



Biologia reprodutiva de peixes de água doce

Reproductive biology of freshwater fish

Estefânia de Souza Andrade^{1,4}, Eliane Aparecida de Andrade¹, Viviane de Oliveira Felizardo², Daniella Aparecida de Jesus Paula², Galileu Crovatto Veras³, Luis David Solis Murgas¹

¹Departamento de Medicina Veterinária da Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brasil.

²Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, Brasil.

³Faculdade de Engenharia de Pesca, Instituto de Estudos Costeiros.

Universidade Federal do Pará, Bragança, PA, Brasil.

⁴Correspondência: esandrade@bol.com.br

Resumo

O conhecimento da biologia da reprodução das espécies de peixes de água doce com potencial para aquicultura é fundamental quando se deseja realizar a criação intensiva dessas espécies. As mudanças climáticas ficam evidentes a cada ano e exercem fortes influências sobre os organismos aquáticos que tentam se adaptar a variações afetando seu desempenho reprodutivo. O objetivo desse trabalho é descrever as características reprodutivas em peixes teleosteos com alto potencial para aquicultura. São abordados os mecanismos básicos de controle neuroendócrino da reprodução de peixes e a sua influência por fatores ambientais e genéticos. O ciclo reprodutivo característico das espécies com potencial para reprodução e os eventos fisiológicos envolvidos que afetam o comportamento reprodutivo também são discutidos. É feita uma descrição morfológica dos ovários e testículos que permite uma correlação com a maturação gonadal nas espécies mais estudadas. Outras características reprodutivas como a desova, fecundidade, proporção sexual e cuidado parental que desempenham um papel importante na produtividade da espécie são descritas neste estudo. O conhecimento da biologia reprodutiva das espécies com potencial para a aquicultura é de grande importância para o estabelecimento de estratégias de criação e aplicação de biotecnologias que possam contribuir com o aumento da produção de pescado.

Palavras-chave: aquicultura, características reprodutivas, desempenho reprodutivo.

Abstract

Knowledge of the reproduction of the species of freshwater fish with potential for aquaculture biology is key when you want to perform the intensive rearing of these species. Climate change is becoming evident each year and exert strong influences on aquatic organisms trying to adapt to these changes affecting their reproductive performance. The aim of this study is to describe the reproductive characteristics in teleost fish with high potential for aquaculture. The basic mechanisms of neuroendocrine control of reproduction of fish are addressed and their influence by environmental and genetic factors. The characteristic reproductive cycle of the species with potential for breeding and involved physiological events that affect the reproductive behavior are also discussed. A morphological description of the ovaries and testes that allows a correlation with the maturation in most studied species is made. Other reproductive characteristics as spawning, fecundity, sex ratio and parental care that play an important role in the kind of productivity are described in this study. Knowledge of the reproductive biology of the species with potential for aquaculture is of great importance for the establishment of breeding strategies and application of biotechnology that may contribute to the increase in fish production.

Keywords: aquaculture, reproductive characteristics, reproductive performance.

Introdução

A aquicultura brasileira tem se desenvolvido em maiores escalas nos últimos anos e os peixes constituem 80-85% da produção sendo seguido pelos camarões e moluscos. Entre as espécies de peixes mais cultivadas, citamos os peixes redondos, curimba, tilápias, carpas e bagres (Camargo e Pouey, 2005) e ainda tambaquis e surubins (Queiroz et al., 2002).

O conhecimento da biologia das espécies, principalmente no que se refere aos aspectos reprodutivos, é fundamental quando se deseja realizar a criação intensiva de peixes. A utilização das técnicas de propagação artificial aliadas ao estudo da biologia das espécies pode aperfeiçoar a produção e, também, a sobrevivência das proles. (Godinho, 2007), e pode ser uma ferramenta útil em atividades de criação e de repovoamento. Alguns aspectos referentes à biologia reprodutiva básica das espécies têm sido considerados particularmente importantes, como o tamanho mínimo para a reprodução e as características do local de desova (Pereira et al., 2006).

