

HARUMI IRENE SUZUKI

**Variações na Morfologia Ovariana e no Desenvolvimento do
Folículo de Peixes Teleósteos da Bacia do Rio Paraná.**

Dissertação apresentada à Comissão de Pós-Graduação em Zoologia através da Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas.

Curitiba
1992

Variações na Morfologia Ovariana e no Desenvolvimento do folículo de Peixes Teleósteos da Bacia do rio Paraná.

Por

HARUMI IRENE SUZUKI

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de mestre no curso de Pós-Graduação em Zoologia, pela comissão formada pelos professores:

Dr. Angelo Antonio Agostinho (orientador)

Dra. Massuka Y. Narahara

Dr. Paulo de Tarso da Cunha Chaves

Curitiba, 18 de setembro de 1992

AGRADECIMENTOS

Meu agradecimento especial ao Professor Dr. Angelo Antonio Agostinho, que acima de tudo criou possibilidades da existência do NUPELIA e das condições de trabalho, pela paciência, dedicação e disposição na orientação deste estudo e principalmente pela amizade e grande contribuição na minha formação.

Ao atual coordenador do NUPELIA professor Dr. Horácio Ferreira Julio Jr., pelo apoio e pela valorosa contribuição na obtenção de fotomicrografias e ao vice coordenador Jair Gregoris pelo apoio.

Ao professor Keshyiu Nakatani pelo apoio no decorrer da minha vida profissional.

Ao NUPELIA (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura) pelas facilidades concedidas para a realização deste trabalho.

À ITAIPU BINACINAL e FINEP, pelo financiamento dos projetos.

Ao curso de Pós-graduação em Zoologia, na pessoa da Coordenadora professora Dra. Setuko Massunari.

À CAPES, Coordenação de Apoio ao Pessoal do Ensino Superior, pelas bolsas concedidas.

Aos amigos e biólogos; Rosemara Fuji, Luiz Carlos Gomes, Claudenice Deitós e Paulo Inada e especialmente Evanilde Benedito Cecilio pela valiosa contribuição e sugestões, na fase final.

Aos amigos Edson Kiyoshi Okada pelo auxílio na coleta de material e auxílio nesta fase final e Carlos Sérgio Agostinho pela presença e oportunidade de discussão.

À Marli Cristina Campos pela grande ajuda que prestou-me nas várias etapas do trabalho e principalmente pela montagem e padronização das referências bibliográficas, enfim a todos pelo apoio e amizade.

À amiga Marion H. Machado e Luiz Carlos Gomes pela tradução do resumo.

Aos então estagiários, Lucinei Fabiano Alves, Márcia Lilian Moser, Edgar Benedito pela contribuição na tomada de diâmetro de ovócitos.

Às amigas Irani Lopes Pereira e Célia Tieri Miyamoto que por muito tempo foram responsáveis pelo laboratório de histologia.

Ao professor Dr. Adelbar A. Sampaio, pelo auxílio nas análises estatísticas.

Ao Prof. Dr. Paulo de Tarso da Cunha Chaves e a Dra. Massuka Y. Narahara, membros da banca examinadora, pelas valiosas sugestões.

Aos professores Dr. Fábio Amodêo Lansac Tôha, Dr. Erasmo Renesto e Dra. Anna Emilia A. M. Vazzoler pela revisão do texto e sugestões.

À Maria das Graças pela contribuição na revisão gramatical.

À Marilena Ribeiro pela datilografia das legendas.

Ao Celso e a Érica Ikedo pela amizade e pela ajuda na confecção de algumas figuras e desenhos.

Aos meus familiares Sérgio, Carmen, Claudemir e Olivia pelo carinho e apoio constantes.

Aos meus pais pelo apoio, confiança e amor.

Enfim foram muitas, as pessoas que contribuíram na elaboração deste documento, a todas a minha mais sincera gratidão.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS.....	4
RESULTADOS	10
1. Características morfológicas e posição dos ovários	10
2. Fases de desenvolvimento do folículo ovariano	14
3. Variações qualitativas e quantitativas nos elementos do folículo ovariano durante o seu desenvolvimento.....	19
4. Desenvolvimento ovocitário e tipo de desova	47
5. Análise de grupamento	49
DISCUSSÃO	55
CONCLUSÕES	97
SUMMARY	100
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	101
PLANCHAS	109
TABELAS	117
ANEXO	137

RESUMO

Neste estudo são analisadas e comparadas as características morfológicas dos ovários e morfo-biométricas dos componentes do folículo ovariano de teleósteos da bacia do rio Paraná. Relações entre estas características e a estratégia reprodutiva e grupamentos taxonômicos são também estabelecidas. Os exemplares analisados foram obtidos em diferentes ambientes da bacia do rio Paraná, no trecho entre a foz do rio Paranapanema e a do Iguaçu. Secções transversais dos exemplares ao nível da cavidade visceral, cortes histológicos de ovários em diferentes fases de desenvolvimento e ovócitos dissociados foram utilizados nesta análise, sendo as comparações inter-específicas de cada característica considerada realizada para mesma fase ou mesmo estágio de maturação. As variações na morfologia ovariana estão relacionadas principalmente ao espaço disponível na cavidade visceral e às interações entre os requerimentos de espaço pela maturação cíclica e grupo taxonômico. O tamanho dos ovócitos, associado ao cuidado parental, relaciona-se com o número de nucléolos e diâmetro de grânulos de vitelo. As variações nas espessuras da zona radiata relaciona-se com o meio no qual os ovócitos são depositados e os ovos desenvolvem. A espessura da camada granulosa tendem a ser delgada nos Characoidei (exceto *Schizodon nasutus* e *Apareiodon piracicabae*) e mais espessa nos Siluroidei. Os diferentes tipos de inclusões observados nas células da granulosa podem estar relacionados aos diferentes graus de adesividade e/ou proteção dos ovos após extruídos. Observou-se dois padrões de desenvolvimento, o sincrônico em grupos e o assincrônico acumulativo e dois de desova, total ou parcelada por temporada. A análise de grupamento de 57 espécies conforme as variáveis do folículo ovariano revela formações de grupos de espécies com estratégias relacionadas.

INTRODUÇÃO

O sistema hidrográfico do rio Paraná é considerado o segundo maior da América do Sul. Este rio nasce em território brasileiro da confluência dos rios Paranaíba e Grande e se desdobra por terras da Argentina, Paraguai e Uruguai, percorrendo uma extensão de 2.739 Km. Os principais cursos d'água que compõe a bacia do rio Paraná, tiveram suas características, consideravelmente alteradas como decorrência da ocupação desordenada que se verifica nas suas encostas. Este quadro tem sido agravado nos últimos anos pela expansão das fronteiras agro-pecuárias e pelo uso abusivo de produtos químicos. Soma-se a isto os empreendimentos hidrelétricos já realizados ou em vias de realização, a ocupação das planícies de inundação marginal em projetos de irrigação e drenagem e a instalação de indústrias com grande potencial poluidor em certas áreas. A crescente demanda de alimento e energia não permite antever melhorias neste quadro, a menos que as expectativas sejam revertidas através de uma revisão do modelo de desenvolvimento econômico atual, contemplando, além da viabilidade econômica dos empreendimentos, sua compatibilidade ecológica e os anseios da sociedade como um todo.

A ocupação desordenada da bacia e seu uso nas atividades humanas tem se mostrado incompatível com a manutenção de muitas comunidades de peixes, tanto pela degradação de seus habitats como pela destruição de seus criadouros naturais. Para que se proceda a reversão deste quadro, são necessárias medidas de manejo pesqueiro e ordenamento racional das atividades antrópicas no ambiente, empreendimentos que exigem informação acerca da biologia das espécies, da dinâmica populacional e da estrutura e funcionamento das comunidades presentes.

Dentre os aspectos biológicos de maior relevância estão aqueles relacionados à reprodução, visto que do sucesso reprodutivo depende a agregação de novos recrutas à população e, portanto, à manutenção da espécie.

Os peixes que habitam as planícies de inundação apresentam uma diversidade de hábitos reprodutivos que se adapta as dificuldades inerentes a reprodução em sistemas com nível d'água fluuando rapidamente e condições física e química, muitas vezes extremas. Nestes ecossistemas parece que as especializações morfo-fisiológicas e comportamentais são mais variadas para a reprodução do que para a alimentação. A diversidade das adaptações pode ser evidenciada pelo fato que quase todos os padrões reprodutivos relacionados por Balon estarem representados nestes ecossistemas (WELCOME, 1979).

Esta diversidade de padrões reprodutivos pode estar refletida na morfologia ovariana e na dinâmica da ovogênese. WALLACE & SELMAN (1981), a este propósito, relatam como parte da estratégia reprodutiva o modo pelo qual os vários processos envolvidos no crescimento ovocitário são modificados visando assegurar o sucesso reprodutivo em condições ambientais diversas a que os teleósteos estão submetidos. Estes autores discutem, neste contexto, o tamanho final do ovo e a organização dinâmica do ovário. No entanto, além do tamanho do ovócito, que pode indicar a quantidade de reserva nutritiva para o futuro embrião, outras características do folículo ovariano podem trazer importantes informações da estratégia reprodutiva. Assim, as vesículas corticais participam da formação do espaço perivitelínico que, por sua vez se relacionam à fluuabilidade do ovo, além de aumentar consideravelmente o seu tamanho tornando o não disponível a predadores de pequeno porte. O desenvolvimento da zona radiata pode ser uma resposta ao grau de atrito com o meio e suas ornamentações, quando presente, refletem informações acerca do comportamento do ovo no ambiente. As células da granulosa, com diferentes tipos de inclusões citoplasmáticas, podem ser responsáveis pela produção do muco que envolve o ovo extruído e lhe confere a adesividade registrada em muitas

espécies.

A abordagem histológica nos estudos de biologia reprodutiva de teleósteos da bacia do rio Paraná tem se restringido, principalmente, à descrição das fases de desenvolvimento ovocitário e confirmação dos estágios de maturação gonadal de algumas espécies. Estudos comparativos dos aspectos da dinâmica da ovogênese em peixes foram realizados em outras bacias e para o ambiente marinho. Entre estes destacam-se os estudos de CHAVES (1985) com 24 espécies de teleósteos da região amazônica, CHAVES (1988) com mais 14 espécies do litoral de São Paulo, BAZZOLI & RIZZO (1990) para 10 espécies da bacia do São Francisco e BAZZOLI (1992) com 108 espécie de teleósteos de procedência variada no continente sul-americano. Estes últimos autores, no entanto, não discutem as possíveis implicações ecológicas das variações encontradas.

O presente estudo pretende evidenciar as possíveis relações entre a morfologia ovariana e componentes do folículo com a estratégia reprodutiva em teleósteos da bacia do rio Paraná.

MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares de teleósteos utilizados neste estudo foram capturados na bacia do rio Paraná, no trecho compreendido entre a foz do rio Paranapanema e a do Iguaçu, durante o período de novembro de 1983 a março de 1990.

As estações de amostragem na bacia compreenderam o reservatório de Itaipu (municípios de Guaíra, Santa Helena e Foz), o rio Paraná em seu trecho a montante do reservatório (municípios de Altônia e Porto Rico) e a jusante (imediatamente abaixo da barragem de Itaipu), nos tributários do reservatório (rios Ocof, São Francisco Falso, São Francisco Verdadeiro e Guaçu), em afluentes do rio Paraná em sua margem direita (Iguatemi e Ivinheima) e esquerda (Piquiri), e em ambientes lênticos (lagoas Patos, Pousada das Garças, Fechada e Guaraná) ou semi-lênticos (canal Corutuba e rio Baía) da planície de inundação do rio Paraná na região de Porto Rico (Fig. 1). O período de coletas em cada estação foi variável, porém, em cada uma delas foram realizadas amostragens mensais por intervalos de tempo não inferiores a dois anos.

Os exemplares foram obtidos da pesca experimental e profissional, sendo os aparelhos constituídos por redes de espera simples com malhagens 03, 04, 06, 08, 10, 12, 14, 16 cm e tresmalho com malhagens 06 e 08 cm, medidas entre nós opostos com as malhas esticadas, rede de arrasto; tarrafas; espinhéis e anzóis de galho. As redes de espera e espinhéis ficaram instaladas por 24 horas em cada localidade e campanha de amostragem, realizando-se duas ou três revistas durante este intervalo.

Coleta de dados

No campo

Após a captura, os peixes foram transportados aos laboratórios montados em cada localidade, onde foram identificados, etiquetados e anotados o local e a data de captura. Para cada exemplar foram registradas as seguintes informações: comprimento total (ct) e comprimento padrão (cp), em centímetros com aproximação em milímetros; peso total (pt), em grama com aproximação em centigrama. Após uma incisão ventral as gônadas foram expostas para a identificação do sexo e do estágio de desenvolvimento gonadal. As gônadas foram retiradas e pesadas (pg), em grama com aproximação em centigrama. Partes destas foram fixadas em solução de Bouin para estudos histológicos, permanecendo no fixador por um período de 12 a 24 horas, de acordo com o tamanho da peça. Decorrido este tempo foram preservadas em álcool 70%. Ovários inteiros foram abertos e fixados em solução de Gilson, conforme recomendado por VAZZOLLER (1981). Alguns, no entanto, foram fixados, sem qualquer incisão, em formaldeído a 8% (neutralizado) e conservados em álcool 70%, para descrição anatômica posterior.

Os estádios de maturação dos ovários foram determinados, macroscopicamente, com base nas seguintes características: transparência, coloração, vascularização superficial, turgidez, volume que ocupa na cavidade visceral, visualização e aparência dos ovócitos no caso de fêmea e extrusão de esperma nos machos. Registrou-se também para os estádios maduro e repouso de cada espécie uma descrição da morfologia macroscópica das gônadas, particularmente no que se refere à espessura da túnica, posição na cavidade visceral, forma e relações com outras vísceras.

Alguns exemplares foram injetados com formaldeído a 8% e conservados no mesmo tipo de solução a 4% e destinados para os estudos complementares de morfologia macroscópica das gônadas.

no laboratório

Os ovários destinados aos estudos histológicos sofreram tratamento rotineiro para coloração em hematoxilina e eosina, conforme preconizado em VAZZOLER (1981). As lâminas histológicas obtidas neste processo foram analisadas sob os seguintes aspectos: 1) caracterização das fases de desenvolvimento do folículo ovariano e confirmação dos estádios de maturação gonadal; 2) quantificação e caracterização dos componentes do folículo ovariano e 3) determinação do tipo de desenvolvimento ovocitário e de desova.

As fases de desenvolvimento do folículo ovariano foram caracterizadas com base no surgimento e/ou modificações de estruturas celulares e na afinidade tintorial dos mesmos, enquanto os estádios de maturação gonadal foram confirmados microscopicamente pela presença e abundância de ovócitos em diferentes fase de desenvolvimento, presença de folículo pós-ovulatório e atrésico, irrigação e aspecto geral da secção do corte.

