



Eficiência e controle da reprodução de peixes de interesse comercial

Efficiency and control reproductive in fish farming

**Érika R. de Alvarenga¹, Suellen Cristina M. de Sales, Cláudia Regina dos Santos,
Ludson G. Manduca, Eduardo M. Turra**

Laboratório de Aquacultura (LAQUA), Escola de Veterinária, Universidade Federal de Minas Gerais,
Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

¹Correspondência: erika.ralvarenga@gmail.com

Resumo

O controle da reprodução é essencial para peixes de interesse comercial e pode ser utilizado tanto para estimular quanto para inibir a atividade reprodutiva. O objetivo do presente trabalho foi revisar os mecanismos de controle reprodutivo e como são aplicados na produção comercial de peixes. A manipulação de fatores bióticos e abióticos, a aplicação de tratamentos hormonais, o uso de técnicas de fertilização *in vitro* e de criopreservação de sêmen consistem em estratégias para promover ou aumentar a reprodução de peixes em cativeiro. Para ilustrar a utilização dessas técnicas na piscicultura, foram apresentados diversos exemplos de manejo e tecnologias reprodutivas no cultivo de tilápia nilótica, tambaqui e salmão, peixes de grande interesse nacional e/ou internacional. Na produção comercial de peixes também se pode buscar a inibição da reprodução. Isso geralmente ocorre quando o interesse do piscicultor é promover o crescimento corporal. Nesses casos, as técnicas mais utilizadas envolvem a inversão sexual e a manipulação cromossômica para induzir androgênese, ginogênese, triploidia e tetraploidia. Embora cada uma dessas técnicas em si seja um considerável avanço, maiores impactos na cadeia produtiva poderão ser alcançados pela integração daquelas que apresentarem uma boa relação custo-benefício à sistemas de produção.

Palavras-chave: manejo reprodutivo, piscicultura, tratamento hormonal.

Abstract

In fish farming, the control of reproduction is essential and used both to stimulate and to inhibit the reproductive activity. In this paper, we review the mechanisms of reproductive control and their application on commercial production of fish. The manipulation of biotic and abiotic factors, application of hormonal treatments, protocols of in vitro fertilization and semen cryopreservation are the mainly strategies used to promote or increase the fish reproduction in captivity. Important fish species of national and international aquaculture (Nile tilapia, salmon and tambaqui) illustrate the mainly reproductive managements. When the interest of producers is to optimize the fish growth, they generally use strategies for reproductive inhibition. In such cases, the techniques used are the sexual inversion and chromosomal manipulations for androgenesis, gynogenesis, triploidy and tetraploidy induction. Although each of these techniques in itself is a considerable step forward, it is necessary to evaluate the cost-effective of each one and to integrate them to the total production system for achieving greater impacts in aquaculture.

Keywords: broodstock management, fish farming, hormonal treatment.

Introdução

A piscicultura tem ganhado cada vez mais espaço no mercado em decorrência da redução dos estoques de pescado causada pela extração excessiva (Andrade e Yasui, 2003). Para peixes de interesse comercial, o controle da reprodução é essencial e pode compreender tanto sua inibição quanto estimulação. Nas fases de engorda, a inibição da reprodução é desejável, pois o desenvolvimento das gônadas prejudica o crescimento dos animais. Por outro lado, produtores de alevinos buscam controlar a reprodução das matrizes para aumentar a produtividade de ovos e larvas e, desse modo, atender a demanda do mercado por alevinos (Bhujel, 2000; Lubzens et al., 2010). O controle da atividade reprodutiva também proporciona o desenvolvimento de tecnologias que podem impactar toda a cadeia produtiva do pescado. Como exemplos, programas de melhoramento genético, desenvolvimento de peixes transgênicos, triploides, tetraploides só são possíveis após o domínio da reprodução em cativeiro de uma espécie.

Considerando a importância do controle da reprodução sobre o sucesso da produção de espécies de peixe, o presente trabalho tem como objetivo: (1) fazer uma breve revisão sobre a gametogênese a fim de dar suporte para a compreensão do modo de controle da reprodução desses vertebrados; (2) revisar tecnologias e mecanismos usados para estimular ou inibir a atividade reprodutiva, indicando seus impactos na piscicultura comercial.