Deve-se considerar que as mudanças climáticas ficam evidentes a cada ano, e as estações do ano estão perdendo suas características marcantes, devido às ações descontroladas do homem sobre a natureza, como a intensificação do efeito estufa e o desmatamento. Além disso, essas mudanças climatológicas podem resultar no adiantamento ou no retardamento da maturação final e ou liberação dos gametas desses peixes em diferentes períodos da reprodução (Maywood et al., 2006).

Várias pesquisas realizadas permitiram o conhecimento da fisiologia da reprodução associado aos estudos de biologia de peixes que influenciaram diretamente nas variações e adaptações nos procedimentos de manejo (Zaniboni Filho e Weingartner, 2007).

A eficiência reprodutiva de diferentes espécies de peixes é dependente de diversos fatores que atuam em conjunto para que a reprodução seja efetiva e produza um grande número de larvas sadias. Dentre estes fatores estão o cuidado com o manejo e manutenção dos reprodutores no período pré-reprodução até cuidados relacionados com os ovos pós-fertilização.

O objetivo desse trabalho é descrever as características reprodutivas em peixes teleósteos com alto potencial para aquicultura, incluindo morfofisiologia e maturação gonadal ao longo dos ciclos reprodutivos.

Controle neuroendócrino da reprodução de peixes teleósteos

O desenvolvimento e maturação gonadal em peixes são controlados por fatores ambientais como temperatura, fotoperíodo, pluviosidade, entre outros; e genéticos, sendo regulados por uma rede molecular de sinais. Assim com em outros vertebrados, o eixo hipotálamo-hipófise-gônadas atua como um papel central na regulação sobre o desenvolvimento reprodutivo em peixes (Chen et al., 2013). Desta forma, durante o período de reprodução, inicia-se a liberação de kisspeptina por regiões do encéfalo, incluindo o hipotálamo, a qual estimula a produção e liberação do hormônio liberador de gonadotrofinas (GnRH) pelo hipotálamo. Este último, após ser secretado, estimula a adenohipófise na produção e liberação das gonadotrofinas (GtHs): hormônio folículo estimulante (FSH) e hormônio luteinizante (LH). Ainda no início da maturação, a kisspeptina também tem a capacidade de estimular diretamente na liberação de FSH e LH pela adenohipófise (Baldisserotto, 2013).

Por meio da circulação sanguínea, estas gonadotrofinas chegam às gônadas e estimulam a produção de hormônios esteroides sexuais (andrógenos, estrógenos e progestágenos), os quais são responsáveis por promover a maturação sexual. Estes por sua vez, juntamente com as GtHs, por meio de *feedback* negativo, inibem a síntese de GnRH pelo hipotálamo (Chen et al., 2013).

Os esteroides gonadais agem na diferenciação gonadal e manutenção dos tecidos somáticos e gametogênese, sendo o comportamento reprodutivo e o desenvolvimento de caracteres sexuais secundários estimulados por estes hormônios. Além disso, espécies que apresentam cuidado parental apresentam ações prolongadas destes esteroides (Baldisserotto, 2013).

Por outro lado, existem neuropeptídeos, como a dopamina e o hormônio inibitório de gonadotrofina (GnIH) que realizam a regulação do GnRH, inibindo a produção deste hormônio. A dopamina é um neurotransmissor que inibe a secreção de gonadotrofinas ao atuar diretamente em receptores das células da hipófise (Borella et al., 2014) e indiretamente, atuando nos receptores de GnRH das terminações nervosas da neuro-hipófise, ou nos neurônios secretores de GnRH, bloqueando sua liberação (Borella et al., 2014). Por outro lado, o GnIH, exerce função neuromodulatória nos neurônios produtores de GnRH (Bentley et al., 2008) e atua diretamente sobre a hipófise, inibindo a síntese e liberação de gonadotrofinas (Chen et al., 2013; Borella et al., 2014).

Ciclo reprodutivo

Grande parte dos peixes no Brasil é conhecida como peixes de piracema e deslocam grandes distâncias para se reproduzir. Algumas espécies nadam mais de dois mil quilômetros para atingirem as nascentes, afetando sua fisiologia reprodutiva e desencadeando alterações hormonais essenciais para o preparo da reprodução.