Todas as medidas dos componentes do folículo ovariano foram feitas utilizando-se da ocular micrométrica acoplado ao microscópio óptico Olympus CBA com objetiva de 40X, sendo as medidas convertidas em micrômetros.

Os nucléolos foram contados e medidos, nos ovócitos na fase perinucleolar final antes do aparecimento das vesículas, sendo utilizado o diâmetro médio (μm) dos maiores nucléolos presentes na secção como recurso para minimizar o efeito do plano de corte.

As vesículas, consideradas aqui como todas as estruturas vacuoladas que aparecem no citoplasma antes da vitelogênese, foram estudadas quanto ao local de deposição inicial no citoplasma (periférica - imediatamente abaixo da membrana citoplasmática, cortical - no terço periférico, intermediária - na metade da distância entre o núcleo e a membrana citoplasmática, interna - próxima ao núcleo, dispersa - em todo o citoplasma), forma (esférica, grande e irregular, esférica + irregular, irregular

pequena, elíptica), abundância (escassa - menos que 1/4 da área citoplasmática, moderada - entre 1/4 e 1/2, abundante - mais da metade da área), e o tamanho, tomado em micrômetros. Vesículas irregulares foram medidas pela média do maior e menor eixo. Forma, tamanho e abundância foram determinados no final da fase vesícula cortical.

Os grânulos de vitelo presentes nos ovócitos na fase de vitelogênese final foram também analisados quanto ao diâmetro e ao local de deposição inicial, sendo neste último caso consideradas as áreas periférica (próximo à membrana citoplasmática), intermediária (na metade da distância entre o núcleo e a membrana citoplasmática), interna (próximo ao núcleo) e dispersa (em todo o citoplasma).

A zona radiata, uma camada acelular depositada entre a membrana do ovócito e as células do envoltório folicular, foi caracterizada quanto à espessura e evidenciação de estriações (presentes ou ausentes) ao microscópio óptico e com as técnicas histológicas utilizadas.

A granulosa, uma camada de células foliculares que envolve o ovócito, foi caracterizada quanto a posição do núcleo (central, basal, núcleo não evidenciável) e aspecto da granulação citoplasmática (não evidenciável, muito fina, fina, média, grosseira e vacuolada), bem como quanto à sua espessura.

Os ovários fixados em solução de Gilson e acondicionados nesta solução em frascos, foram submetidos a agitações periódicas para facilitar a dissociação dos ovócitos. Após a dissociação completa, a solução de Gilson foi removida e os ovócitos foram lavados e preservados em álcool 70%.

Para selecionar o ovário com os maiores ovócitos em cada espécie, foram medidos os diâmetros de aproximadamente 20 maiores ovócitos em cada ovário maduro preservado. Selecionado o ovário com os maiores ovócitos, cerca de 200 destes tiveram seus diâmetros medidos sob microscópio estereoscópico equipado com ocular micrométrica. A magnitude usada nas medições foi estabelecida conforme o maior tamanho de ovócitos apresentado pela espécie e as medidas obtidas foram

convertidas em micrômetros.

O tipo de desenvolvimento ovocitário foi inferido a partir da análise das lâminas histológicas com cortes de ovários em diferentes estádios de maturação, sendo consideradas a presença e a abundância de ovócitos nas distintas fases de desenvolvimento. Para as inferências acerca do tipo de desova, utilizaram-se, além do tipo de desenvolvimento ovocitário e dos valores do peso relativo dos ovários (Pg.100/Pt), os registros de ovários semi-esgotados, identificados pela presença concomitante de folículos pós-ovulatórios e em maturação.

Análise dos dados

A análise de covariância (utilizada na interpretação dos valores de tamanho de ovócitos a partir das variáveis quali e quantitativas aferidas durante o desenvolvimento ovocitário), a de regressão múltipla (para estabelecer as relações entre as variáveis quantitativas e o tamanho dos ovócitos) e de correlação de Pearson (para identificar o grau de correlação entre as variáveis quantitativas) foram realizadas com o apoio do software SYSTAT (WILKINSON, 1988) (licenciado para UNICAMP). Este software foi também utilizado para a análise de agrupamento das espécies conforme as variáveis analisadas. Os dados quatitativos, para esta última análise, foram transformados em qualitativos pela atribuição de pontos conforme a classe de valores a que pertenciam (ver tabela para valores). O método utilizado para construção de matriz de parença foi a porcentagem de valores discrepantes (PCT) e o de agrupamento foi a ligação completa (complete linkage), visto que este possibilita a formação de grupos compactos e bem individualizados.

Outros recursos computacionais utilizados para o tratamento dos dados e apresentação foram HARVARD GRAPHICS (lic.no.SP030-02741/NUPELIA-UEM), QUATTRO PRO (lic.no.DA245D10626209/NUPELIA-UEM), MICROSOFT WORD (lic. no.03499P-400/NUPELIA-UEM)

RESULTADOS

1. Características morfológicas e posição dos ovários

A análise da morfologia do aparelho reprodutor de fêmeas das espécies de teleósteos da bacia do rio Paraná, pertencentes a cinco ordens (Clupeiformes, Characiformes, Siluriformes, Perciformes e Pleuronectiformes), revelou que todas as espécies apresentam um par de ovários do tipo cistovariano que podem se apresentar fundidos em diferentes níveis.

A forma dos ovários variou de laminar a cilíndrica e a posição de ventral, lateral a dorso-mediana, conforme o grupo taxonômico, a forma do corpo e a conformação das demais vísceras. Os ovários estão presos à parede do corpo por um mesovário e revestidos por uma cápsula de espessura variável. Da face interna da cápsula partem projeções para o interior do órgão, formando septos que sustentam as dobras ou lamelas ovígeras. As lamelas ovígeras são constituídas de tecido conjuntivo frouxo e servem de suporte para as células germinativas. Destituídos, de zona medular, os ovários encerram uma cavidade (cavidade ovariana). A cápsula e a cavidade ovariana continuam posteriormente formando o oviduto que se abre no seio urogenital.

Os Characiformes, de maneira geral, apresentam ovários alongados e foliáceos, posicionados na região dorso-lateral (Fig. 2A, B), paralelamente à vesícula gasosa. O lúmen ovariano é amplo e deslocado para a parede da cavidade visceral, projetando-se em ovidutos longos que se juntam apenas na abertura genital.

Entretanto, no estágio maduro, é comum observar-se os dois ovários tocando-se dorsal e ventralmente, envolvendo as vísceras e ocupando, virtualmente, todo o espaço livre da cavidade. As espécies com ovários foliáceos não apresentam lamelas ovígeras na face em contato com a parede da cavidade visceral. A cápsula desta face é especialmente delgada e quase transparente, quando presente.

Entre os Characiformes, ovários amplamente fundidos foram observados somente nas espécies de Curimatidae. Esta família apresenta ovários laminares revestindo quase toda a cavidade visceral em todos os estádios de maturação gonadal e, juntamente com *Prochilodus.scrofa* (Fig. 2A) e *Apareiodon affinis*, todos iliófagos de intestino longo, compõe o grupo de Characiformes com os ovários mais laminares entre os observados. Ovários quase cilíndricos e alongados, com cavidade ovariana pouco desenvolvida e ovidutos curtos são, por outro lado, registrados em *Hoplias malabaricus* e *Acestrorhynchus lacustris*, ambas espécies ictiófagas, de desova parcelada e corpo aproximadamente cilíndrico. As três espécies de Serrasalminae analisadas apresentam cavidade ovariana ainda mais restrita, oviduto curto e ovários lateralmente achatados, porém elípticos em corte transversal. *Myloplus levis*, pertencente a subfamília relacionada à Serrasalminae (Myleinae), mostra ovários quase cilíndricos. Nesses grupos, as lamelas ovígeras curtas projetam-se de quase toda extensão da cápsula, sendo ausentes apenas na extremidade dorsal, abaixo do mesovário que liga o ovário à parede do corpo, onde o lúmen ovariano se alarga.

Entre os Siluroidei predominam ovários fusiformes a cilíndricos, de posição dorso-mediana (Figs. 2C, D). Os Siluroidei, excetuando-se os gêneros *Loricariichthys* e *Loricaria*, geralmente dotados de ampla vesícula gasosa, comumente mostram ovários paralelos, muito próximos ou fundidos na porção caudal, que divergem em forma de Y na altura da vesícula gasosa, terminando afilados. *Loricariichthys* e *Loricaria*, que apresentam o corpo fortemente deprimido, mostram ovários saciformes achatados, com cápsula ovariana espessa, na posição dorso-mediana, tornando-se mais roliços nos estádios finais de maturação (Fig. 2E).

Hypophthalmus edentatus, uma espécie planctófaga (LANSAC TÔHA, 1991), sem vesícula gasosa e com corpo achatado lateralmente, apresenta ovários fusiformes, alargados e amplamente aderidos à parede lateral do corpo. Entretanto, mesmo nesta espécie, os ovários mostram-se fundidos na região da abertura genital, bifurcando-se novamente em direção caudal, onde se alojam em duas câmaras posteriores à abertura genital. Os ovários desta espécie estão separados das demais vísceras por um peritônio que envolve a massa visceral. Quando maduros, espalham-se ventralmente sob as vísceras, com uma forma aproximada de H.

A maioria dos Siluroidei apresenta mesovários mais conspícuos que aqueles observados em Characiformes, além de mostrarem cápsulas ovarianas mais espessas e com camadas de fibras musculares lisas desenvolvidas. Observam-se, freqüentemente, movimentos peristálticos nos ovários. A posição da cavidade ovariana, ao contrário do verificado entre os Characiformes, é geralmente central e, quando excêntrica, voltada para linha sagital mediana.

As espécies de Gymnotoidei apresentam ovários fusiformes ventrais (Fig. 2F), porém, neste grupo, a abertura genital posiciona-se anteriormente, próxima à cabeça.

Perciformes mostram ovários aproximadamente cilíndricos, de posição dorso-mediana (Fig. 2G), que podem divergir lateralmente em direção à cabeça. A cápsula ovariana é espessa e as lamelas projetam-se apenas da face ventral, o que confere à cavidade ovariana uma posição dorsal, sob a vesícula gasosa. Os ovários deste grupo fundem-se, em seus extremos caudais, em um curto oviduto. Ocupam espaço restrito na cavidade visceral, mesmo quando maduros.

Catathyridiun jenyinsii, espécie de corpo achatado lateralmente, foi a única representante de Pleuronectiformes. Apresenta ovários fusiformes, posicionados ventro-lateralmente, terminados em ovidutos que se fundem apenas na abertura genital. A abertura genital é anterior e o ovário prolonga-se posteriormente, sendo suas metades caudais confinadas em câmaras separadas pelos pterigióforos da

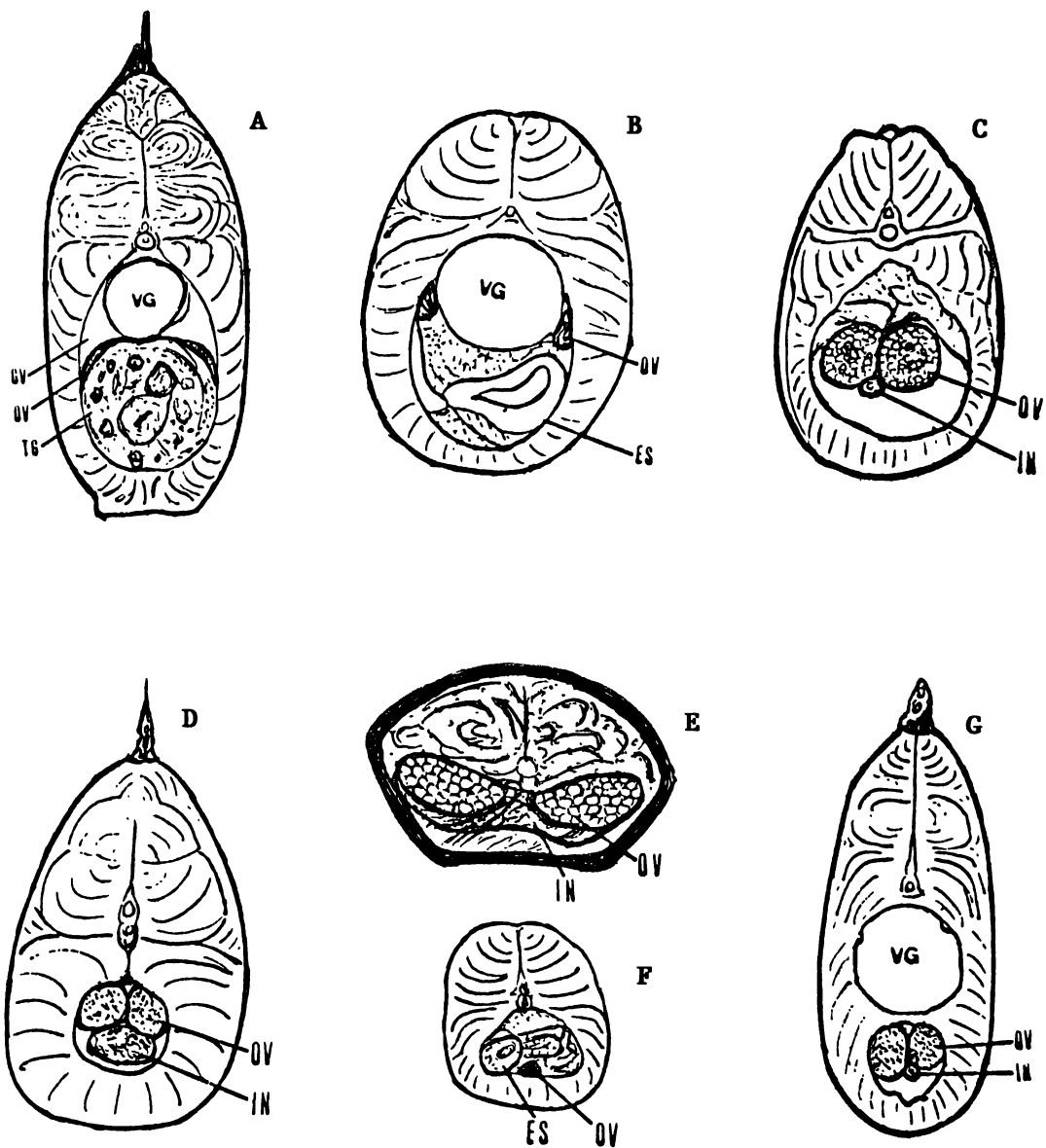


Fig. 2. Esquemas de corte transversal de peixes teleósteos do rio Paraná, mostrando a posição dos ovários. A = *P. scrofa*; B = *H. malabaricus*; C = *P. galeatus*; D = *I. labrosus*; E = *L. platymetopon*; F = *G. carapo* e G = *G. pappaterra*. (OV = Ovário; GV = Gordura Visceral; TG = Trato Digestivo; GV = Vesícula Gasosa; ES = Estômago; IN = Intestino).

nadadeira ventral. A cápsula ovariana muito espessa, apresenta duas camadas de fibras musculares e movimentos peristálticos conspícuos. A cavidade ovariana reduzida localiza-se centralmente.