Gametogênese

Os peixes apresentam grande diversidade de estratégias reprodutivas e tipos de reprodução (Yamazaki, 1983; Sloman, 2011). Apesar disso, a gametogênese é um processo relativamente conservado entre as diferentes espécies de peixes e é semelhante ao observado em outros vertebrados. Assim, ela constitui um processo no qual ocorre proliferação, crescimento, diferenciação e maturação dos gametas que resulta em oócitos e espermatozoides aptos para serem liberados (Mylonas et al., 2010; Quagio-Grassiotto et al., 2013). Uma ampla revisão sobre espermatogênese e oogênese em peixes foge do escopo do presente trabalho e pode ser encontrada em Schulz et al. (2010) e Lubzens et al. (2010), respectivamente. Apresentaremos uma visão geral sobre o tema.

A gametogênese é regulada por uma cascata de hormônios do eixo cérebro-hipófise-gônada. Os estímulos ambientais são convertidos em informações sensoriais no cérebro fazendo com que o hipotálamo libere hormônios liberadores de gonadotropinas (GnRH). Esses chegam pela corrente sanguínea até a adenohipófise e estimulam a síntese e liberação dos hormônios foliculo estimulante (FSH) e hormônio luteinizante (LH), que atuam nas gônadas. Em alguns peixes, a dopamina exerce efeito negativo sobre a função do GnRH na hipófise (Mylonas et al., 2010).

Nos machos, as gonadotrofinas irão atuar nas células somáticas testiculares. A esteroidogênese, que ocorre nas células de Leydig, é diretamente regulada por LH e FSH. As funções da célula de Sertoli, que envolve suporte nutricional, estrutural e regulatório das células germinativas, são reguladas por FSH, embora altos níveis de LH, podem ativar receptores de FSH (Schulz et al., 2010). A espermatogênese pode ser dividida nas fases: (1) espermatogonial, na qual ocorre a auto renovação de espermatogônias tronco e a proliferação espermatogonial, que gera expansão do número de células germinativas; (2) espermatocitária, na qual ocorre a divisão meiótica e formação dos espermatócitos primários e secundários; e (3) espermiogênica, na qual as espermatídes haploides desenvolvem flagelo, condensam o núcleo e reduzem o citoplasma para se diferenciarem em espermatozoides (Nóbrega et al., 2009). Os espermatozoides liberados no lúmen dos túbulos seminíferos sofrem maturação para se tornarem aptos a fertilizar o ovócito (Orfão, 2013).

Nas fêmeas, a oogênese inicia-se a partir de oogônias, que são células indiferenciadas envoltas por células da granulosa (Quagio-Grassiotto et al., 2013). Essas oogônias diferenciam em ovócitos, que entram na meiose. Nessa etapa, o crescimento do folículo ovariano pode ser dividido nos estágios pre-vitelogênico e vitelogênico. Durante a pre-vitelogênese, o ovócito começa a acumular lipídios neutros que são estocados em gotas lipídicas no ooplasma. Na fase vitelogênica, as gonadotrofinas estimulam as células da teca a sintetizarem testosterona, que é transportada para dentro das células da granulosa e convertida em 17- β estradiol (E2) (Mylonas et al., 2010). E2 atua sobre o fígado induzindo a síntese de vitelogenina e coreogenina que são transportadas através do sangue até o folículo ovariano e participam da formação do vitelo e zona pelúcida durante a maturação ovocitária (Wootton e Smith, 2015). No crescimento vitelogênico, os ovócitos permanecem em diplóteno da prófase meiótica. Quando a vitelogênese se completa, os ovócitos retomam a meiose e sofrem a maturação, caracterizada pela redução ou parada da captação de vitelogenina, retomada da meiose, quebra da vesícula seminal e dissolução dos grânulos de vitelo. Ao término da maturação, a primeira divisão meiótica dá origem ao primeiro corpúsculo polar, que degenera, e ao ovócito secundário (em metáfase II da meiose), que é ovulado levando à desova (Lubzens et al., 2010). Só após a fertilização, a meiose do ovócito é retomada e forma-se o segundo corpúsculo polar, que também degenera. Os núcleos do ovócito e do espermatozoide se fundem formando o ovo diploide (Reading e Sullivar, 2011).

