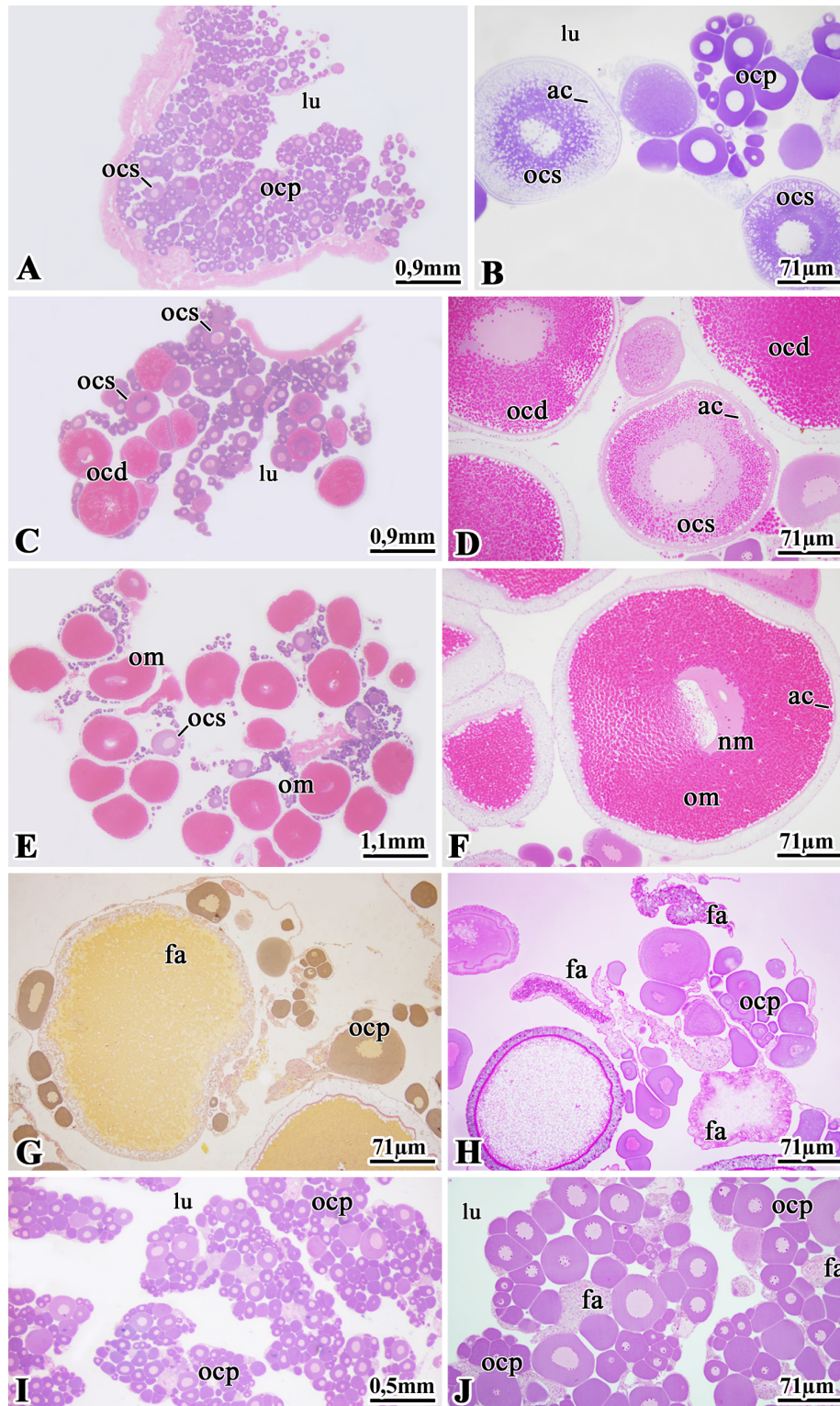


Figura 7. Fases reprodutivas das fêmeas de *Sorubim lima*. **A-B) Desenvolvimento**. Notar a presença de oócitos em crescimento secundário com alvéolos corticais. **C-D) Apto à desova**. Presença de oócitos completamente desenvolvidos com núcleo excêntrico. Oócitos em crescimento primário e secundário também estão presentes. **E-F) Subfase "Desova ativa"**. Presença de oócitos em maturação. Notar o núcleo migrando para a periferia. **G-H) Regressão**. Folículos atrésicos estão presentes em vários estágios de absorção. Oócitos em crescimento secundário ausentes. **I-J) Regeneração**. Presença apenas de oócito em crescimento primário. Algumas atresias, num estágio avançado de absorção, também podem estar presentes. **ac**=alvéolo cortical; **fa**=folículo atrésico; **lu**=lúmen; **ocd**=oócito completamente desenvolvido; **ocp**=oócito em crescimento primário; **ocs**=oócito em crescimento secundário; **og**=oogônia; **om**=oócito em maturação. Coloração: **A, C-F, H-J**: hematoxilina+eosina; **B**: azul de toluidina; **G**: PAS+hematoxilina férrica+metanil yellow.