2. Fases de desenvolvimento do folículo ovariano

O folículo ovariano (unidade formada pelo ovócito e seus envoltórios), alojado no tecido conjuntivo frouxo do estroma ovariano, sofre grandes modificações durante o seu processo de crescimento e maturação. Este processo pode ser dividido em fases, com base nas modificações e/ou aparecimento de estruturas do folículo ovariano. Uma caracterização sucinta e geral, das fases de desenvolvimento do folículo ovariano nas espécies estudadas, é apresentada a seguir.

Fase 0 - ovogônias

As ovogônias são as menores células da linhagem germinativa feminina. Apresentam citoplasma com pouca afinidade tintorial, núcleo esférico com um nucléolo único e central ou levemente excêntrico. O material cromático pode ser observado principalmente concentrado próximo à carioteca, de onde partem delicados fios radiais em direção ao nucléolo (Pl. I, Fig. A).

Fase I - cromatina nucleolar

Na fase cromatina nucleolar as principais modificações no ovócito ocorrem ao nível do conteúdo nuclear. O volume nuclear aumenta e o nucléolo não é visível. A cromatina torna-se mais espessa, intensamente corada pela hematoxilina, ora distribuindo-se difusamente no nucleoplasma, em forma de retículo, ora concentrando-se em grumos, figuras estas relacionadas com as fases iniciais da

prófase I da meiose. O citoplasma tem seu volume um pouco aumentado, mantendo sua baixa afinidade tintorial (Pl. I, Fig. A). Os ovócitos, na fase cromatina nucleolar, geralmente aparecem em grupos, formando uma unidade envolvida por epitélio simples, com células pavimentosas muito achatadas. Células, possivelmente pré-foliculares, podem ser observadas entre os ovócitos, sendo estas dotadas de núcleo elíptico e basófilo e citoplasma claro.

Fase II - Perinucleolar

A fase perinucleolar, caracterizada pelo aparecimento de numerosos nucléolos periféricos e pela basofilia do citoplasma, foi dividida em duas sub fases: a inicial e a final.

Perinucleolar inicial

Nesta fase o ovócito apresenta contorno anguloso, citoplasma intensamente basófilo e núcleo esférico, com poucos nucléolos periféricos (Pl. I, Fig. B). Surge, no citoplasma, próximo ao núcleo, uma estrutura vesicular de forma esférica ou de contorno não muito nítido, que se cora mais intensamente pela hematoxilina que o citoplasma circundante, denominada núcleo vitelínico. O envoltório folicular constitui-se de apenas uma camada simples de células pavimentosas, denominada camada granulosa.

Perinucleolar final

Os ovócitos tomam-se aproximadamente esféricos e diminui a afinidade tintorial pela hematoxilina. No núcleo, os nucléolos tomam-se maiores e mais numerosos (Pl. I, Fig. B). O núcleo vitelínico migra para a periferia do citoplasma, onde, ao final desta fase, desagrega-se. Em algumas espécies (*P.scrofa*, *Loricariichthys* sp, *Loricariichthys platymetopon*, *Loricaria* sp, *Pterodoras granulatus*), o núcleo vitelínico, durante sua desagregação, pode ser visto como um anel basófilo

no citoplasma cortical. A camada granulosa mostra-se um pouco mais espessa e com maior número de células que na sub-fase anterior, fato que evidencia a proliferação destas. Uma nova camada de células pavimentosas (teca) organiza-se sobre a camada granulosa. No final desta fase surge, também, uma camada acelular (zona radiata) depositada entre a membrana do ovócito e a camada granulosa que se apresenta delgada e levemente eosinófila.

Fase III - Vesícula cortical

O aparecimento de estruturas com aspecto vacuolado no citoplasma de ovócitos tratados e corados pela técnica hematoxilina-eosina marca o início da fase vesícula cortical (Pl. II, Fig. A). Estas estruturas, dependendo da espécie, surgem em diferentes profundidades do citoplasma e atingem abundância, forma e tamanho diferentes. O núcleo vitelínico raramente está presente mas, quando isso ocorre, já não apresenta contornos nítidos e nem intensa basofilia. O núcleo do ovócito mostra-se irregular, enquanto as células da camada granulosa continuam o processo de proliferação e a zona radiata torna-se mais espessa.

Fase IV - Vitelogênese

A fase vitelogênese é caracterizada pelo aparecimento e acumulação de grânulos de vitelo no citoplasma, processo que confere ao ovócito um notável aumento em tamanho (Pl. III, Fig. C). Os grânulos de vitelo são estruturas de forma aproximadamente esféricas, eosinófilas e constituem-se em material nutritivo para o futuro embrião. O núcleo apresenta-se com contorno cada vez mais irregular e os nucléolos perdem a intensa basofilia. Durante esta fase, o desenvolvimento da camada granulosa leva a três padrões finais distintos: (a) a camada granulosa torna-se gradativamente mais delgada (pavimentosa), (b) mantém-se na forma cúbica, ou (c)

torna-se mais alta (cilíndrica ou prismática). As alterações verificadas na espessura da zona radiata durante esta fase mostram, também, diferentes tendências conforme a espécie. Nos Characiformes, de maneira geral, a zona radiata atinge a sua maior espessura no final da vitelogênese, enquanto nos Siluroidei não Loricariidae a maior espessura é verificada em etapas intermediárias do processo vitelogênico, tornando-se mais delgada no final desta fase.

Fase V - Maturação final

Findo o processo de vitelogênese, inicia-se o processo de maturação final, que envolve a migração da vesícula germinal para a periferia do ovócito, logo abaixo da micrópila (Pl. VI, Fig. A), onde desagrega-se, liberando seu conteúdo no citoplasma. A micrópila é uma região onde a zona radiata adelgaça-se em forma de funil, sendo conspícua nas secções histológicas dos ovários maduros de *Brycon orbignyanus*, *Schizodon nasutus*, *Apareiodon piracicabae* e *Salminus maxillosus*. A coalescência das gotas de lipídios em uma única grande gota foi observada nesta fase em *Plagioscion squamosissimus* e *C.jenynsii* (Pl. VI, Fig. B). Os grânulos de vitelo nestas espécies também se fundem, formando uma massa homogênea em volta desta gota de lipídio. Na maioria das espécies de Siluroidei, a maturação final leva a um decréscimo na altura da camada granulosa e à formação de um espaço entre ela e o ovócito que é ocupado por um material que se apresenta finamente granulado na secção histológica (Pl. VI, Fig. C). Observações de ovócitos sendo extruídos imersos em material mucoso e hialino em Siluroidei (*P.granulosus*, *Trachydoras paraguayensis* e *H.edentatus*), realizadas em campo, aliadas a estes fatos histológicos, sugerem que as células da camada granulosa produzem e liberam sobre o ovócito o material mucoso, que é eliminado com este durante as posturas.

Fase VIa - Folículo pós-ovulatório

Após a ruptura do folículo e a liberação do ovócito, permanecem no estroma ovariano a camada granulosa e a teca, dobradas de forma irregular (Pl. VI, Fig. D). Nas espécies para as quais foi possível observar folículos pós-ovulatórios recentes, a morfologia destas estruturas não variou muito. As células foliculares do folículo pós-ovulatório recente apresentam núcleo esférico, muitas vezes com um ou mais nucléolos, forma aproximadamente cúbica, com contorno pouco nítido e citoplasma levemente basófilo. Já as células da teca, mantiveram-se pavimentosas. O processo de regressão destes folículos, no entanto, parece variar entre as espécies analisadas, não sendo estas variações analisadas aqui.

Fase VIb - Folículo em regressão

O folículo que, por algum motivo, não atinge a fase V ou não é eliminado, regride até desaparecer, como estrutura organizada, do estroma ovariano (Pl. VI, Fig. D). A atresia folicular foi registrada em todos os estádios de maturação gonadal de exemplares adulto. Entretanto, foi mais comum nos ovários parcialmente esvaziados ou esvaziados e em recuperação. O processo de atresia folicular envolve fagocitose da zona radiata e do ovócito pelas células foliculares. Para a maioria dos Siluriformes, a zona radiata desaparece no início deste processo. Entretanto, entre os Characiformes, foi observado que, em várias espécies, a zona radiata persistiu quase até a fase final da regressão (*S. maxillosus*, *Astyanax bimaculatus*, *Galeocharax kneri*), sendo uma das últimas estruturas a ser absorvida. Os grânulos de vitelo, localizados imediatamente abaixo da camada granulosa, geralmente perdem a forma e homogeneízam-se para serem absorvidos pelas células foliculares. À medida que vai sendo absorvido, o ovócito perde a sua forma original, tornando-se anguloso e, no final do processo, nas secções histológicas exibem forma quase triangular.

Após a fagocitose de todo conteúdo ovocitário, as células foliculares invadem o lúmen deixado pelo ovócito. Nesta etapa, o estroma ovariano mostra pequenas estruturas maciças constituídas de células globosas e angulosas (foliculares), com citoplasma repleto de granulações pardacentas ou homoganeamente róseas, revestidas pelas células da teca.

3. Variações qualitativas e quantitativas nos elementos do folículo ovariano durante seu desenvolvimento

A formação de ovócitos fertilizáveis, dotados de reservas nutritivas essenciais, envolve processos muito semelhantes entre as espécies estudadas, ou seja, além dos processos relacionados à ovogênese, as células germinativas sofrem intensas modificações protoplasmáticas relacionadas à formação de estruturas vacuoladas (vesículas corticais e gotas de lipídios) e grânulos de vitelo. Entretanto, são observadas variações específicas na maneira de deposição, na forma, no tamanho e na abundância destas inclusões citoplasmáticas e organelas, associadas à sua formação, com reflexos no diâmetro alcançado pelos ovócitos, quando prontos. No que se refere aos envoltórios ovocitários, embora o caráter em três camadas (zona radiata, camada granulosa e a teca) seja extensivo a todas as espécies, verifica-se diferenças marcantes, principalmente na espessura destas camadas. As variações específicas são apresentadas na seqüência.

A. Nucléolos

Nucléolos numerosos e posicionados na periferia do núcleo são observados nas secções dos ovários de todas as espécies analisadas. Entretanto, verifica-se uma variação no número e tamanho destes nucléolos, conforme a espécie (Pl. I, Figs. C, D, E) e a fase de desenvolvimento do ovócito. A tendência geral de variação, com a fase do desenvolvimento ovocitário, é de aumento no seu número e tamanho da fase perinucleolar inicial para a final.

Neste estudo, os nucléolos presentes na secção mediana do núcleo de ovócitos na fase perinucleolar final foram contados e medidos. (Tab. I). O número médio de nucléolos variou de $11,5 \pm 2,35$ ($4,30 \mu\text{m}$ de diâmetro) em *Crenicichla niederleinii* a $48,7 \pm 13,0$ ($3,62 \mu\text{m}$ de diâmetro) em *Gymnotus carapo*; o diâmetro de $3,04 \pm 0,28 \mu\text{m}$ (número médio=17,3) em *Geophagus pappaterra* a $9,38 \pm 1,53 \mu\text{m}$ (número médio=18,5) em *Serrasalmus marginatus* (Tab. I; Fig. 3).

Os valores médios de número e diâmetro de nucléolos por grupo taxonômico, ao nível de família e sub-ordem, estão apresentados nas tabela II e figura 4. Os nucléolos são mais numerosos em Gymnotoidei (acima de 33), seguidos pelos Siluroidei (no geral superior a 20), e menos numerosos em Percoidei (menos que 17) e Soleoidei (18). O número de nucléolos entre famílias mostra variação mais acentuada nos Characoidei, seriando de $40,9 \pm 5,1$ em Prochilodontidae (*P.scrofa*) a $18,4 \pm 0,012$ em Serrasalmidae.

A relação entre o número e o diâmetro dos nucléolos mostra-se inversa para o conjunto de espécies analisadas, excetuando-se aquelas da Ordem Percoidei que apresentou nucléolos pouco numerosos e de diâmetros pequenos. Extremos desta tendência foram registrados entre as espécies de Serrasalmidae e Gymnotidae (Fig. 3).

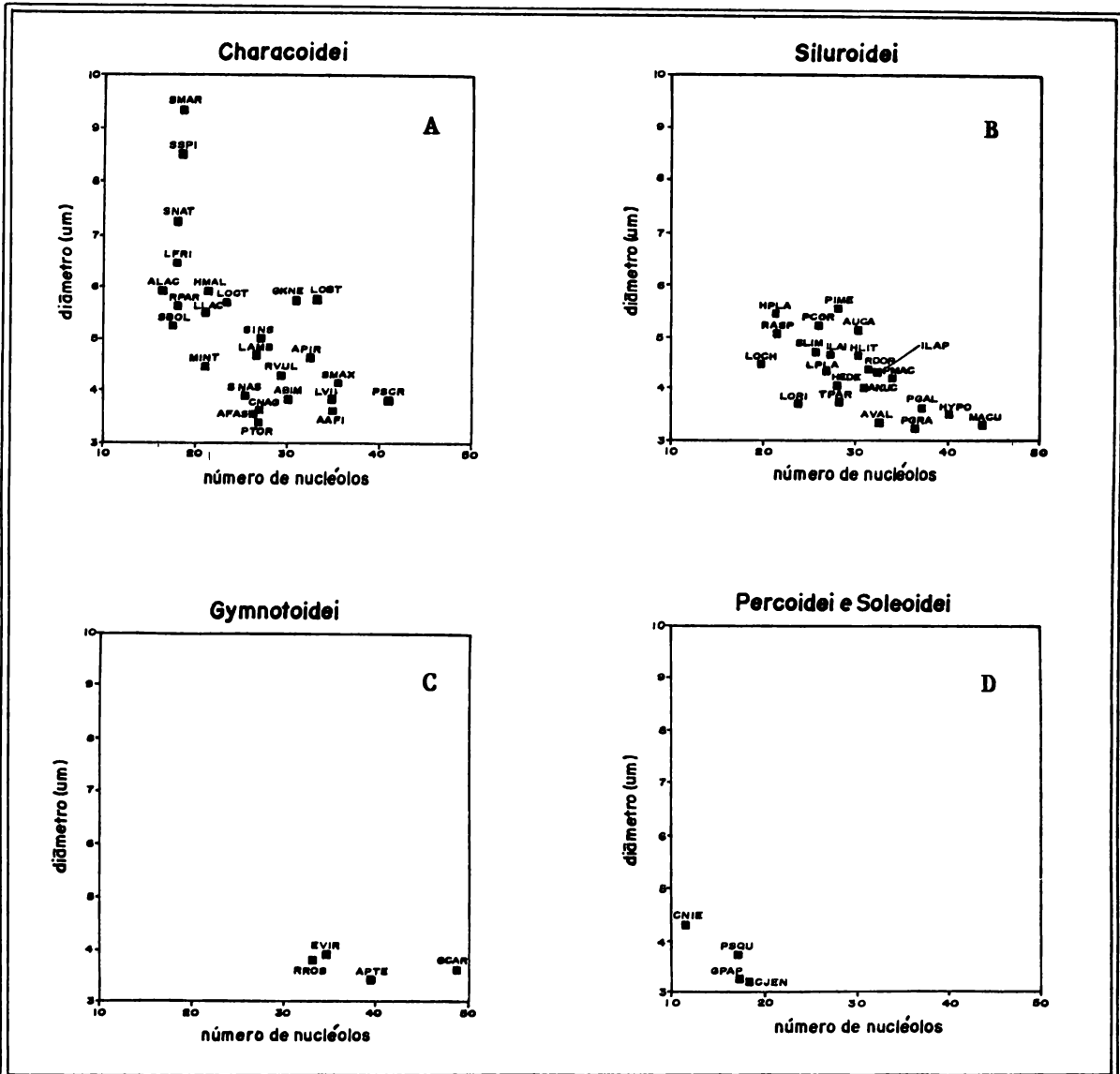


Fig. 3. Relação entre número e diâmetro de nucléolos, em ovócitos na fase perinucleolar final de teleosteos do rio Paraná.