O conhecimento do controle da gametogênese auxilia a manipulação da reprodução, uma vez que os hormônios do eixo cérebro-hipófise-gônada e seus análogos são geralmente utilizados para induzir a reprodução de peixes em cativeiro. Dentre eles, destacam-se GnRH, LH, gonadotrofina coriônica humana (HCG; um análogo do LH), além do conjunto de hormônios presente em extratos de hipófise (Mylonas et al., 2010).

Controle e eficiência reprodutiva de peixes comerciais

O objetivo do piscicultor pode ser estimular ou inibir a reprodução, dependendo do elo da cadeia produtiva em que se está trabalhando. A seguir foram apresentados os principais mecanismos de controle para cada um desses objetivos.

Indução e aumento da eficiência reprodutiva

Algumas espécies de peixes de interesse comercial podem reproduzir naturalmente em cativeiro. Nesses casos, o controle da atividade reprodutiva é feito principalmente por meio da manipulação de fatores abióticos e bióticos. Esse é o caso das tilápias nilóticas (*Oreochromis niloticus*; Bhujel, 2000).

Para outras espécies, a reprodução não ocorre naturalmente em cativeiro, sendo possível distinguir três tipos de disfunções reprodutivas: (1) na mais severa, a vitelogênese e a espermatogênese não ocorrem em cativeiro; (2) no tipo mais comum, a maturação final do ovócito e ovulação não acontecem; e (3) no terceiro tipo, a vitelogênese, maturação final e ovulação se completam, mas a desova não ocorre naturalmente (Zohar e



Mylonas, 2001). O primeiro tipo de disfunção praticamente inviabiliza a produção comercial da espécie. Os outros dois tipos são resolvidos utilizando técnicas de indução hormonal. Para ilustrar essas disfunções e as soluções para as mesmas tomamos como exemplo o tambaqui e os salmónídeos.

Manipulação de fatores bióticos e abióticos: o caso da tilápia nilótica

Para ilustrar o manejo conjugado de fatores bióticos e abióticos usamos o exemplo da produção comercial de alevinos de tilápias nilóticas. Essa espécie possui desova parcelada e reproduz em cativeiro ao longo do ano quando as condições são adequadas. Suas limitações reprodutivas são a baixa fecundidade e assincronia da desova, que podem ser superadas pelo controle de diversos de fatores (Bhujel, 2000).

Quanto aos fatores abióticos que podem influenciar parâmetros reprodutivos, maior atenção tem sido dada a temperatura e fotoperíodo. Em tilápias, temperaturas entre 25-30°C são adequadas para a atividade reprodutiva (Bhujel, 2000; Alvarenga e França, 2009). Em machos dessa espécie, por exemplo, ocorre parada da espermatogênese na fase de espermátocito quando os animais são submetidos a temperaturas mais baixas (20°C) (Vilela et al., 2003). Quanto ao fotoperíodo, dias longos (18L:6D) acentuam a produção de larvas de tilápias (Ridha e Cruz, 2000; Campos-Mendoza, 2004). Estudos para as demais variáveis são mais limitados, embora seja recomendado valores de pH entre 6,5 e 8 mg.l⁻¹, alcalinidade e dureza acima de 30 mg.l⁻¹ de CaCO₃ e oxigênio dissolvido acima de 5 mg.l⁻¹ para maturação gonadal em peixes de água doce (Murgas et al., 2009).

Em relação aos fatores bióticos, tamanho, nutrição e densidade de estocagem do reprodutor e proporção macho:fêmea são as principais variáveis controladas. O tamanho de reprodutores para atender a produção de ovos e apresentar tamanho adequado de manejo está em torno de 150-250 g. Quanto à nutrição, taxa de arraçoamento de 1,5% de biomassa e nível de proteína na dieta de 32% seriam mais adequados para reprodutores de tilápias em viveiros (Bhujel, 2000). El-Sayed e Kawanna (2008) comparando nove tipos de dietas indicaram que o nível de proteína de 40% e de energia de 16,7 MJ GE/kg e taxa de arraçoamento de 3%, resultou em melhor desempenho reprodutivo em sistema de recirculação de água. Para densidades de estocagem em hapas de reprodução, 6 peixes por m² tem sido recomendado. Quanto a relação macho:fêmea, proporções de 1:2 e 1:1 resultam em boa produtividade e são usadas na maioria das unidades de produção de alevinos (Bhujel, 2000).