A reprodução dos peixes se repete ao ano evidenciando a expressiva influência sazonal no processo de maturação das gônadas e na sua reprodução. Com o progresso do ciclo reprodutivo, as gônadas acumulam espermatozoides ou ovócitos vitelogênicos até alcançar o pico no momento da reprodução (Godinho, 2007). Os fatores endógenos de regulação da dinâmica reprodutiva estão na dependência dos hormônios e os exógenos de fatores abióticos sazonalmente variáveis. Dentre os fatores ambientais, a chuva a temperatura e o fotoperíodo atuam no hipotálamo levando à produção de fatores liberadores de gonadotrofinas e assim estimulando a liberação de hormônios gonadotróficos e a produção de esteroides (Nagahama et al., 2008).

Morfologia das gônadas em peixes

Na maioria das espécies neotropicais os ovários e testículos são órgãos pares, alongados, fusiformes, e globosos e estão localizados na porção dorsal da cavidade celomática, um de cada lado da vesícula gasosa e dorsalmente ao tubo digestivo. Cada uma das gônadas prolonga-se no sentido crânio caudal, fundindo-se em um

oviduto único terminando na papila urogenital por onde os óvulos alcançam o meio externo, localizada caudalmente à abertura anal (Rodrigues et al., 2005).

Morfologia do ovário

Histologicamente, os ovários são revestidos pela túnica albugínea constituídos de tecido conjuntivo, fibras musculares lisas e vasos sanguíneos que emite septos para o interior do órgão formando lamelas ovulíferas que delimitam a cavidade ovariana central e onde se encontram ovogônias e ovócitos em diferentes fases de desenvolvimento (Rodrigues et al., 2005).

A unidade funcional do ovário é o complexo folicular, que é constituído por dois compartimentos separados pela membrana basal. O compartimento germinal contém o ovócito circundado pelas células foliculares, que são homólogas as células da granulosa de mamíferos. Externamente à membrana basal, encontra-se a teca de natureza conjuntiva, que se origina do estroma ovariano e possui também células musculares lisas que auxiliam na eliminação do ovócito durante ovulação. O desenvolvimento dos folículos ovarianos segue um padrão geral em teleósteos, entretanto a morfologia dos folículos ovarianos é variável de acordo com as estratégias reprodutivas das espécies (Martins et al., 2010).

Anatomicamente, os ovários de teleósteos podem ser de dois tipos: cistovarianos que apresentam oviduto contínuo, de acordo com a classificação de Hoar (1969), através do qual, ovócitos alcançam o meio externo e ginovarianos que os ovócitos são liberados diretamente na cavidade celômica, para depois serem lançados ao meio externo (Redding e Patiño, 1993).

Morfologia dos testículos

Na estruturação histológica dos testículos de teleósteos verifica-se, que este órgão é formado por uma túnica albugínea, a qual emite septos para o interior do órgão delimitando os compartimentos tubular e intersticial, que tem as funções espermatogênica e androgênica. No compartimento intersticial ou intertubular estão situados vasos sanguíneos, fibras nervosas, células e fibras do tecido conjuntivo, além das células de Leydig, que possuem função esteroidogênica. A produção de andrógenos é importante para a diferenciação sexual, o desenvolvimento das características sexuais secundárias e o comportamento sexual, e para a regulação da espermatogênese (Lacerda, 2006).

O compartimento tubular é constituído pelas células da linhagem espermatogênica associadas a células de Sertoli formando cistos. Dentro de cada cisto, as células espermatogênicas encontram-se na mesma fase de desenvolvimento (Schulz et al., 2010). Segundo Mitsui (2002), as células de Sertoli possuem função de fagocitose, nutrição das células germinativas e participação na formação de barreira hemotesticular. Na base dos túbulos seminíferos, que se localiza no compartimento tubular, forma-se a membrana basal, que é sintetizada pelas células de Sertoli e células peritubulares mióides para dar suporte ao desenvolvimento das células da linhagem germinativa. Essa organização testicular é comum entre os teleósteos (Grier, 1981).

Nos siluriformes os testículos apresentam morfologia macroscópica variável, com ou sem projeções digitiformes ou franjas. As franjas testiculares desenvolvem-se com a maturação gonadal, tornando-se bem evidentes na época da reprodução. Outra característica que pode ser observada em alguns siluriformes são estruturas sexuais acessórias, como a vesícula seminal (Baldisserotto et al., 2014).