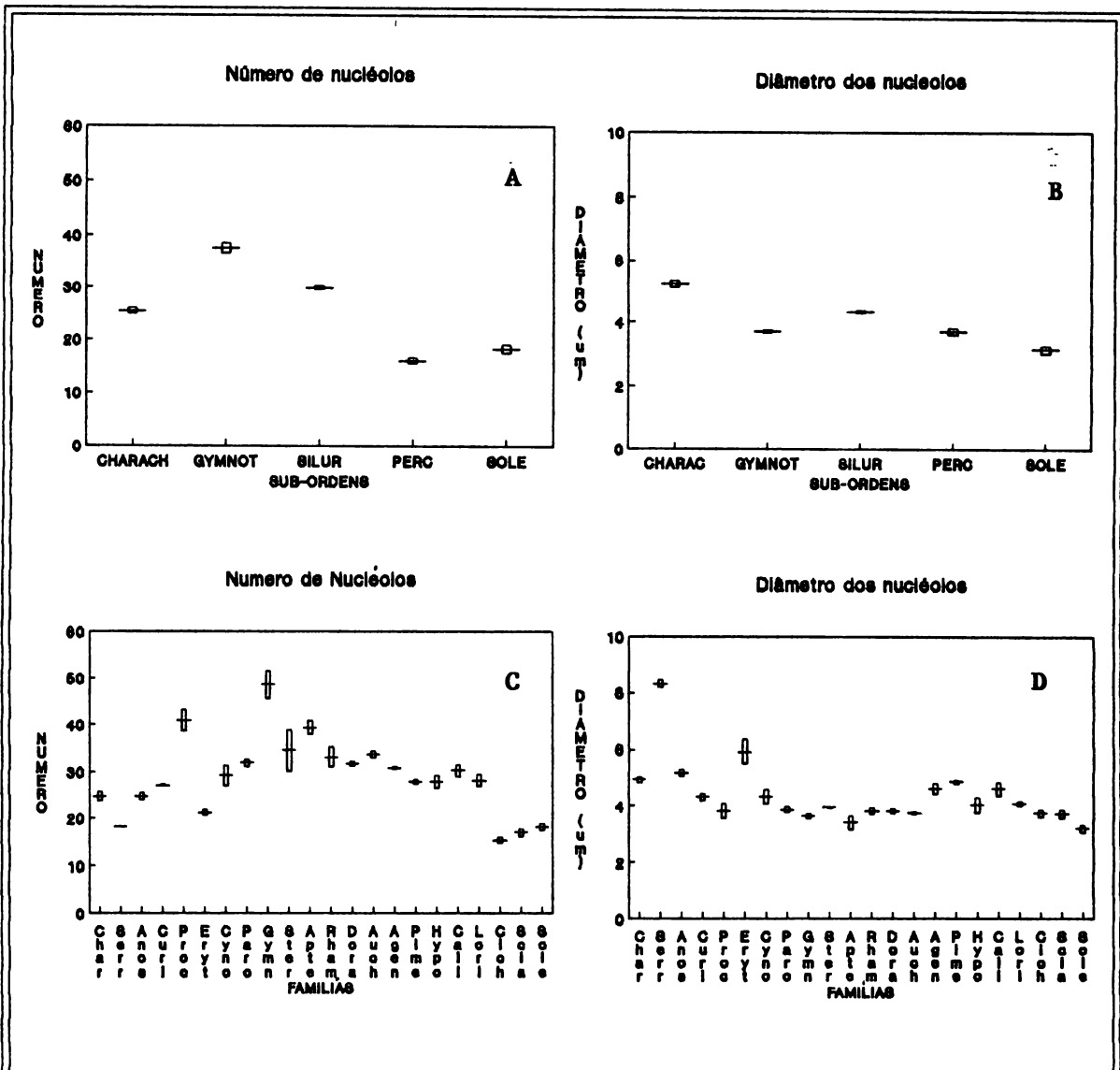


Fig. 4. Valores médios de número e diâmetro de nucleólos, em ovócitos na fase perinucleolar final, por sub-Ordens (A e B) e por famílias (C e D) de teleosteos do rio Paranã (barra vertical = erro padrão da média).

B. Vesículas

Todas as estruturas com aspecto vacuolado que aparecem no citoplasma antes da formação do vitelo, quando utilizada técnica para hematoxilina e eosina, foram consideradas vesículas, independente de sua natureza. O local do citoplasma onde estas estruturas surgem e a sua forma, abundância e tamanho foram estudados (Tab. III). As três últimas observações foram feitas no final da fase vesícula cortical.

A análise do local onde se inicia a deposição das vesículas das 59 espécies revela que a deposição na região periférica do citoplasma (Pl. II, Figs. A, B, D) é o tipo mais comum, ocorrendo em 43 espécies (72,9%), destacando-se entre elas, *A.bimaculatus*, *S.marginatus*, *Leporinus friderici*, *Curimata insculpta*, *A.affinis*, *P.granulosus*, *Pimelodus maculatus*, e *L.platymetopon*. As demais espécies distribuem-se da seguinte forma: nove com início de deposição no terço cortical (15,2%) - p.ex.: *Roeboides paranensis*, *Leporinus ambliorhynchus*, *Rhamphichthys rostratus* e *Hoplosternum littorale* (Pl. III, Fig. B); três em zonas intermediárias do citoplasma (5,1%) - *Eigenmannia trilineata*, *Eigenmannia virescens* e *Apteronotus* sp (Pl. III, Fig. A); duas em internas, próximo ao núcleo (3,4%) - *P.squamosissimus* e *C.jenynsii* (Pl. I, Fig. F); e duas ao acaso no citoplasma (3,4%) - *Serrasalmus nattereri* e *C.nierderleinii*.

O predomínio de espécies com início de deposição de vesículas no terço periférico do citoplasma foi comum a quase todas as famílias analisadas, exceto em Gymnotoidei, Sciaenidae e Soleidae (Tab. IV; Figs. 6B, 7B).

A forma das vesículas na fase de "vesícula cortical" do ovócito variou entre os padrões esférico, elíptico e irregular. A forma esférica de vesícula (Pl. II, Fig. A) foi a mais comum, sendo registrada em 30 das 59 espécies (50,8 %) (ex.: *G.knerii*, *R.paranensis*, *Leporinus octofasciatus*, *H.malabaricus*, *Parauchenipterus galeatus*, *Rhinelepis aspera*, *Hypostomus* spp, *G.pappaterra*). A forma irregular foi observada

em dezesseis espécies e mostrou dois padrões básicos. No primeiro, onde se incluem 12 espécies (20,3%), entre as quais *S.maxillosus*, *P.scrofa*, *P.granulosus*, *P.maculatus* e *H.edentatus*, as vesículas são pequenas e irregulares (Pl. II, Fig. D) desde o início. No segundo, as vesículas são inicialmente esféricas e à medida que coalescem aumentam muito de tamanho, assumindo uma forma globosa e de contorno irregular (Pl. II, Fig. E), situação registrada apenas em três espécies de Gymnotoidei. Onze espécies (18,6%) apresentaram algumas vesículas esféricas distribuídas entre as irregulares (p.ex. *A.bimaculatus*, *L.friderici*, *C.insculpta*, *A.affinis*, *Surubim lima*) (Pl. II, Figs. B, C). A forma elíptica (Pl. II, Fig. F), por outro lado, foi registrada apenas em *A.lacustris* e *H.littorale*. Ressalta-se que, nas fases subseqüentes do desenvolvimento ovocitário, a forma das vesículas pode ser marcadamente alterada em algumas espécies (Serrasalmidae, *P.scrofa*, *S. maxillosus*).

A análise da forma das vesículas realizada ao nível de sub-ordem (Fig. 5) revela que entre as espécies de Characoidei predominaram aquelas com vesículas esféricas e esféricas + irregulares, enquanto entre os Siluroidei, o domínio coube aos tipos esféricas e irregulares. Nos Siluriformes destaca-se o domínio de espécies com vesículas esféricas nos Loricariidae, Ageneiosidae e Auchenipteridae, e irregulares em Doradidae e Pimelodidae (Tab. IV; Figs. 6C, 7C).

No final da fase de "vesícula cortical" evidenciaram-se variações na abundância das vesículas, conforme a espécie. Isto permitiu classificar as espécies analisadas em três grupos distintos: (a) com vesículas **escassas** que congregou 33 espécies (56 %), entre as quais *S.maxillosus*, *L.friderici*, *P.scrofa*, *A.bimaculatus*, *Ageneiosus ucayalensis*, *P.maculatus* e *H.edentatus*. Neste grupo algumas espécies continuam o processo de deposição de vesícula durante a vitelogênese, tomando essa moderada (*L.octofasciatus*, *L.amblirhynchus*, *Leporinus lacustris*, *S.nasutus*, *A.piracicabae*, *P.galeatus*, *Ageneiosus valenciennesi*, *Auchenipterus nuchalis*, *C. niederleinii*) ou não (*S.maxillosus*, *L.friderici*, *P.scrofa*); (b) com quantidade **moderada** de vesículas, compreendendo 14 espécies (23,7%), entre as quais *Moenkhausia*

intermedia, *H.malabaricus*, *A.affinis* e *T.paraguayensis*. Em algumas destas espécies o processo de deposição tem continuidade na vitelogênese (*G.knerii*, *R.paranensis* e as três espécies de *Serrasalmus*); (c) com vesículas **abundantes** (mais da metade do citoplasma), incluindo 12 espécies, destacando-se os Gymnotoidei, *H.littorale*, *Loricariichthys* spp, *Loricaria* sp e *A.lacustris*.

A análise da relação entre a abundância de vesícula e grupos taxonômicos revelou que os Characoidei (exceto *A.lacustris*) apresentam estas vesículas em quantidade escassa ou moderada. Entre os Siluroidei, destaca-se que todos os Pimelodidae as apresentaram em quantidade escassa, ao contrário dos Gymnotoidei onde estas são abundantes (Tab. IV; Figs. 6D, 7D).

As maiores vesículas contidas nos ovócitos, no final da fase de vesícula cortical, apresentaram variação no seu diâmetro médio, conforme a espécie (Fig. 5). Estas médias variaram entre 4,05 μm em *A.fasciatus* e 37,03 μm em *E.trilineata*. Entretanto, algumas espécies (*B.orbignyianus*, *P.scrofa*, *P.maculatus*, *H.edentatus*, *Pimelodella* sp e as três espécies de Doradidae) apresentaram vesículas com diâmetros próximos a 4 μm , com formas irregulares e limites incertos, impossibilitando a tomada de medidas. Para efeito de análises posteriores, foram atribuídos valores de diâmetro de 4 μm às médias de diâmetro destas vesículas. Considerando-se as variações específicas dos maiores diâmetros médios das vesículas, as espécies puderam ser classificadas em três grupos distintos: (a) com vesículas **pequenas** (< 10 μm), compreendendo 33 das 59 espécies analisadas (55,9%) entre as quais as espécies acima citadas e outras como *S.maxillosus*, *C.insculpta*, *L.friderici*, *Schizodon borellii* e *Pseudoplatystoma corruscans*; (b) com vesículas de diâmetros **intermediários** (10 μm a 20 μm), compreendendo 14 espécies (23,7%) destacando-se *G.pappaterra*, *G.knerii*, *H.malabaricus*, *L.platymetopon*, *R.paranensis*; (c) com vesículas **grandes** (> 20 μm), englobando 12 espécies (20,3%) entre as quais *S.marginatus*, *Loricaria* sp, *L.ambliorhynchus*, *A.nuchalis*, *P.galeatus*, *H.littorale*, *A.lacustris* e as cinco espécies de Gymnotoidei.