Considerando que a caracterização das fases reprodutivas das fêmeas, segundo Brown-Peterson et al. (2011), tem por base apenas o desenvolvimento oocitário, os autores do presente trabalho recentemente avaliaram a atividade proliferativa que leva à auto-renovação das células gaméticas ao longo do ciclo reprodutivo feminino (Wildner et al., 2013). Neste estudo, mostrou-se que a proliferação e a entrada em meiose são mais intensas durante as fases de *Regeneração* e *Desenvolvimento*, e têm um forte decréscimo durante a fase *Apto à desova*. A proliferação das oogônias é gradualmente recuperada durante a fase de *Regressão*.

### Referências

- Brown-Peterson NJ, Grier HJ, Overstreet RM.** Annual changes in germinal epithelium determine male reproductive classes of the cobia. *J Fish Biol*, v.60, p.178-202, 2002.
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK.** A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coast Fish* [online serial], v.3, p.52-70, 2011.
- França GF, Grier HJ, Quagio-Grassiotto I.** A new vision of the origin and the oocyte development in the Ostariophysi applied to *Gymnotus* sp. (Teleostei: Gymnotyformes). *Neotrop Ichthyol*, v.8, p.787-804, 2010.
- Grier HJ.** The germinal epithelium: Its dual role in establishing male reproductive classes and understanding the basis for indeterminate egg production in female fishes. In: Creswell RL (Ed.). *Proceedings of the Fifty-third Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 2000, Biloxi, Mississippi. Fort Pierce, FL: Gulf and Caribbean Fisheries Institute, 2002. p.537-552.
- Grier HJ, Uribe-Aranzábal MC.** The testis and spermatogenesis in teleost. In: Jamieson BGM (Ed.). *Reproductive biology and phylogeny of fishes (Agnathans and Neoteleostomi). Phylogeny-Reproductive System-Viviparity-Spermatozoa*. Enfield: Science Publishers, 2009. p.119-142.
- Grier HJ, Uribe-Aranzábal MC, Patiño R.** The ovary, folliculogenesis, and oogenesis in teleost. In: Jamieson BGM (Ed.). *Reproductive biology and phylogeny of fishes (Agnathans and Neoteleostomi). Phylogeny-Reproductive System-Viviparity-Spermatozoa*. Enfield: Science Publishers, 2009. p.25-84.
- Jamieson BGM (Ed.).** *Reproductive biology and phylogeny of fish (Agnatha and Osteichthyes) Phylogeny-Reproductive System-Viviparity-Spermatozoa*. Enfield: Science Publishers, 2009.
- Lowerre-Barbieri SK, Brown-Peterson NJ, Murua H, Tomkiewicz J, Wyanski D, Saborido-Rey F.** Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Mar Coast Fish* [online serial], v.3, p.32-51, 2011.
- Nakamura S, Kobayashi K, Nishimura T, Higashijima S, Tanaka M.** Identification of germline stem cells in the ovary of the teleost. *Science*, v.328, p.1561-1563, 2010.
- Nakamura S, Kobayashi K, Nishimura T, Tanaka M.** Ovarian germline stem cells in the teleost fish, Medaka (*Oryzias latipes*). *Int J Biol Sci*, v.7, p.403-409, 2011.
- Pepling ME, de Cuevas M, Spradling AC.** Germline cysts: A conserved phase of germ cell development? *Trends Cell Biol*, v.9, p.257-262, 1999.
- Quagio-Grassiotto I, França GF, Mazzoni TS, Grier HJ.** A new approach to oocyte development in Ostariophysi. *Anim Biol Reprod*, v.6, p.269, 2009.
- Quagio-Grassiotto I, Grier HJ, Mazzoni TS, Nóbrega RH, Amorim JP.** Activity of the ovarian germinal epithelium on the follicle formation and the oocyte development in the freshwater catfish *Pimelodus maculatus* (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes). *J Morphol*, v.8, p.1290-1306, 2011.
- Quagio-Grassiotto I, Malabarba LR, Azevedo MA, Burns JR, Baicere-Silva CR, Quevedo R.** Unique derived features in spermiogenesis and sperm morphology supporting a close relationship between the species of *Hollandichthys* and *Rachoviscus* (Characiformes: Characidae). *Copeia*, v.4, p.609-625, 2012.
- Schulz RW, França LR, Lareyre J-J, LeGac F, Chiarini-Garcia H, Nóbrega RH, Miura T.** Spermatogenesis in fish. *Gen Comp Endocrinol*, v.165, p.390-411, 2010.
- Taylor RG, Grier HJ, Whittington JA.** Spawning rhythms of common snook in Florida. *J Fish Biol*, v.53, p.502-520, 1998.
- Wildner DD, Grier HJ, Quagio-Grassiotto I.** Female germ cell renewal during the annual reproductive cycle in Ostariophysians fish. *Theriogenology*, 2013. v.79, p.709-724, 2013.