Os testículos têm sido classificados de acordo com a organização do compartimento germinativo em tubular anastomosado, onde túbulos seminíferos ramificados se interconectam e tubular onde os espermatocistos estão organizados em lóbulos. Em relação à distribuição das espermatogônias, os testículos podem ser de dois tipos: a) espermatogonial irrestrito, que possui espermatogônias em toda extensão do túbulo seminífero e b) espermatogonial restrito, no qual as espermatogônias estão concentradas na porção distal do túbulo (Grier, 1981).

Ainda segundo Lacerda (2006), em teleósteos a espermatogênese pode apresentar de duas formas: um denominado cístico, em que o processo ocorre predominantemente no interior de cistos germinativos, envolvidos por células de Sertoli, nas quais se localizam as espermátides, que sofrem transformações sincrônicas; e outro denominado semicístico, no qual o desenvolvimento ocorre parcialmente fora do cisto.

Maturação gonadal

A reprodução dos peixes é cíclica, correspondendo a um período de repouso intercalado por períodos de atividade sexual os quais finalizam com o surgimento de nova prole. No período de repouso, as gônadas estão com tamanho reduzido, contendo apenas células gametogênicas em fases iniciais de desenvolvimento (Godinho, 2007).

O estudo histológico permite distinguir os diversos tipos de células germinativas dependendo do seu grau de maturação. Segundo Bazzoli e Rizzo (1990), o conhecimento das características morfo-histológicas de estruturas dos ovócitos e espermatogônias constitui a etapa básica e primordial para a compreensão da



reprodução natural de peixes brasileiros.

Avaliando micro e macroscopicamente as características do ovário, pode-se observar os seguintes estádios de desenvolvimento (Bazzoli, 2003):

Imaturo: ovários com tamanho reduzido, ocupando menos de 1/3 da cavidade celomática, filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização e os ovócitos não são observados a olho nu e microscopicamente observa-se ovócitos na fase de ovogônia e ovócitos perinucleolar inicial, organizados em lamelas.

Repouso: as gônadas estão com o menor tamanho do ciclo, são delgadas e translúcidas, com pequena vascularização e sem ovócito perceptível e microscopicamente observam-se lamelas ovulíferas e predomínio de ovócitos perinucleolares.

Maturação inicial: as gônadas iniciam a gametogênese e acumulam gradualmente seus produtos, fazendo aumentar seu peso e os vasos sanguíneos e ovócitos são visíveis a olho nu. Microscopicamente observa-se maior incidência de ovócitos vitelogênicos de tamanhos variados, perinucleolares e alvéolo-corticais, além de alguns ovócitos atrésicos.

Maturação avançada/maduro: as papilas genitais apresentam-se avermelhadas e o ventre abaulado e microscopicamente as gônadas apresentam lamelas ovulíferas preenchidas por ovócitos grandes em vitelogênese e pós-vitelogênese, ocorre a presença de reduzido número de ovócitos pré-vitelogênicos e cromatina-núcleo.

Desovado: período seguinte à reprodução responsável pela eliminação dos gametas, as gônadas estão reduzidas em tamanho, flácidas e sanguinolentas e com ovócitos visíveis a olho nu. Microscopicamente ocorre a presença de muitos ovócitos perinucleolares e alguns ovócitos atrésicos nas lamelas ovulíferas com intensa reorganização das gônadas.

E avaliando micro e macroscopicamente as características dos testículos, pode-se observar os seguintes estádios de desenvolvimento gonadal (Bazzoli, 2003):

Repouso: testículos reduzidos, filiformes e translúcidos e microscopicamente apresentam espermatogônias primárias isoladas e alguns cistos de espermatogônias secundárias e espermátócitos primários;

Maturação inicial: testículos desenvolvidos, com forma lobulada e com certa pressão sua membrana se rompe, eliminando esperma leitoso, viscoso. Microscopicamente, os testículos apresentam cistos com células da linhagem germinativas em diferentes fases de desenvolvimento, sendo observadas espermatogônias primárias e secundárias, assim como espermátócitos primários e espermátides; no lume dos túbulos seminíferos observa-se uma pequena quantidade de espermatozoides;

Maturação avançada/maduro: testículos túrgidos, esbranquiçados, e ocupam grande parte da cavidade celomática; com fraca pressão rompe-se sua membrana, fluindo esperma, menos viscoso que no estágio anterior e microscopicamente observam-se cistos de espermátócitos primários e de espermatogônias secundárias, e os lumes dos túbulos seminíferos carregados de espermatozoides;

Espermiado: testículos flácidos, com aparência hemorrágica; a membrana não se rompe com pressão e microscopicamente os túbulos seminíferos encontram-se com lume aberto, podendo conter espermatozoides residuais e parede composta somente de espermatogônias.