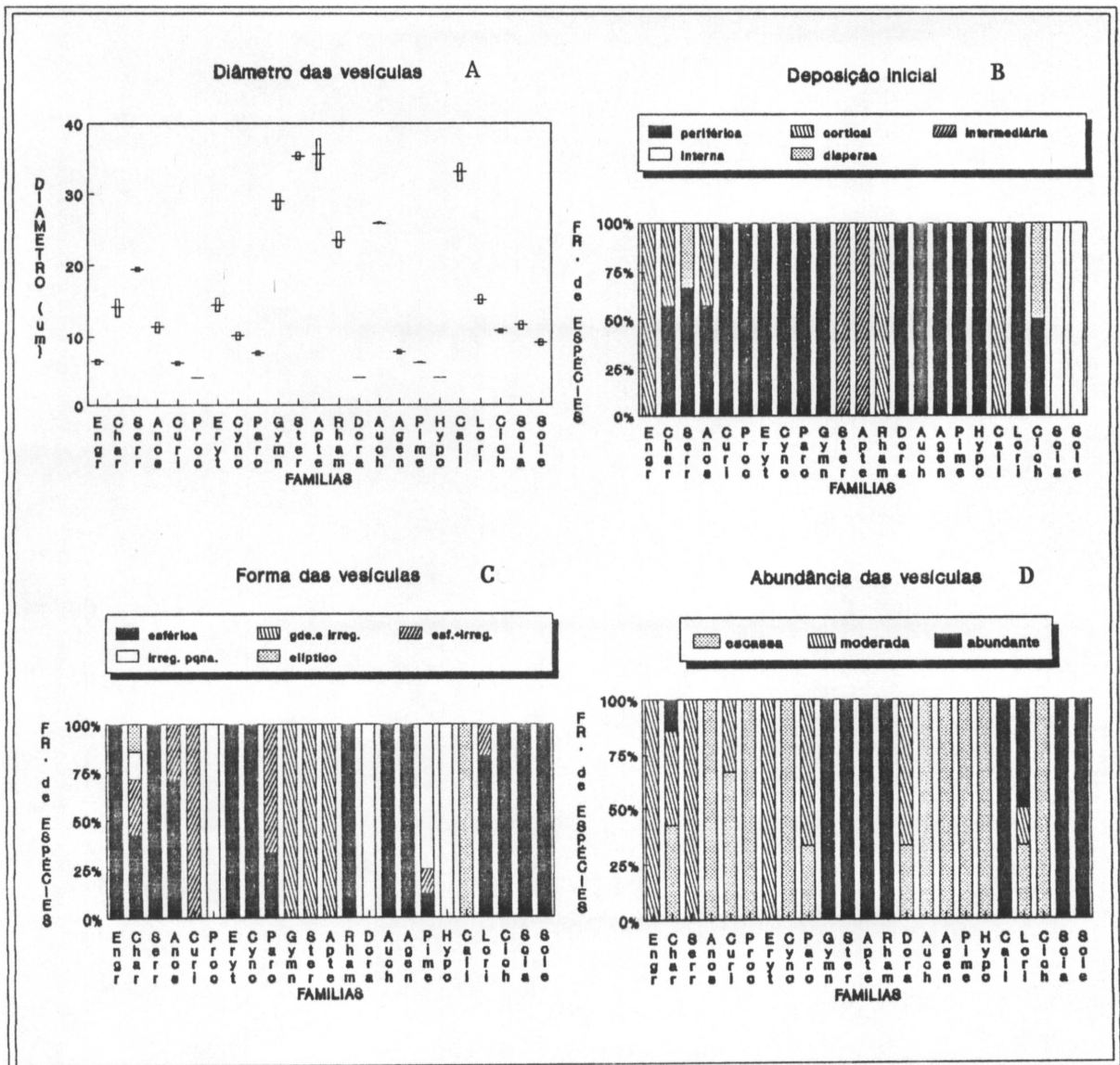


Fig. 6. Valores médios dos diâmetro de vesículas (A) (barra vertical= erro padrão da média) e frequência de espécies por famílias de teleósteos do rio Paraná, nas diversas modalidades de local de deposição inicial (B), forma (C) e abundância (D) destas vesículas.

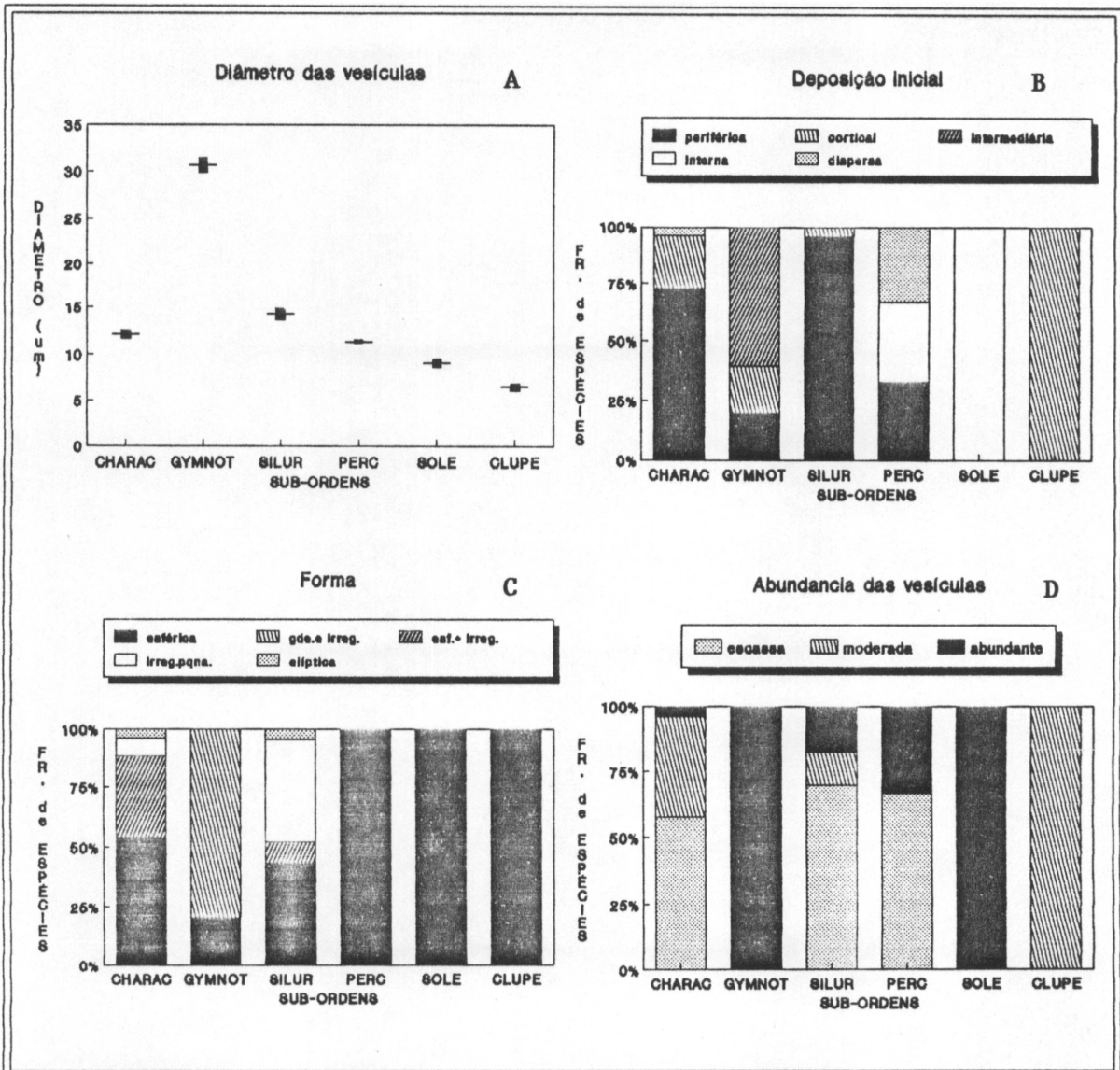


Fig. 7. Valores médios dos diâmetros das vesículas (A) (Barra vertical = erro padrão da média) e frequência de espécies por sub-ordens de teleósteos do rio Paraná, nas diversas modalidades de local de deposição inicial (B), forma (C) e abundância (D) destas vesículas.

A análise dos valores médios de diâmetros das vesículas por grupo taxonômico, ao nível de sub ordem, revela que os maiores diâmetros foram registrados nos Gymnotoidei ($30,7 \pm 1,57$) e os menores em Percoidei ($11,3 \pm 0,30$). Entre os Characoidei, à exceção de Serrasalminidae, os valores médios foram inferiores a $15 \mu\text{m}$. Já a heterogeneidade de diâmetros médios foi grande nos Siluroidei, com os maiores valores sendo observados entre os Callichthyidae e Auchenipteridae e Loricariidae e os menores entre Doradidae, Pimelodidae e Hypophthalmidae (Tab. IV; Figs. 6A, 7A).

Observou-se uma relação entre o tamanho, a abundância e a forma das vesículas. Assim, as espécies que apresentam vesículas menores que $8,5 \mu\text{m}$ têm geralmente a forma irregular ou irregular + esférica e escassa. Por outro lado, aquelas com vesículas com diâmetro entre $8,5$ e $27 \mu\text{m}$ mostraram forma essencialmente esférica e quantidade moderada e abundante, constituindo exceção apenas quatro das 26 espécies desta categoria (*Curimata modesta*, *R. aspera*, *R. vulpinus* e *Hypostomus* spp). A partir de $27 \mu\text{m}$, as vesículas foram constatadas apenas na forma globosa irregular e elíptica, sendo abundantes.

C. Grânulos de Vitelo

Ainda durante a síntese das vesículas corticais, começam aparecer no citoplasma ovocitário grânulos de vitelo que irão se constituir na principal reserva nutritiva do futuro embrião. Tornam-se visualizáveis ao nível de microscopia óptica, como uma granulação muito fina, e coalescem em diferentes níveis, à medida em que são depositados.

A região do citoplasma, onde os primeiros grânulos de vitelo tornam-se evidenciáveis, foi identificada para 56 espécies (Tab. V). O padrão mais comum foi o aparecimento na região periférica do citoplasma (PI. III, Figs. C, D), registrado em 27 espécies (48%). A deposição em regiões intermediárias foi observada em 5 espécies

(8,8 %), aquela em áreas internas em 12 (19,3%), e dispersa pelo citoplasma em 13 (24,6%). Neste último grupo, o início da deposição foi inferido a partir da coloração levemente eosinófila do citoplasma.

A análise da relação entre o local de deposição de vitelo e os grupos sistemáticos (Tab. VI) revela que os Characoidei apresentaram todos os padrões de deposição, com maior número de espécies, mostrando início de deposição periférica. Fatos similares foram registrados entre os Siluroidei, excetuando-se a deposição em zonas intermediárias, observada apenas em Characoidei (Serrasalmidae, Erythrinidae e uma espécie de Parodontidae). As cinco espécies de Gymnotoidei iniciam a deposição de vitelo a partir de regiões internas do citoplasma ovocitário. Percoidei e Soleoidei a iniciam em áreas periféricas (Tab. VI; Figs. 9B, D).

Os diâmetros que os grânulos de vitelo atingem, variam conforme a espécie (Tab. V; Fig. 8). Os valores médios de diâmetro de grânulos de vitelo, na fase vitelogênese final, por espécies, estão apresentados na tabela V. Este valor variou de 7,60 μm em *A.affinis* a 41,12 μm em *S.marginatus*. Das 61 espécies estudadas quanto a esta característica, 45,9% apresentaram granulação fina (menor que 15,0 μm), 39,3% granulação média (entre 15 e 29,9 μm) e apenas 14,8 % granulação grossa (maior que 30,0 μm).

Dentre as espécies com granulação fina (Pl. IV, Fig. B) estão *L.friderici*, *Curimata nagelii*, *P.maculatus*, *P.corruscans*, *Parodon tortuosus*, *Iheringichthys labrosus*, *H.edentatus*, *A.bimaculatus*, *P.granulosus*, *P.scrofa* e, dentre aquelas com granulação grossa (Pl. IV, Fig. C), destacam-se as espécies de Serrasalmidae, *Megaloancistrus aculeatus*, *G.pappaterra*, *Loricaria* sp, *G.carapo*, *R.paranensis* e *Apteronotus* sp.

Esta análise, considerando-se os grupos taxonômicos, mostrou que entre os Characoidei predominam espécies cujos glóbulos de vitelo são grandes, enquanto em Siluroidei o número de espécies com esta categoria foi levemente inferior àquela de glóbulos de tamanho intermediário (Tab. VI). Destaca-se, no entanto,

que as famílias Serrasalmidae, Erythrinidae, Gymnotoidei, Callichthyidae, Loricariidae e Cichlidae apresentaram os maiores valores médios. Nestes grupos foram constatadas apenas espécies com grânulos médios e grandes. Por outro lado, os menores valores foram observados para Curimatidae, Parodontidae, Hypophthalmidae e Pimelodidae, sendo que quase todas as espécies destas famílias mostram grânulos pequenos (Tab. VI; Figs. 9A, C).

Na maioria das espécies que apresentam vesículas corticais com diâmetro acima de 15,0 μm , os grânulos de vitelo surgem abaixo da camada destas vesículas, na região intermediária ou interna do citoplasma, enquanto que naquelas cujas vesículas são menores que 15,0 μm os grânulos surgem principalmente na região periférica ou de maneira dispersa no citoplasma. Deste grupo, apenas *A.valenciennesi*, *A.piracicabae* e *H.malabaricus* mostram deposição intermediária e interna, porém, nas duas primeiras, a formação das vesículas continua na fase vitelogênese e a última é dotada de quantidade moderada de vesícula cortical.

O deslocamento das vesículas corticais pela contínua acumulação de grânulos de vitelo foi notado, principalmente, nas espécies com vesículas de tamanhos médio e grande ou naquelas em que os grânulos surgem na região interna ou intermediária do citoplasma. Na maioria das espécies com vesículas pequenas e irregulares, os grânulos parecem surgir sobre as vesículas corticais e estas virtualmente desaparecem nos ovócitos em início de vitelogênese. Entretanto, durante o processo de vitelogênese, vesículas corticais são evidenciáveis no citoplasma periférico.