Apesar das características reprodutivas bastante favoráveis e da disponibilidade de tecnologias para a reprodução de tilápias, sua produção de alevinos ainda enfrenta grandes desafios. O primeiro deles é a necessidade de redução dos altos custos de mão de obra e estrutura para a manutenção, manejo e renovação do estoque de reprodutores (Bhujel, 2000). Quanto a isso, o uso do sistema de bioflocos para a reprodução dessa espécie tem surgido como uma alternativa por possibilitar maiores densidades de estocagem do que o sistema de viveiros, além de favorecer o desempenho reprodutivo dessa espécie (Ekasari et al., 2015). Um segundo desafio é a realização da reprodução de tilápias em programas de melhoramento genético. Devido a necessidade de se conhecer o pedigree, os machos são alocados com uma ou duas fêmeas (Ponzoni et al., 2005; Turra et al., 2012a, b). Nessa condição, eles apresentam comportamento agressivo causando uma considerável mortalidade de reprodutores e perda de eficiência reprodutiva. Para evitar esse problema, uma solução seria a realização de fertilização *in vitro* em tilápias, visto que esse procedimento asseguraria o conhecimento do pedigree e baixa mortalidade do plantel. Só recentemente, um protocolo de fertilização *in vitro* em maior escala foi desenvolvido para tilápias (Fernandes et al., 2013), que poderia ser avaliado quanto à sua aplicação em programas de melhoramento.

Manipulação hormonal: o caso do tambaqui

No ambiente natural, o tambaqui (*Colossoma macropomum*), importante espécie migradora da bacia Amazônica, sofre ação de diversos efeitos ambientais que ativam os eventos fisiológicos, levando à formação e liberação de gametas. Mas, em cativeiro, na ausência de áreas para deslocamento, fotoperíodo e temperatura naturais, a maturação final do ovócito, ovulação e espermiacção não ocorrem (Goulding e Carvalho, 1982; Donaldson e Hunter, 1983 citado por Acuña e Rangel, 2009; Atencio, 2001), sendo necessário o uso de tratamento hormonal para promover a desova nessa espécie.

O protocolo mais utilizado para induzir a reprodução do tambaqui é o de extrato de hipófise de carpa (EHC; Atencio, 2001), seguido do uso de análogo de LHRH e LHRH comum (Muniz et al., 2008). Entretanto, tem-se buscado outros indutores que possibilitem melhores resultados quanto a qualidade dos gametas produzidos (Voto, 2004 citado por Acuña e Rangel, 2009). Assim, em trabalho realizado por Acuña e Rangel (2009), verificou-se que Ovaprim® tem efeito similar ao EHC na produção e concentração de sêmen. Fêmeas induzidas com Ovaprim® apresentaram maior produção de ovócitos em comparação às induzidas com EHC, apesar dessas últimas apresentarem melhores taxas de fertilização e eclosão.

Além da escolha do protocolo de indução hormonal, o sucesso reprodutivo em cativeiro pode ser alcançado pela associação de outras estratégias. Em machos, o conhecimento da dose inseminante (quantidade mínima de espermatozoides por ovócito) pode garantir a máxima fertilidade e com maior economia (Rinchard et al., 2005). Estudos sobre dose inseminante em tambaqui mostram que proporções em torno de 100.000



espermatozoides/ovócito são suficientes para realizar a fertilização artificial (Leite et al., 2013). Outra técnica que pode ser utilizada é a criopreservação de sêmen. Para tal, é necessário definir os crioprotetores. Em tambaqui, melhores resultados na criopreservação de sêmen foram obtidos com etilenoglicol e propilenoglicol, gerando taxas de fertilização de 88 e 76%, respectivamente (Menezes et al., 2008).

O uso conjunto de diferentes técnicas de manejo reprodutivo podem otimizar ainda mais a reprodução artificial. Como exemplo, fêmeas de tambaqui induzidas com LHRH que receberam a primeira dose entre 19-20 h não apresentaram ovulação no período estimado, enquanto que as que receberam primeira dose entre 08-09 h ovularam, sugerindo que o fotoperíodo favorece a ocorrência da ovulação das fêmeas induzidas (Muniz et al., 2008). Assim, o conhecimento dos diferentes manejos reprodutivos e sua utilização permite maximizar a reprodução de tambaqui em cativeiro.