Ovo e desova

A superfície dos ovos dos peixes apresenta características físico-químicas que os tornam adesivos ou não (Rizzo et al., 2002). A adesividade pode ocorrer pela agregação de ovos entre si ou pela adesão ao substrato. A intensidade da adesão é variável segundo as espécies – de fortemente adesivo (ex.: trairão, traíra e pacamã) a levemente adesivo (ex.: lambari-do-rabo-amarelo). Em geral, ovos adesivos são de peixes sedentários, de desova parcelada, e estão submetidos aos cuidados dos pais. Esses ovos são em geral de grande tamanho (até 5 mm de diâmetro; Vazzoler, 1996) e quando em contato com a água, após a desova, hidratam-se pouco (Sato et al., 1996).

Quanto aos ovos não adesivos (ou livres), a estrutura de sua casca é lisa ou dotada de estruturas muito mais simples do que aquelas observadas nos ovos adesivos. Os ovos de peixes de piracema são livres e, em condições de reprodução natural, são carregados rio abaixo. Desse modo, eles não estão sujeitos a nenhum tipo de cuidado parental, são menores que os ovos dos peixes sedentários (<1,5 mm; Vazzoler, 1996) e, quando hidratados, aumentam muito seu diâmetro (Sato et al., 2000).

Na época da reprodução, as fêmeas liberam seus ovócitos maduros de uma única vez (peixes de desova total) ou em várias parcelas (desova parcelada) ao longo de um período reprodutivo (Vazzoler, 1996). Os peixes de desova total são de grande porte, migradores e desovam no leito dos rios. Por outro lado, os peixes de desova parcelada desovam em águas mais calmas e estáveis (lagos, reservatórios, remansos); suas várias posturas ao longo do período reprodutivo têm o propósito de reduzir a predação sobre a prole e a competição entre seus indivíduos por alimento e abrigo. Quando induzidos à reprodução em estações de piscicultura, os peixes de piracema tendem a liberar os ovócitos maduros de uma só vez. É possível que peixes migradores possam ser induzidos à desova mais de uma vez num único período reprodutivo, quando mantidos em condições especiais em tanques de piscicultura (Pinheiro e Silva, 1988).



Fecundidade

Fecundidade (absoluta) é o número de ovócitos que uma fêmea irá desovar no próximo período reprodutivo. A fecundidade relativa leva em consideração o peso corporal ou o comprimento da fêmea (isto é, o número de ovócitos/unidade de peso corporal ou número de ovócitos/unidade de comprimento). Os peixes migradores são altamente fecundos (Godinho et al., 1997) enquanto os sedentários desovam um número bem menor por desova (Felizardo et al., 2012), o que é compensado pelas desovas múltiplas realizadas ao longo do período reprodutivo. Assim, é importante reconhecer fecundidade por lote de desova e por período reprodutivo (Vazzoler, 1996).

Diâmetro dos ovócitos

O diâmetro dos ovócitos é de suma importância para a obtenção de boa taxa de fertilização, sua avaliação pode prever as condições do estágio reprodutivo do peixe (Felizardo et al., 2012). O aumento do diâmetro pode influenciar na sobrevivência das larvas, indicando maior quantidade de reservas energéticas (Bonislawski et al., 2001), podendo ser variado entre as espécies (Tab. 1).

Para mensurar o diâmetro dos ovócitos é necessário que os mesmos sejam pré-fixados em solução, onde a mais utilizada é o líquido de Serra (Felizardo et al., 2012) que mantém o diâmetro inalterado, tendo em vista que, o contato do ovócito com a água pode causar sua hidratação e aumento de tamanho.