D. Zona Radiata

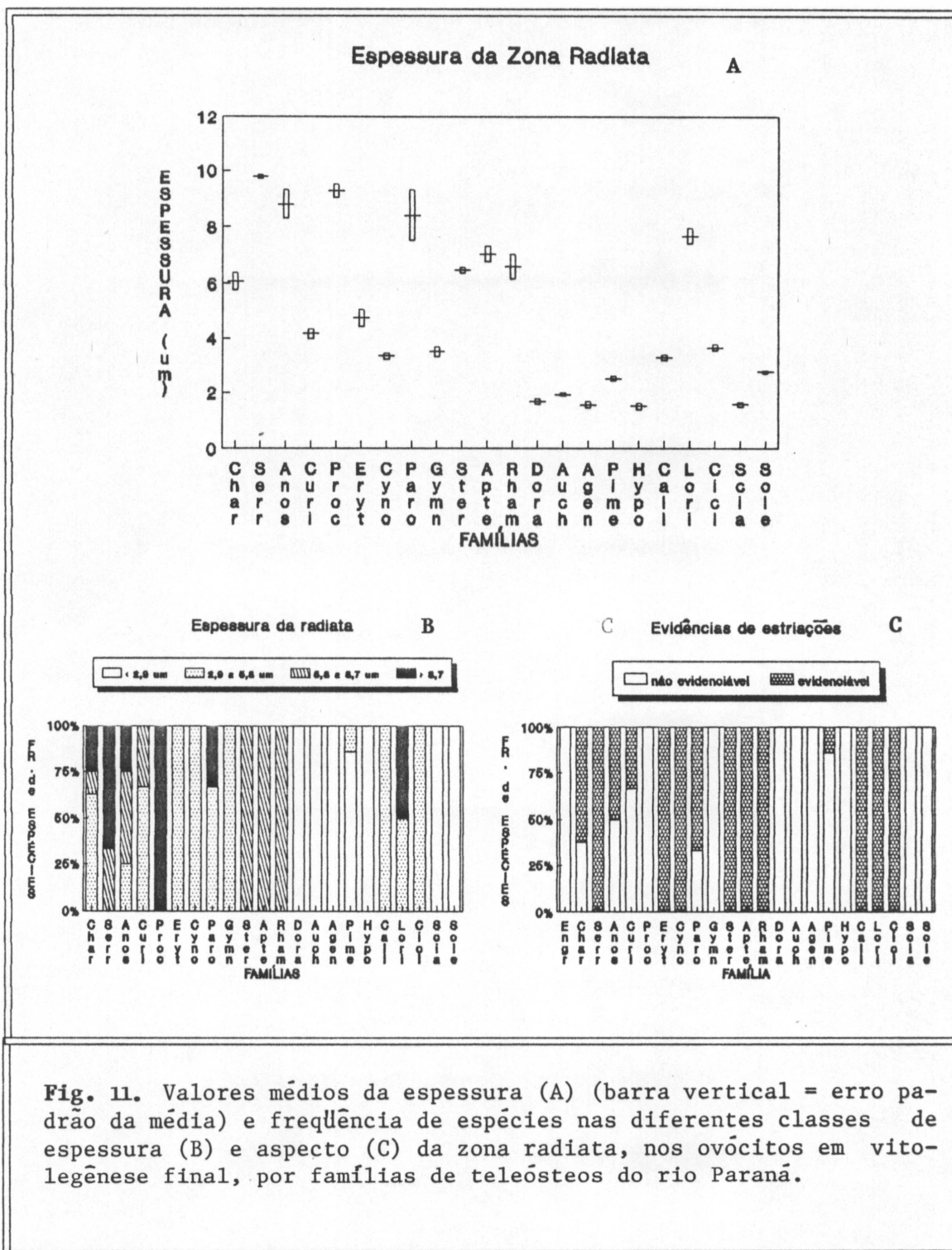
No final da fase perinucleolar ou no início da fase vesícula cortical surge, entre a membrana do ovócito e a camada granulosa, uma camada acelular com afinidade tintorial pela eosina, a zona radiata (Pl. II, Fig. D). Apesar de receber esse

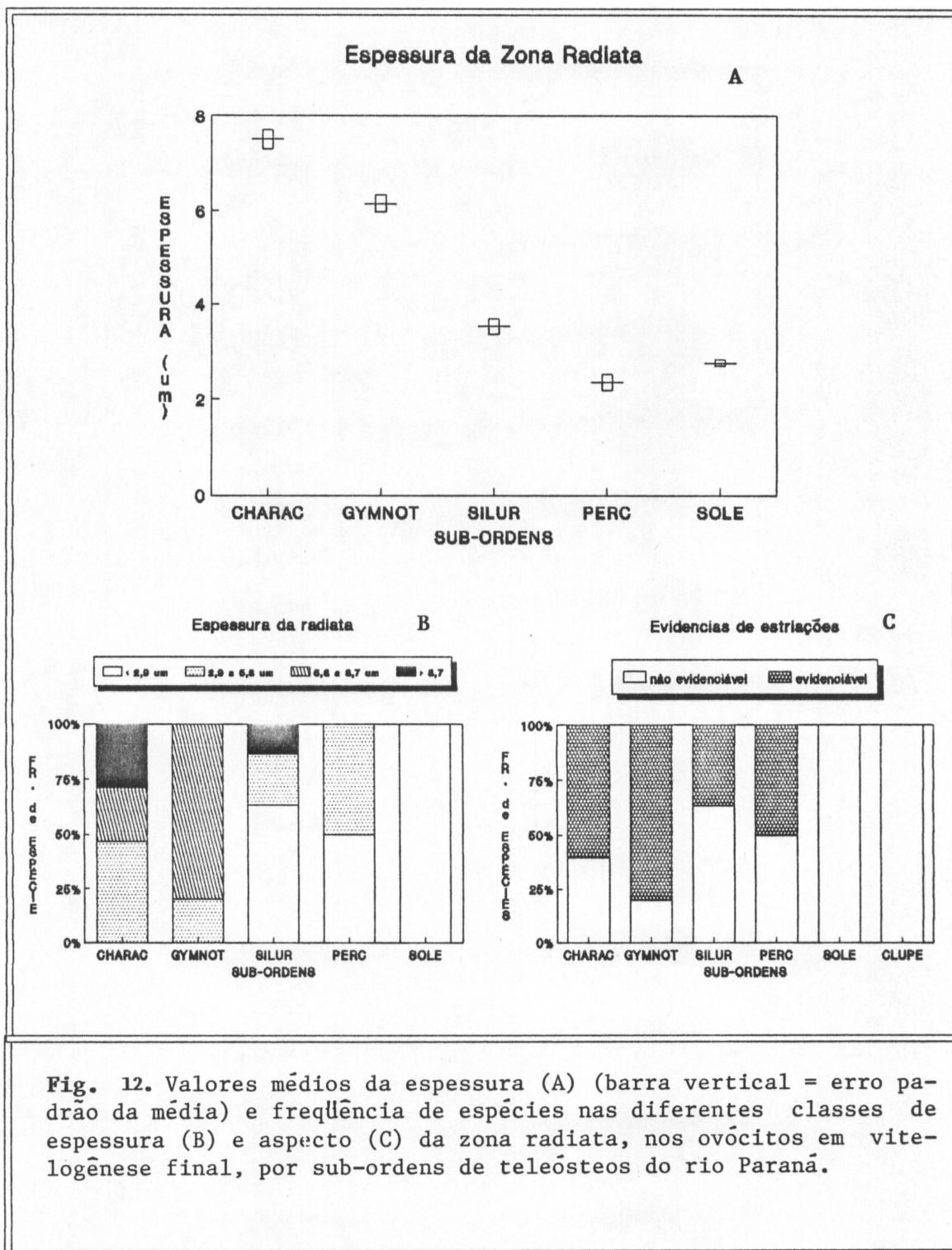
nome por causa do seu aspecto estriado, nem todas as espécies apresentam estriações evidenciáveis, pelo menos ao nível de microscópio óptico e com a técnica de coloração utilizada (Tab. VII). Das 58 espécies analisadas, em 31 as estriações foram evidenciáveis (p.ex.: *A.bimaculatus*, *B.orbignyanus*, *S.marginatus*, *L.amblirhynchus*, *H.malabaricus*, *A.affinis*, *E.virescens*, *S.lima*, *R.aspera*, *G.pappaterra*) e em 28 não (p. ex. *G.knerii*, *S.maxillosus*, *C.insculpta*, *P.scrofa*, *P.granulosus*, *P.galeatus*, *P.maculatus*, *H.edentatus*, *P.squamosissimus*, *C.jenynsii*) (Tab. VII).

Zona radiata formada por duas regiões conspicuamente distintas foi observada, com as técnicas histológicas utilizadas (Pl. V, Fig. A), apenas em cinco espécies (as três espécies de *Serrasalmus*, *L.amblirhynchus* e *A.piracicabae*).

O número de espécies com e sem estriações na zona radiata, nos grupos taxonômicos analisados, é apresentado na tabela VIII e nas figuras 11C e 12C, onde verifica-se que, entre Characoidei e Gymnotoidei, houve predomínio de espécies com a zona radiata estriada. Por outro lado, em quase todos os Siluroidei não Loricariidae e não Callichthyidae as estriações não foram evidenciáveis. Neste grupo, a espessura desta camada é muito delgada.

A espessura média da zona radiata na fase vitelogênese final variou de 0,7 μm em *Rhinodoras d'orbignyi* a 18,9 em *S.nasutus* (Tab. VII; Fig. 10). A frequência de espécies por classe de espessura, mostra que 27,6% destas apresentaram espessura muito delgada (Pl. IV, Fig. F) (menor que 2,9 μm) - ex.: *R.d'orbignyi*, *H.edentatus*, *P.squamosissimus* e as espécies com fecundação interna *A.ucayalensis*, *A.valenciennesi*, *P.galeatus*; e 19,0 % espessa (Pl. 5, Fig. A) (maior que 8,7 μm) - ex.: *S.nasutus*, *A.piracicabae*, *L.amblirhynchus*, *B.orbignyanus*, *S.maxillosus* e as espécies de *Serrasalmus* além dos loricarídeos carregadores de ovos dos gêneros *Loricaria* e *Loricariichthys*), 32,8 % delgada (Pl. IV, Figs. B, C) (2,9 a 5,8 μm) - (p.ex. *S.borellii*, *G.carapo*, *G.pappaterra* e *A.affinis*), e 20,7 % média (Pl. IV, Fig. E) (5,8 a 8,7 μm) (p.ex. *G.knerii*, *L. octofasciatus*, *E.trilineata*, *E. virescens*)





Os valores médios da espessura da zona radiata por grupo taxonômico (Tab.VIII) mostram-se maiores entre Characoidei, seguido de Gymnotoidei, sendo que no primeiro grupo Serrasalminidae, Anostomidae, Prochilodontidae e Parodontidae foram as que mais contribuíram para isto. Valores baixos foram observados nos Siluroidei não Loricariidae, Percoidei e *C.jenynsii* (Tab VIII; Figs. 11A, B, 12A, B).

A presença de estriações na zona radiata esteve relacionada à espessura desta camada. Dessa maneira, espécies com ovócitos cuja zona radiata é delgada (<2,5 μm) não mostram estriações, enquanto aquelas com zona espessa (>7,5 μm), exceto *S.maxillosus*, as apresentam.

E. Camada granulosa

A camada de células foliculares (camada granulosa) dos ovócitos na fase de vitelogênese final mostra distintos padrões morfológicos nas diferentes espécies de teleósteos examinados. As variações específicas mais relevantes relacionam-se à sua espessura, posição do núcleo e tipo de granulações citoplasmáticas (Tab. IX).

A espessura da camada granulosa variou de 1,1 μm em *M.intermedia* a 130,7 μm em *P.galeatus* (Fig. 13). Das 58 espécies analisadas, 30 apresentaram espessuras inferiores a 5,0 μm (Pl. IV, Figs. A, B), 4 entre 5,1 e 10,0 (Pl. IV, Figs. C, E) μm e 24 acima de 10,0 μm . No primeiro grupo estão incluídas espécies como *L.octofasciatus*, *G.carapo*, *Leporinus obtusidens*, *P.scrofa*, *L.lacustris*, *P.tortuosus*. No segundo estão *E.virescens*, *C.jenynsii*, *R.rostratus* e *G.pappaterra*, entre outras. E por fim, dentre as espécies com camada granulosa mais espessa que 10,0 (Pl. IV, Figs. E, F) μm , estão as espécies com fecundação interna (*P.galeatus*, *A.nuchalis*, *A.ucayalensis*, *A.valenciennesi*), além de *M.aculeatus*, *H.edentatus*, *Hypostomus* spp, *T.paraguayensis* e *P.maculatus*, entre outras.

De maneira geral, os Characoidei apresentaram baixos valores médios de espessura da camada granulosa (3,11 μm); Gymnotoidei, médios (4,30 μm) e Siluroidei, altos (36,17 μm) (Tab. X). Das espécies de Characoidei, apenas duas apresentaram camada granulosa maior que 5,0 μm (*S.nasutus* - 18,5 μm , *A.piracicabae* - 11,8 μm). Já entre os Siluroidei, 17 das 22 espécies apresentam camada granulosa com espessura superior a 20,0 μm , 5 das quais maior que 50 μm . Neste grupo, os pimelodídeos e o único calictídeo apresentam granulosa mais fina. Entre os Cichlidae, a granulosa foi medida apenas para *G.pappaterra*, sendo considerada como de espessura intermediária. As espécies de *Crenicichla* (*C. lepidota*, *C. nierderleinii*, *C. haroldoi*), por outro lado, mostram camada granulosa de espessura variável em seu ovócito elíptico, sendo muito alta em um dos polos e decrescendo gradativamente em direção ao polo oposto ((Tab. X; Figs. 14A, C, 15A, C).

A posição do núcleo geralmente acompanha a forma da célula. Assim, as células pavimentosas e cúbicas possuem núcleo central (Pl. IV, Figs. A, C) e, as prismáticas núcleo basal (Pl. IV, Fig. F). Existem algumas exceções a estas tendências, como as ilustradas pelos Gymnotoidei que, embora com células da granulosa variando entre as formas cúbica e pavimentosa, apresentaram núcleos basais (Tab. XI; Figs. 14C, 15B).

As células da granulosa podem conter ou não inclusões citoplasmáticas evidenciáveis. No primeiro caso, estas podem se apresentar na forma de granulações coráveis pela Hematoxilina-Eosina e textura variada, ou na forma vacuolada (Tab. IX). Das 59 espécies analisadas para esta característica, 25 não apresentaram nenhum tipo de granulação evidenciável com as técnicas utilizadas. Pertencem a este grupo quase todas as espécies de Characoidei cujas células da granulosa são pavimentosas. As exceções entre os Characoidei são constituídas por quatro espécies, sendo duas com granulosa vacuolada e alta (*S.nasutus* e *A.piracicabae*) e duas que a apresentam com granulações muito finas (*R.paranensis* e *S.nattereri*).