Manipulação hormonal e eficiência reprodutiva: o caso dos salmonídeos

Salmonídeos constituem um grupo de peixes bastante estudado, de modo que diversos métodos para controlar e otimizar sua reprodução já foram aplicados (Donaldson, 1986). Aqui consideraremos apenas o que tem sido feito para superar sua disfunção reprodutiva, caracterizada pela ovulação na cavidade celomática, ausência da desova e consequente reabsorção dos ovócitos. Para promover a reprodução, esses peixes podem ser extrusados e seus ovos fertilizados. Entretanto, esse processo é bastante trabalhoso, devido à falta de sincronia da maturação final e ovulação entre os indivíduos. Além disso, a intensa manipulação dos reprodutores causa estresse e mortalidade do plantel, reduzindo sua eficiência reprodutiva. O tratamento hormonal é aplicado nesse caso para gerar maior proporção de fêmeas com ovócitos na cavidade celomática ao mesmo tempo. Essa sincronização promove redução da manipulação do plantel, com consequente aumento da eficiência reprodutiva (Zohar e Mylonas, 2001).

Inibição da reprodução

O controle da reprodução pode ser realizado com o intuito de inibir a atividade reprodutiva e consequentemente favorecer o crescimento do animal. Pode-se atingir esse objetivo por meio da produção de populações monossexo ou de indivíduos estéreis. Essa inibição também pode ser uma alternativa para evitar que o escape de espécies exóticas resulte em reprodução das mesmas, com consequentes impactos ambientais.

A inversão sexual de alevinos sozinha ou associada com técnicas de acasalamento e protocolos de indução de paternogênese pode ser usada para a obtenção de populações monossexo. A inversão sexual pode ser realizada comercialmente pela adição de hormônios à fonte de alimento dos alevinos. Desse modo, a produção de machos e de fêmeas é realizada através da adição de 17- α -metiltetosterona e 17- β -estradiol, respectivamente, à ração fornecida durante a fase inicial de formação gonadal (Pandian e Sheela, 1995). Técnicas de acasalamento também podem ser associadas à inversão sexual para a produção de populações monossexo. Nesse caso, indivíduos cujo sistema de determinação sexual é XY, 100% de fêmeas podem ser obtidas a partir de cruzamentos de peixes XX, masculinizados por tratamento hormonal, e fêmeas normais. Já o acasalamento entre peixes feminilizados XY e machos normais XY produziria 25% de supermachos (YY), que ao serem cruzados com fêmeas (XX) gera uma prole de 100% machos (Devlin e Nagahama, 2002; Turra et al., 2010). A produção partenogenética de peixes também tem sido utilizada para produção de populações monossexo tanto de fêmeas (ginogênese) quanto de machos (androgênese). A produção por esta técnica envolve administração de choques físicos nos ovos impedindo a continuação da segunda meiose ou da primeira mitose dos ovos fertilizados (Komen e Thorgaard, 2007).

Para a produção de peixes estéreis, uma alternativa é a indução de triploidia. A produção de indivíduos triploides consiste na aplicação de um choque físico ou químico, logo após a liberação do ovo antes da segunda divisão meiótica, o que causa retenção do segundo corpúsculo polar e formação de uma célula triploide (Piferrer et al., 2009; Turra et al., 2010). Estes indivíduos geralmente são estéreis devido a divisão meiótica irregular (Tiwary et al., 2004). A produção de triploides também pode ser obtida pelo acasalamento de indivíduos diplóides com tetraploides, o que evitaria a contínua extrusão de ovos para tratamento com choque (Turra et al., 2010). Para formação de tetraploides, os choques devem ser conduzidos após a fertilização e antes da primeira divisão mitótica, o que impede a ocorrência da divisão celular e retenção do conteúdo de DNA duplicado na célula (Piferrer et al., 2009; Turra et al., 2010).