Tabela 1. Diâmetro de ovócitos de algumas espécies de peixe.

| Espécie | Diâmetro do ovócito (µm) | Autor |
|---|--------------------------|-------------------------------|
| Curimatá (<i>Prochilodus scrofa</i>) | 1.111 | Fenerich-Verani et al., 1984 |
| Brycon Cephalus (<i>Brycon insignis</i>) | 1.090 | Bernardino et al., 1993 |
| Pirapitinga do Sul (<i>Brycon opalinus</i>) | 1.750 a 2.000 | Narahara et al., 2002 |
| Piracanjuba (<i>Brycon Orbignyanus</i>) | 1.221 | Belmont, 1994 |
| Piabanha (<i>Brycon insignis</i>) | 1.250 | Andrade-Talmelli et al., 2002 |
| Yamu (<i>Brycon amazonicus</i>) | 1.000 a 1.125 | Pardo-Carrasco et al., 2006 |
| Traíra (<i>Hoplias malabaricus</i>) | 1.300 a 1.800 | Querol e Querol, 1993 |
| Jáú (Zungaro Jau) | 1.226 | Drumond, 2008 |

Proporção sexual

A mortalidade, o crescimento e o comportamento são exemplos de fatores que, atuam de forma diferenciada sobre os sexos, que pode alterar a proporção sexual em diversas fases de desenvolvimento. Em grande parte dos estudos de peixes observa-se uma proporção sexual de 1:1 para a população como um todo e em análises mais detalhadas podem ser constatadas alterações na proporção, indicando, por exemplo, o predomínio de machos ou fêmeas em diferentes classes de comprimento ou em épocas distintas do estudo (Vazzoler, 1996). Entre fatores que poderiam influir na razão sexual, o suprimento alimentar da população pode ser considerado como fator importante. Em ambientes aquáticos oligotróficos há predominância de machos e as fêmeas predominam quando o alimento disponível é abundante (Nikolski, 1963).

Cuidado parental

Considerado uma adaptação muito importante, pois assegura a sobrevivência da prole, o cuidado parental acontece no estágio mais crítico da vida dos peixes, onde os mesmos estão indefesos. Algumas espécies de peixes se reproduzem duas ou mais vezes ao ano e estes geralmente exibem cuidados parentais bem desenvolvidos e apesar das numerosas condições ambientais adversas garante a sobrevivência da prole (Woyanovich e Horváth, 1983).

De acordo com Barbieri e Lowerre-Barbieri (2011), fecundidade é inversamente proporcional ao grau de cuidados parentais. Vazzoler e Menezes (1992) analisaram o comportamento reprodutivo de espécies de Characiformes da América do Sul e verificaram que espécies migradoras apresentaram desova total e alta fecundidade, as não-migradoras sem cuidado parental possuem fecundidade intermediária e aquelas com cuidado parental, baixa fecundidade.

Conclusão

Podemos inferir que o conhecimento da biologia reprodutiva das espécies nativas com alto potencial para a aquicultura é de grande importância para o estabelecimento de estratégias de criação e aplicação de biotecnologias que possam contribuir com o aumento da produção de pescado.