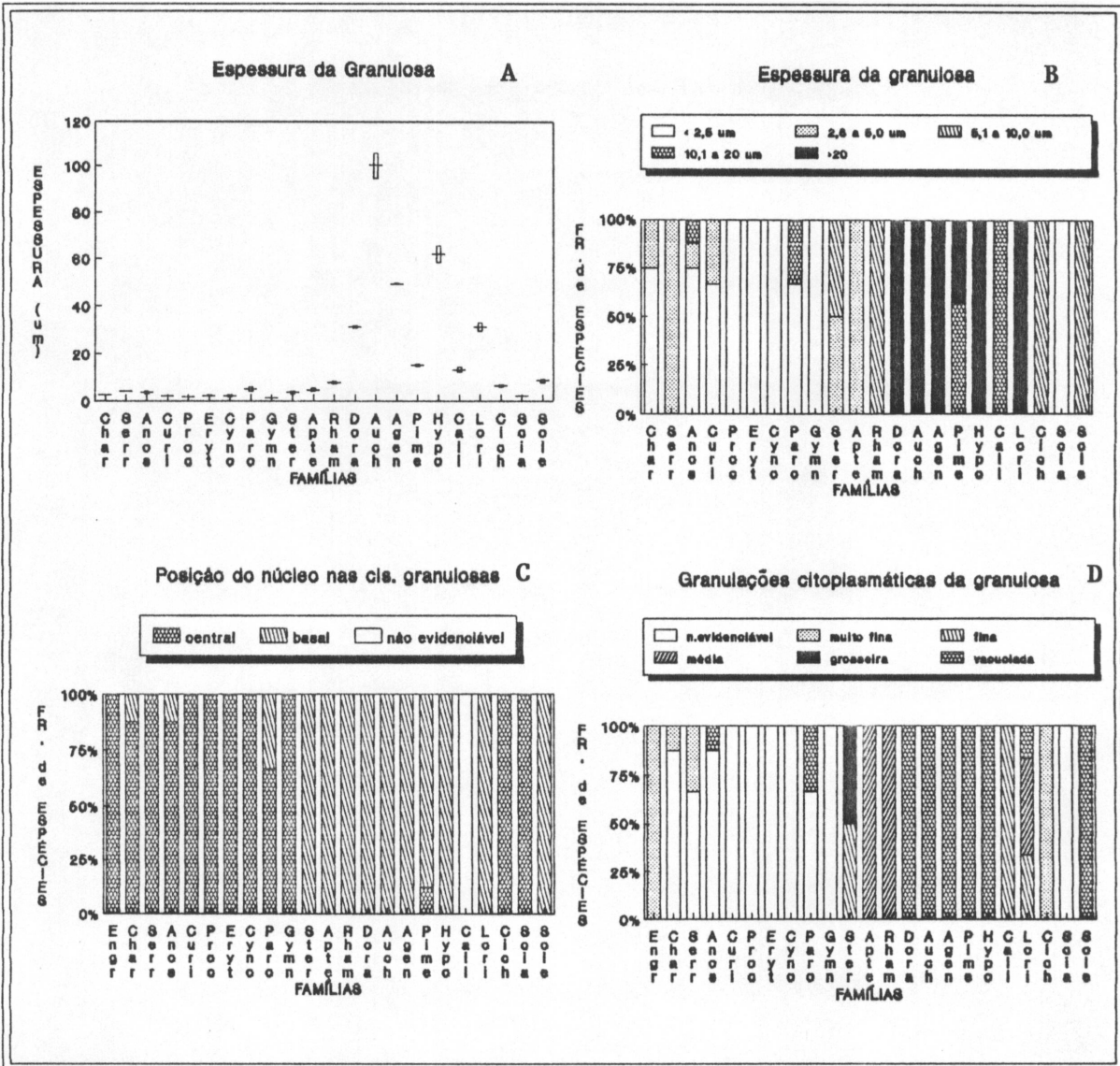


Fig. 14. Valores médios da espessura da camada granulosa nos ovócitos em vitelogênese final (A) (barra vertical = erro padrão da média) e freqüência de espécies nas diferentes classes de espessura (B) nas diferentes posições do núcleo (C) e tipos de granulações citoplasmáticas de suas células (D), para famílias de teleósteos do rio Paraná.

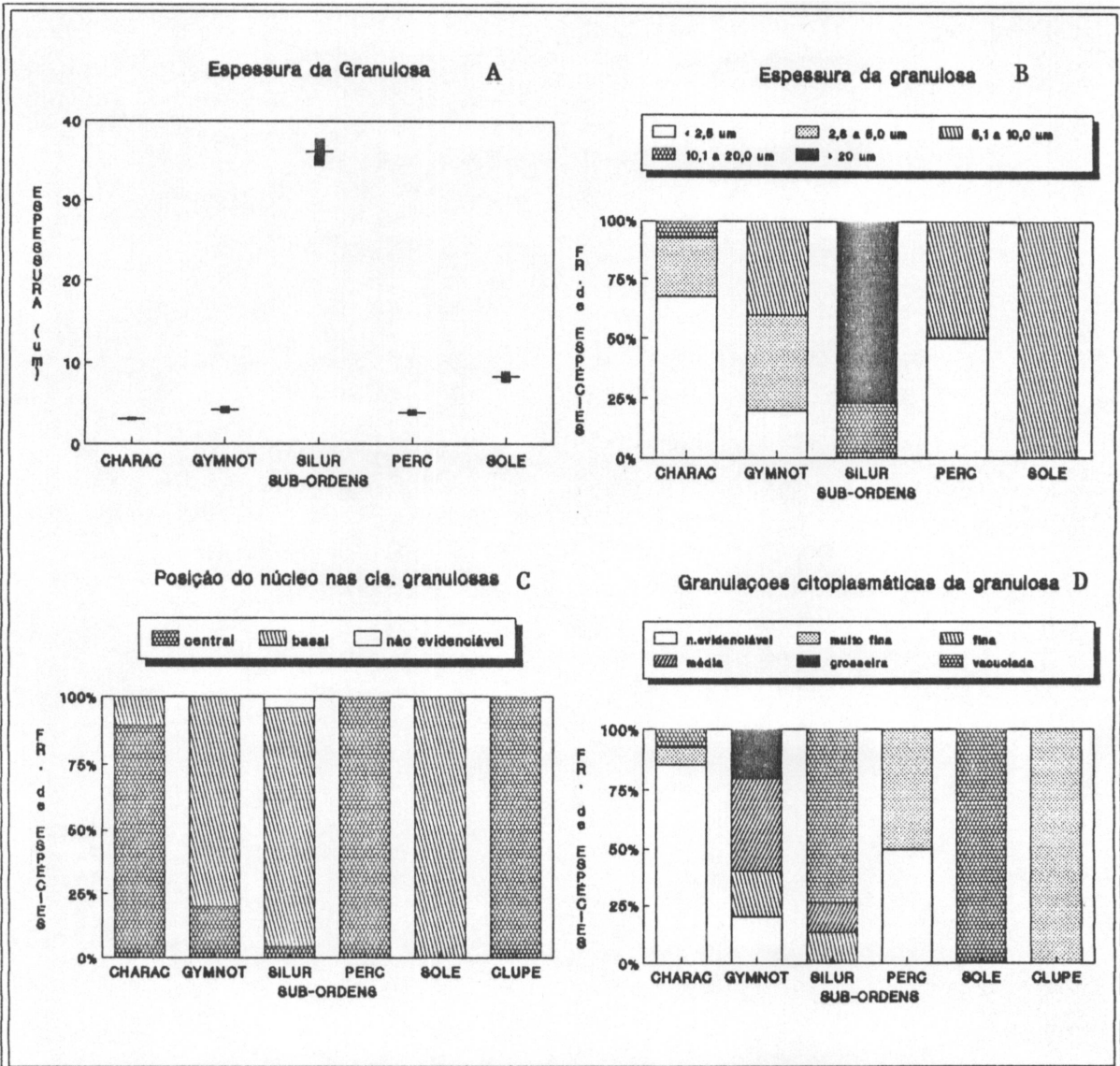


Fig.15. Valores médios de espessura da camada granulosa nos ovócitos em vitelogênese final (A) (barra vertical = erro padrão da média) e frequência de espécies nas diferentes classes de espessura (B), nas diferentes posições do núcleo (C) e tipos de granulações citoplasmáticas de suas células (D), para sub-ordens de teleosteos do rio Paraná.

Granulações fina a grosseira foram observadas em todos os Gymnotoidei (Pl. V, Figs. D, E, F) Callichthyidae (Pl. V, Fig. C) e Loricariidae, exceto *R.aspera*. Células da granulosa com citoplasma vacuolado (Pl IV, Figs. D, G, F) foram amplamente observadas nos Siluroidei (exceto nos grupos mencionados antes), além de Soleoidei. No Sciaenidae examinado, a granulosa não mostra granulação evidenciável, enquanto no Cichlidae ela se mostra muito fina (Tab. XI; Figs. 14D, 15D).

F. Tamanho de ovócito

A distribuição de freqüência de espécies por classes de diâmetro revela que os diâmetros mais freqüentes localizam-se entre 750 e 1000 μm , sendo que cerca de 58,7% das espécies de teleósteos analisadas apresentam ovócitos com diâmetro entre 750 a 1500 μm .

O diâmetro médio de ovócitos, das espécies estudadas, variou de 427,4 μm (*C.jenynsii*) a 5009,5 μm (*Hypostomus* sp) (Tab.XII, Fig. 16). As espécies que mais se destacaram pelo pequeno diâmetro de seus ovócitos no final da vitelogênese (< 810 μm) foram, além do linguado *C.jenynsii*, *P.squamosissimus*, *Pimellodela* sp, *M.intermedia*, *H.edentatus*, *P.tortuosus*, *P.maculatus*, *A.bimaculatus*, *A.fasciatus* e *T.paraguayensis*. As observações de campo não mostraram qualquer evidência de cuidado parental entre estas espécies. Na condição oposta, ou seja, com diâmetros grandes, destacam-se, além de *Hypostomus* spp, *M.aculeatus*, *L.platymetopon*, *Loricaria* sp, *Loricariichthys* sp, *G.carapo*, *H.malabaricus*, *R.rostratus*, *G.pappaterra* e *S.spilopleura*, todas apresentando ovócitos em vitelogênese final com diâmetros superiores a 2.000 μm e com algum tipo de cuidado parental. Duas espécies, pertencentes a famílias tipicamente marinhas (*C.jenynsii* e *P.squamosissimus*), produzem os menores ovos registrados neste estudo. Estas espécies compartilham, como já visto, outras características ligadas à reprodução, como uma gota volumosa de lipídio nos ovócitos e a coalescência dos grânulos de vitelo.

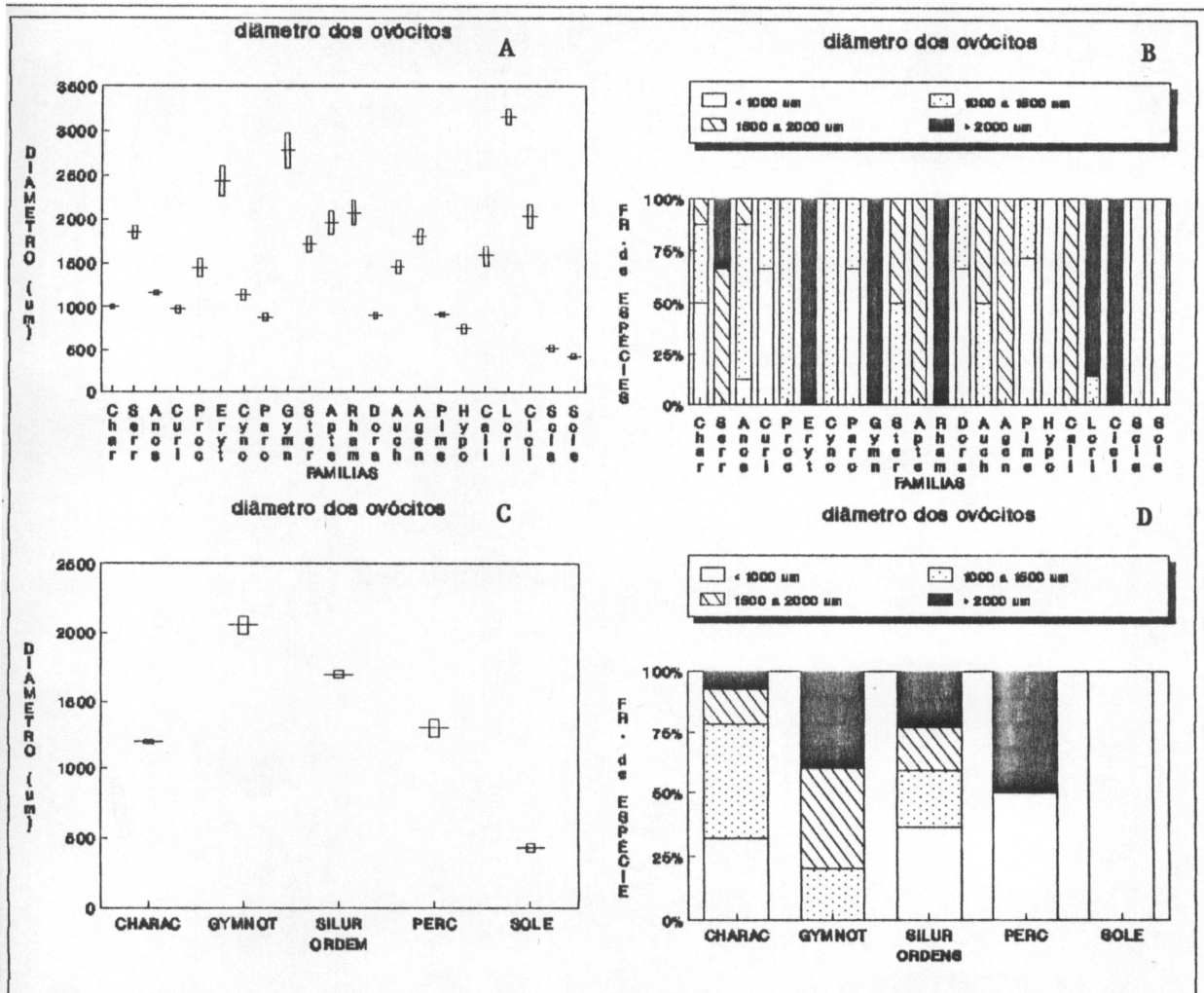


Fig. 17. Valores médios dos diâmetros dos ovócitos, em fase final de vitelogênese, e freqüência das espécies por classe de diâmetro nas diferentes famílias (A e B) e sub-ordens (C e D) de teleosteos do do rio Paraná.

A análise dos valores médios de diâmetro de ovócitos por grupo taxonômico (Tab. XIII; 17A, C) revela uma grande variabilidade nestes valores dentro de cada sub-ordem, sendo esta mais pronunciada entre os Siluroidei, onde podem variar de 753 μm em Hypophthalmidae (sem cuidado parental) a 3.156,9 μm em Loricariidae (com cuidado parental). Entre Characoidei, Curimatidae e Parodontidae (sem cuidado parental) apresentam ovócitos com diâmetros médios inferiores a 1.000 μm , enquanto Erythrinidae e Serrasalminidae (com cuidado parental) os maiores. Gymnotoidei, de maneira geral, produzem ovos grandes (Fig. 17D) As famílias de Percoidei apresentam ovócitos que variam de 2.032 μm em Cichlidae (com cuidado parental) a 521,6 μm em Sciaenidae (sem cuidado).

G. Relações entre as variáveis quali e quantitativas consideradas

A análise de covariância entre o tamanho do ovócito e as demais variáveis quali e quantitativas analisadas durante o desenvolvimento do folículo ovariano, cujos resultados são apresentados na tabela XIV, revela que, dentre as variáveis qualitativas, aquelas relacionadas às vesículas corticais (local de início de deposição, abundância e forma) e ao tamanho das inclusões e posição dos núcleos nas células da granulosa, relacionam-se com o diâmetro do ovócito e, portanto, à estratégia reprodutiva das espécies, particularmente o cuidado com a prole. Retirando-se as variáveis qualitativas, foi realizada uma análise de regressão múltipla entre o tamanho do ovócito e as características mensuráveis (variáveis quantitativas) de suas estruturas (espessura da granulosa, diâmetro dos grânulos de vitelo, número e diâmetro dos nucléolos, diâmetros das vesículas corticais e espessura da zona radiata). Os resultados, mostrados na tabela XV, revelam que o diâmetro dos grânulos de vitelo, seguido pelo número de nucléolos, explicam melhor o diâmetro alcançado pelo ovócito.