Considerações finais

Diversas tecnologias para o controle da reprodução foram desenvolvidas com o intuito de aprimorar a produção de peixes. O conhecimento e o domínio do processo reprodutivo impulsionaram diversas biotecnologias como a produção de híbridos, transgênicos, triploides, tetraploides, linhagens de peixes melhoradas. Embora não haja dúvida de que as técnicas de controle reprodutivo em si constituem um avanço, ainda há necessidade da integração das mesmas a um sistema de produção. As tecnologias reprodutivas



associadas a um sistema de produção, cuja relação custo-benefício tenha sido avaliada, podem gerar impactos mais expressivos para a cadeia produtiva do pescado.

Agradecimentos

À FAPEMIG e CNPq, pelo apoio as pesquisas desenvolvidas no LAQUA.

Referências

- Acuña JJA, Rangel JLH.** Efectos del extracto hipofisiario de carpa común y el análogo de la GnRH sobre la maduración final del oocito y el desove de la cachama negra (*Colossoma macropomum*). Rev Cient (Maracaibo), v.19, p.486-494, 2009.
- Alvarenga ER, França LR.** Effects of different temperatures on testis structure and function, with emphasis on somatic cells, in sexually mature Nile tilapias (*Oreochromis niloticus*). Biol Reprod, v.80, p.537-44, 2009.
- Andrade DR, Yasui GS.** O manejo da reprodução natural e artificial e sua importância na produção de peixes no Brasil. Rev Bras Reprod Anim, v.27, p.166-172, 2003.
- Atencio VG.** Producción de alevinos de especies nativas. Rev MVZ Córdoba, v.6, p.9-14, 2001.
- Bhujel RC.** A review of strategies for the management of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodfish in seed production systems, especially hapa-based systems. Aquaculture, v.181, p.37-59, 2000.
- Campos-Mendoza A, McAndrew BJ, Coward K, Bromage N.** Reproductive response of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to photoperiodic manipulation; effects on spawning periodicity, fecundity and egg size. Aquaculture, v.231, p.299-314, 2004.
- Devlin RH, Nagahama Y.** Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. Aquaculture, v.208, p.191-364, 2002.
- Donaldson EM.** The integrated development and application of controlled reproduction techniques in Pacific salmonid aquaculture. Fish Physiol Biochem, v.2, p.9-24, 1986.
- Ekasari J, Zairin Jr M, Putri DU, Sari NP, Surawidjaja EH, Bossier P.** Biofloc-based reproductive performance of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* L. broodstock. Aquacult Res, v.46, p.509-512, 2015.
- El-Sayed AM, Kawana M.** Effects of dietary protein and energy levels on spawning performance of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) broodstock in a recycling system. Aquaculture, v.280, p.179-184, 2008.
- Fernandes AF, Alvarenga ER, Oliveira DA, Aleixo CG, Prado SA, Luz RK, Sarmento NL, Teixeira EA, Luz MR, Turra EM.** Production of oocytes of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) for in vitro fertilization via hormonal treatments. Reprod Domest Anim, v.48, p.1049-1055, 2013.
- Goulding M, Carvalho ML.** Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): an important amazonian food fish. Rev Bras Zool, v.1, p.107-133, 1982.
- Komen H, Thorgaard GH.** Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: a review. Aquaculture, v.269, p.150-173, 2007.
- Leite LV, Melo MAP, Oliveira FCE, Pinheiro JPS, Campello CC, Nunes JF, Salmito-Vanderley CSB.** Determinação da dose inseminante e embriogênese na fertilização artificial de tambaqui (*Colossoma macropomum*). Arq Bras Med Vet Zootec, v.65, p.421-429, 2013.
- Lubzens E, Young G, Bode J, Cerdà J.** Oogenesis in teleosts: how fish eggs are formed. Gen Comp Endocr, v.165, p.367-389, 2010.
- Menezes JTB, Queiroz LJ, Doria CRC, Menezes Jr JB.** Avaliação espermática pós-descongelamento em tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818). Acta Amaz, v.38, p.365-368, 2008.
- Muniz JASM, Catanho MTJA, Santos AJG.** Influência do fotoperíodo natural na reprodução induzida do tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818). Bol Inst Pesca, v.34, p.205-211, 2008.
- Murgas LDS, Drumond MM, Pereira GJM, Felizardo VO.** Manipulação do ciclo e da eficiência reprodutiva em espécies nativas de peixes de água doce. Rev Bras Reprod Anim Supl, n.6, p.70-76, 2009.
- Mylonas CC, Fostier A, Zanuy S.** Broodstock management and hormonal manipulations of fish reproduction. Gen Comp Endocr, v.165, p.516-534, 2010.
- Nóbrega RH, Batlouni SR, França LR.** An overview of functional and stereological evaluation of spermatogenesis and germ cell transplantation in fish. Fish Physiol Biochem, v.35, p.197-206, 2009.
- Orfão LH.** Indução da desova e espermiacão de peixes em criações comerciais. Rev Bras Reprod Anim, v.37, p.192-195, 2013.
- Pandian TJ, Sheela SG.** Hormonal induction of sex reversal in fish. Aquaculture, v.138, p.1-22, 1995.
- Piferrer F, Beaumont A, Falguière JC, Flajshans M, Haffray P, Colombo L.** Polyploid fish and shellfish: Production, Biology and application to aquaculture for performance improvement and genetic containment. Aquaculture, v.293, p.125-156, 2009.
- Ponzoni RW, Hamzah A, Tan A, Kamaruzzamana N.** Genetic parameters and response to selection for live weight in the GIFT strain of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). Aquaculture, v.247, p.203-210, 2005.
- Quagio-Grassiotto I, Wildner DD, Ishiba R.** Gametogênese de peixes: aspectos relevantes para o manejo