Referências

- Andrade-Talmelli ET, Kavamoto E, Narahara MY, Fenerich-Verani N.** Reprodução induzida da Piabanha, *Brycon insignis* (Steindachner, 1876), mantida em cativeiro. Rev Bras Zootec, v.31, p.803-811, 2002.
- Baldisserotto B.** Fisiologia de peixes aplicada à piscicultura. 3.ed. Santa Maria: Ed. UFSM, 2013. 352p.
- Baldisserotto B, Cyrino JEP, Urbinati EC.** Biologia e fisiologia de peixes neotropicais de água doce. Jaboticabal, SP: Ed. FUNEP, 2014. 336p.
- Barbieri L, Lowerre-Barbieri SK.** Sucesso reprodutivo e plasticidade de estoque pesqueiro: o que precisamos saber para melhorar o manejo da pesca. In: Saborido-Rey F, Macchi G, Murua H, Rocamora-Perea JA, Domínguez-Petit R, Chaves PT, González-Garcés-Santiso A (Ed.). Actas I Simposio Iberoamericano de Ecología Reproductiva, Reclutamiento y Pesquerías. Vigo, Espanha: CSIC, 2011. p.11-14.
- Bazzoli N.** Parâmetros reprodutivos de peixes de interesse comercial na região de Pirapora. In: Godinho HP, Godinho AL (Org.). Águas, peixes e pescadores do São Francisco da Minas Gerais. Belo Horizonte: PUC Minas, 2003. p.291-306.
- Bazzoli N, Rizzo E.** A comparative cytological and cytochemical study of the oogenesis in the tem Brazillian teleost fish specie. Eur Arch Biol, v.101, p.399-410, 1990.
- Belmont RAF.** Considerações sobre a propagação artificial da piracanjuba, *Brycon orbignyanus*. In: Seminário sobre Criação de Espécies do Gênero *Brycon*, Pirassununga, SP. Anais... São Paulo: CEPTA, 1994. p.17-18.
- Bentley GE, Ubuka T, Mcguire NL, Chowdhury VS, Morita Y, Yano T, Hasunuma T, Binns M, Wingfield JC, Tsutsui K.** Gonadotropin inhibitory hormone and its receptor in the avian reproductive system. Gen Comp Endocrinol, v.156, p.34-43, 2008.
- Bernardino G, Senhorini JA, Bock CL, Mendonça JOJ.** Propagação artificial do matrinchã *Brycon cephalus* (Günther, 1869; Teleostei, Characidae). Bol Téc CEPTA, v.6. n.2, p.1-9, 1993.
- Bonislawska M, Formicki K, Korzelecka-Orkisz A, Winnicki A.** Fish egg size variability: biological significance. Elect J Pol Agric Univ Fish, v.4, n.2, p.1-15. 2001.
- Borella MI, Chehade C, Costa FG, Batlouni SR.** Gametogênese e o eixo hipotálamo-hipófise-gônadas. In: Baldisserotto B, Cyrino JEP, Urbinati EC (Ed.). Biologia e fisiologia de peixes neotropicais de água doce. Jaboticabal, SP: Ed. FUNEP, 2014. p.285-305.
- Camargo SGO, Pouey JLOF.** Aquicultura: um mercado em expansão. Rev Bras Agrocienç, v.11, p.393-396, 2005.
- Chen J, Hu W, Zhu ZY.** Progress in studies of fish reproductive development regulation. Chin Sci Bull, v.58, p.7-16, 2013.
- Drumond MM.** Reprodução induzida de jaú, *Zungaro jahu*: análise das características seminais e ovocitárias. 2008. 101f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG, 2008.
- Felizardo VO, Murgas LDS, Andrade ES, López PA, Freitas RTF, Ferreira MR.** Effect of timing of hormonal induction on reproductive activity in lambari (*Astyanax bimaculatus*). Theriogenology, v.77, p.1570-1574, 2012.
- Fenerich-Verani N, Godinho HM, Narahara MY.** The size composition of the eggs of curimbatá *Prochilodus scrofa*, Steindachner, 1881 induced to spawn with human chorionic gonadotropin (HCG). Aquaculture, v.42, p.37-41, 1984.
- Godinho HP.** Estratégias reprodutivas de peixes aplicadas à aquicultura: bases para o desenvolvimento de tecnologias de produção. Rev Bras Reprod Anim, v.31, p.351-360, 2007.
- Godinho HP, Miranda MOT, Godinho AL, Santos JE.** Pesca e biologia do surubim *Pseudoplatystoma coruscans* no rio São Francisco. In: Miranda MOT (Org.). Surubim. Belo Horizonte, MG: IBAMA, 1997. p.27-42.
- Grier HJ.** Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes. Am Zool, v.21, p.345-357, 1981.
- Hoar WS. Reproduction. In: Hoar WS, Randall DJ (Ed.). Fish physiology. London: Academic Press, 1969. v.3, p.1-72.
- Lacerda SMSN.** Transplante de espermatogônias: a tilápia-nilótica (*Oreochromis niloticus*) como modelo experimental. 2006. 61f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, 2006.
- Martins YS, Moura DF, Santos GB, Rizzo E, Bazzoli N.** Comparative folliculogenesis and spermatogenesis of four teleost fish from a Reservoir in south-eastern Brazil. Acta Zool (Stockholm). v.91, p.466-473, 2010.
- Maywood ES, O'Neill J, Wong GK, Reddy AB, Hastings MH.** Circadian timing in health and disease. Prog Brain Res, v.153, p.253-269, 2006.
- Mitsuiki D.** Aspectos morfofuncionais das células de Sertoli de peixes teleósteos. 2002. 42f. Dissertação (Mestrado em Aquicultura) - Centro de Aquicultura (CAUNESP), Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, SP, 2002.
- Narahara MY, Andrade-Talmelli EF, Kavamoto ET, Godinho HM.** Reprodução Induzida da Pirapitinga-do-Sul *Brycon opalinus* (Cuvier, 1819), mantida em condições de confinamento. Rev Bras Zootec, v.31, p.1070-107, 2002.



- Nagahama Y, Yamashita M.** Regulation of oocyte maturation in fish. *Dev Growth Differ*, v.50, p.195-219, 2008.
- Nikolsky GV.** The ecology of fishes. London: Academic, 1963. 352p
- Pardo-Carrasco SC, Zaniboni-Filho E, Arias-Castellanos JA, Suárez-Mahecha H, Atencio-García VJ, Cruzcasallas PE.** Evaluation of milt quality of the yamú *Brycon amazonicus* under hormonal induction. *Rev Colomb Ciênc Pec*, v.19, p.134-139, 2006.
- Pereira MO, Calza C, Anjos MJ, Lopes RT, Araújo FG.** Metal concentrations in surface sediments of Paraíba do Sul River (Brazil). *J Radioanal Nuclear Chem*, v.269, p.707-709, 2006.
- Pinheiro JLP, Silva MCN.** Tambaqui (*Colossoma macropomum* – Cuvier, 1818): ampliação do período de desova. Brasília, DF: CODEVASF, 1988.
- Queiroz JF, Lourenço JNP, Kitamura PCA.** Embrapa e a aquicultura: demandas e prioridades de pesquisa. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 2002.
- Querol MVM, Querol E.** Reprodução da traira *Hoplias malabaricus* (Pisces, Erythrinidae) na região de Uruguaiana, Rio Grande do Sul, Brasil. *Hífen*, v.18, n.34, p.31-45, 1993.
- Redding JM, Patiño R.** Reproductive physiology. In: Evans DH (Ed.). *The physiology of fishes*. Boca Raton, FL: CRC Press, 1993. p.503-534.
- Rizzo E, Sato Y, Barreto BP, Godinho HP.** Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. *J Fish Biol*, v.61, p.615-632, 2002.
- Rodrigues LP, Querol E, Braccini MDC.** Descrição morfo-histológica do ovário de *Acestrorhynchus pantaneiro* (Menezes, 1992) (Teleostei, Characidae), em seus diferentes estádios de desenvolvimento, na bacia do rio uruguai médio, Uruguaiana, RS. *Biodivers Pampeana*, v.3, p.11-18, 2005.
- Sato Y, Cardoso EL, Godinho AL, Godinho HP.** Hypophysation of the anostomid fish white-piau *Schizodon knerii* from the Rio São Francisco basin. *Arq Bras Med Vet Zootec*, v.48, supl. 1, p.63-70, 1996.
- Sato Y, Fenerich-Verani N, Verani JR, Vieira LJS, Godinho HP.** Induced reproductive responses of the neotropical anostomids fish *Leporinus elongatus* Val. under captive breeding. *Aquacult Res*, v.11, p.189-193, 2000.
- Schulz R W, França LR, Lareyre JJ, Legac F, Chiarini-Garcia H, Nóbrega RH, Miura T.** Spermatogenesis in fish. *Gen Comp Endocrinol*, v.165, p.390-411, 2010.
- Vazzoler AEAM.** Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá, PR: EDUEM, 1996.
- Vazzoler AEAM, Menezes NA.** Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Rev Bras Biol*, v.52, p.627-640, 1992.
- Woyanovich TU, Horváth L.** A propagação artificial de peixes de águas tropicais: manual de extensão. Brasília, DF: FAO/CODEVASF/CNPq, 1983. 220p.
- Zaniboni Filho E, Weingartner M.** Técnicas de indução da reprodução de peixes migradores. *Rev Bras Reprod Anim*, v.31, p.367-373, 2007.
-