reprodutivo. Rev Bras Reprod Anim, v.37, p.181-191, 2013.

Reading BJ, Sullivan CV. Vitellogenesis in fish. In: Farrell, AP. (Ed.). Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. New York: Academic Press, 2011. p.635-646.

Ridha MT, Cruz EM. Effect of light intensity and photoperiod on Nile tilapia *Oreochromis niloticus* L. seed production. Aquacult Res, v.31, p.609-617, 2000.

Rinchar J, Dabrowski K, Van Tassell JJ, Stein RA. Optimization of fertilization success in *Sander vitreus* is influenced by the sperm: egg ratio and ova storage. J Fish Biol, v.67, p.1157-1161, 2005.

Schulz RW, França LR, Lareyre JJ, LeGac F, Chiarini-Garcia H, Nobrega RH, Miura T. Spermatogenesis in fish. Gen Comp Endocr, v.165, p.390-411, 2010.

Sloman, KA. The diversity of fish reproduction: an introduction. In: Farrell AP (Ed.). Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. New York: Academic Press, 2011. p.613-615.

Tiwary BK, Kirubakaran R, Ray AK. The biology of triploid fish. Rev Fish Biol Fisher, v.14, p.391-402, 2004.

Turra EM, Oliveira DAA, Teixeira EA, Luz RK, Prado AS, Melo DC, Faria PMC, Souza AB. Controle reprodutivo em tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) por meio de manipulações sexuais e cromossômicas. Rev Bras Reprod Anim, v.34, p.21-28, 2010.

Turra EM, Oliveira DAA, Valente BD, Teixeira EA, Prado SA, Alvarenga ER, Melo DC, Felipe VPS, Fernandes AFA, Silva MA. Longitudinal genetic analyses of fillet traits in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. Aquaculture, v.356/357, p.381-390, 2012a.

Turra EM, Oliveira DAA, Valente BD, Teixeira EA, Prado SA, Melo DC, Fernandes AFA, Alvarenga ER, Silva MA. Estimation of genetic parameters for body weights of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* using random regression models. Aquaculture, v.354/355, p.31-37, 2012b.

Vilela DAR, Silva SGB, Peixoto MTD, Godinho HP, França LR. Spermatogenesis in teleost: insights from the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) model. Fish Physiol Biochem, v.28, p.187-190, 2003.

Yamazaki F. Sex control and manipulation in fish. Aquaculture, v.33, p.329-354, 1983.

Wootton RJ, Smith C. Reproductive Biology of Teleost Fishes. 4 ed. Oxford: John Wiley & Sons, 2015. 368 p.

Zohar Y, Mylonas CC. Endocrine manipulations of spawning in cultured fish: from hormones to genes. Aquaculture, v.197, p.99-136, 2001.