A análise de correlação de Pearson, aplicada aos dados quantitativos (Tab. XVI), mostra que, além das relações acima demonstradas, existe forte correlação positiva entre os grânulos de vitelo e as vesículas corticais, e negativa entre o número e tamanho dos nucléolos. Observou-se também uma correlação positiva fraca, porém significativa, entre a espessura da camada granulosa e o número de nucléolos e tamanho do ovócito, bem como entre o diâmetro das vesículas corticais e o diâmetro médio dos ovócitos. Uma relação negativa, também fraca e significativa, foi observada entre a espessura da camada granulosa e o diâmetro do ovócito e daquela e o diâmetro do nucléolo. Na análise de regressão, a espessura da camada granulosa e o diâmetro da vesícula cortical não mostraram relações com o tamanho dos ovócitos. Aquelas, no entanto, estiveram correlacionadas com o número de nucléolos e diâmetro dos grânulos de vitelo, respectivamente, e estes por sua vez mostraram boa relação com o tamanho do ovócito.

4. Desenvolvimento ovocitário e tipo de desova

Quarenta espécies tiveram a dinâmica do desenvolvimento ovocitário inferida a partir da análise de lâminas histológicas de ovários em diferentes estádios de maturação (Tab. XVII). Os dois padrões básicos constatados foram (1) o desenvolvimento sincrônico em grupos, registrado em 27 espécies e (2) o desenvolvimento assincrônico acumulativo, observado em 13 espécies.

O desenvolvimento **sincrônico em grupos** caracteriza-se pela presença de pelo menos dois lotes distintos de ovócitos, sendo um de estoque (ou reserva) e outro de ovócitos em crescimento secundário, ou seja, decorrente da deposição de inclusões citoplasmáticas (vesículas corticais, lipídicas e grânulos de vitelo) (Pl. VII, Fig. A).

Em *Hypostomus* spp e *M. aculeatus*, o lote de reserva inclui ovócitos até a fase vesícula cortical inicial, que são registrados durante todo o ciclo reprodutivo.

Nestas espécies o lote em vitelogênese mostra-se aproximadamente uniforme, sendo desovado em única vez (desova total).

Nas demais espécies com desenvolvimento sincrônico em grupos, como *H.malabaricus*, *Serrasalmus* spp, *A.lacustris*, *P.galeatus*, observou-se mais de um lote de ovócitos entre aqueles em vitelogênese, além daqueles do estoque. Nestas espécies, ovários nos estádios maturação, maduro e semi-desovado (Pl. VII, Fig. B) apresentam comumente lotes de ovócitos na fase vesícula cortical em quantidade próxima a daqueles em vitelogênese. O desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em vários grupos geralmente ocorre entre as espécies com desova parcelada ou múltipla durante uma estação reprodutiva.

Desenvolvimento do tipo **assincrônico acumulativo** caracteriza-se pela presença de folículo ovariano em todas fases de desenvolvimento, durante a maturação gonadal (Pl. VII, Fig. C), sem predomínio de uma delas, exceto ovócito na fase final da vitelogênese que vai sendo gradativamente formado e acumulado. Por outro lado, ovócitos nas fases de vesícula cortical e vitelogênese inicial aparecem de maneira esparsa, sugerindo que poucas células são recrutadas simultaneamente ou ainda que estas fases sejam de curta duração. Assim, à medida que a maturação prossegue, a quantidade de ovócitos com vitelogênese completa aumenta. No ovário maduro podem ser observados quase que exclusivamente ovócitos maduros e aqueles do estoque (perinucleolar). Esse tipo de desenvolvimento foi constatado em espécies como *P.scrofa*, *S.maxillosus*, *R.aspera*, *A.bimaculatus*, *L.friderici*, *C.insculpta*, *C.nagelii*, *B.orbigyanus*, *T.paraguayensis*, entre outras. Algumas dessas espécies como *P.scrofa*, *S.maxillosus*, *R.aspera*, apresentam desova única por temporada (Pl. VII, Fig. D). Para *T.paraguayensis*, por outro lado, existem evidências de desova do tipo parcelada (presença de exemplares semi-desovados).

5. Análise de grupamento

A análise de grupamento das 57 espécies, realizada conforme as características do folículo ovariano examinadas neste estudo (Tab.XVIII, Fig.18), mostra que, ao nível de 100 numa escala de 0 a 200 para a distância entre as espécies, dois grandes grupos. O primeiro (**grupo 1**) é formado principalmente pelas espécies que produzem ovos grandes e/ou vesículas corticais esféricas e o segundo (**grupo 2**), pelas espécies com ovócitos pequenos, vesículas pequenas e/ou camada granulosa espessa com células vacuoladas.

O primeiro grande grupo, ao nível 58, forma seis grupos menores. São eles:

Grupo 1.1 - Composto pelas espécies *Loricaria* sp, *L.platymetopon*, *Loricariichthys* sp, *Hypostomus* sp e *M.aculeatus*, espécies que produzem os maiores ovócitos entre as espécies analisadas. No geral, apresentam deposição inicial das vesículas no citoplasma periférico e dos grânulos de vitelo dispersos pelo citoplasma, nucléolos pouco numerosos e radiata com estriações conspícuas. A camada granulosa mostra-se muito espessa, e suas células apresentam algum tipo de granulação. As três primeiras distinguem-se das duas últimas pelo reduzido número de nucléolos e pela maior espessura da zona radiata.

Grupo 1.2 - Neste grupo, formado também por espécies de ovócitos grandes, estão contidas *Serrasalmus spilopleura*, *S.marginatus* e *S.nattereri*, num nível mais próximo, e *G.pappaterra*, mais distante. Estas espécies como um todo apresentam número reduzido de nucléolos, vesículas de diâmetro médio a grande, grânulos de vitelo grosseiro e zona radiata com estriações evidenciáveis. As três primeiras espécies tem como características comuns os nucléolos grandes, quantidade moderada de vesículas, grânulos de vitelo com deposição inicial na região intermediária do citoplasma e camada

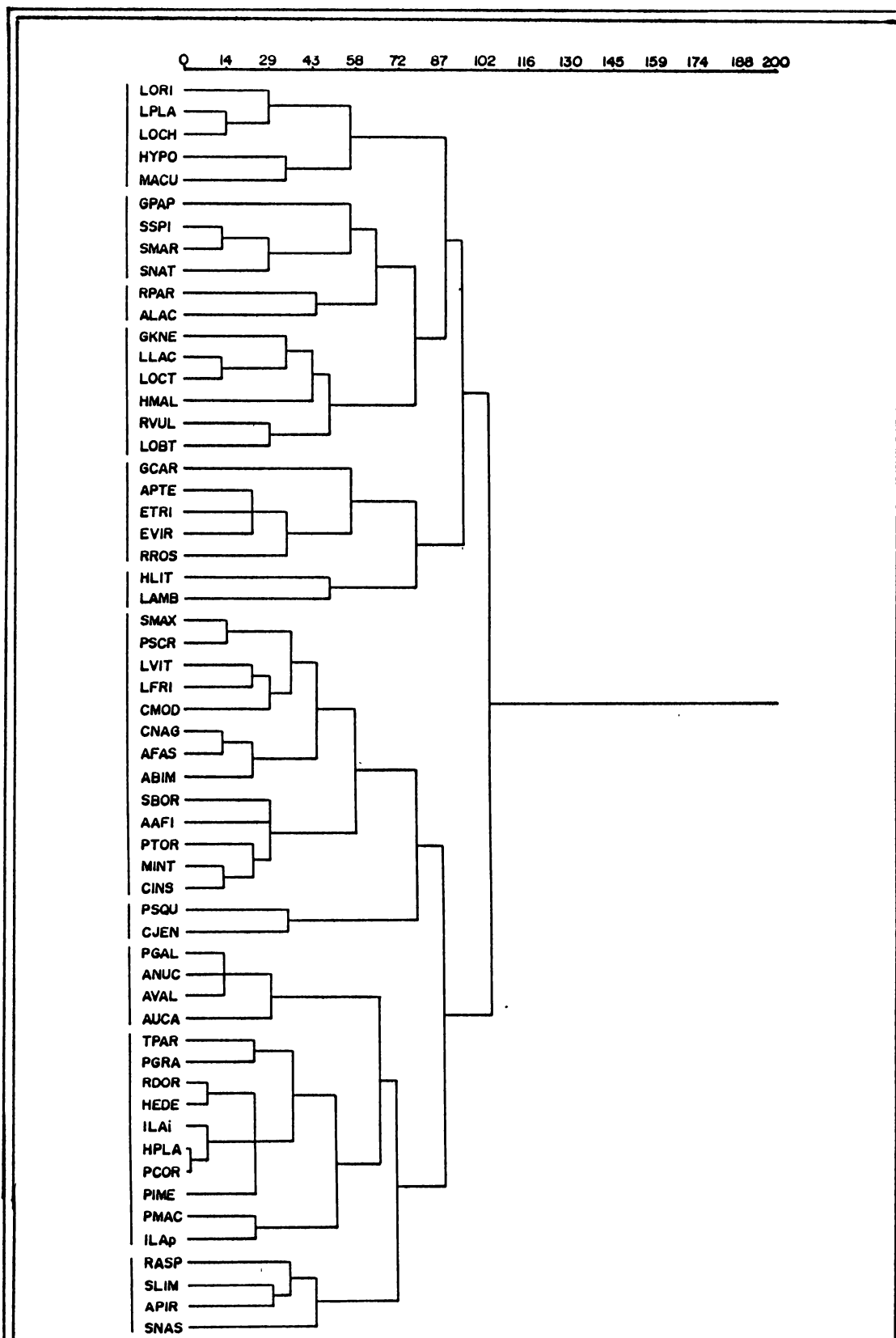


Fig. 18. Dendrograma obtido da análise de agrupamento de todas as variáveis do folículo ovariano, abordados neste estudo para 57 espécies de teleosteos do rio Paraná.

granulosa delgada. Já, *G.pappaterra* distancia-se por mostrar nucléolos muito pequenos, vesículas escassas, grânulos de vitelo com deposição inicial no citoplasma periférico e camada granulosa de espessura intermediária.

Grupo 1.3 - Formam este grupo duas espécies com diâmetro de ovócitos distintos, *R.paranensis* que produz ovócitos pequenos e *A.lacustris* com ovócitos de diâmetros intermediários em relação ao conjunto das espécies analisadas. Porém, ambas mostram nucléolos pouco numerosos e de diâmetro reduzido, vesículas com deposição inicial no citoplasma cortical, grânulos de vitelo que se acumulam a partir do citoplasma mais interno, zona radiata delgada e estriada e camada granulosa delgada. Na primeira espécie, observam-se vesículas de diâmetro intermediário e quantidade moderada, enquanto na segunda, as vesículas são grandes e abundantes. No entanto, a deposição destas vesículas continua durante a vitelogênese na primeira e, aparentemente, não tem continuidade na segunda.

Grupo 1.4 - É um grupo relativamente heterogêneo, formado por seis espécies, onde *L.lacustris*, *L.octofasciatus* e *G.knerii* constituem um sub-grupo e *R.vulpinus* e *L.obtusidens* outro, sendo que, *H.malabaricus* junta-se a um nível mais distante. As espécies deste grupo produzem ovócitos de diâmetros intermediários em relação ao conjunto das espécies, com a exceção de *H.malabaricus* que apresenta ovócitos grandes. Todas possuem, no entanto, camada granulosa muito delgada, com células sem granulação evidenciável e a maioria apresenta nucléolos grandes e em quantidade moderada.

Grupo 1.5 - Este grupo congrega todos os Gymnotoidei analisados ou seja, *G.carapo*, *Apteronotus* sp, *E.trilineata*, *E.virescens* e *R.rostratus*. Caracterizam-se por apresentarem ovócitos grandes, (um pouco menor em

E.trilineata), nucléolos numerosos e pequenos, vesículas grandes e abundantes, grânulos de vitelo grosseiros e granulosa com espessura moderada a fina cujas células são dotadas de algum tipo de granulação. Dentre as espécies deste grupo, *G.carapo* é a mais distinta. Esta espécie, ao contrário das demais, apresenta zona radiata delgada, sem estriações evidenciáveis e camada granulosa muito delgada com células aparentemente sem granulações.

Grupo 1.6 - Formado por *H.littorale* e *L.amblirhynchus* que apresentam em comum ovócitos grandes, nucléolos pequenos, vesículas corticais grandes, com início de deposição na região cortical do citoplasma, grânulos de vitelo de diâmetro médio e zona radiata estriada. Porém, diferem, principalmente quanto a camada granulosa e zona radiata. A primeira mostra zona radiata delgada e células da granulosa espessa com granulação fina, enquanto, a segunda mostra zona radiata espessa e camada granulosa delgada sem granulação evidenciável.

O grupo 2, tomando-se como referência o nível de 58, para escala variando de 0 a 200, compreende cinco grupos menores, ou seja:

Grupo 2.1 - Composto por 13 espécies de Characoidei, *S.maxillosus*, *P.scrofa*, *Leporellus vittatus*, *L.frideric*, *C.modesta*, *C.nagelii*, *A.fasciatus*, *A.bimaculatus*, *S.borellii*, *A.affinis*, *P.tortuosus*, *M.intermedia* e *C.insculpta*, os componentes deste grupo apresentam em comum a deposição inicial periférica das vesículas vitelínicas que são pequenas e atingem, no máximo, o terço cortical do citoplasma. Observa-se nele o predomínio de espécies com vesículas do tipo esférica + irregular. A maioria das espécies apresenta grânulos de vitelo pequenos, com deposição inicial no citoplasma periférico ou de maneira dispersa em algumas espécies. A camada granulosa apresenta-se com espessura delgada a muito delgada, e sem granulações

evidenciáveis. As cinco primeiras, mais próximas entre si, apresentam ovócitos com diâmetros médios, enquanto as demais pequenos.

Grupo 2.2 - Este grupo é constituído por duas espécies da divisão periférica, *P.squamosissimus* e *C.jenynsii*. Apresentam ovócitos de diâmetros reduzidos e nucléolos pequenos e em quantidade reduzida. A deposição das vesículas inicia-se na região Perinucleolar e espalha-se por todo o citoplasma. Os grânulos de vitelo aparecem primeiro no citoplasma periférico. A zona radiata é muito delgada e não mostra estriações evidentes. A distância entre estas duas espécies é explicada pelas diferenças ao nível de camada granulosa, sendo muito delgada e sem granulação aparente em *P.squamosissimus* e de espessura média, com células vacuoladas, em *C.jenynsii*.

Grupo 2.3 - Este grupo é formado por *P.galeatus*, *A.nuchalis*, *A.valenciennesi*, *A.ucayalensis*, constituindo-se nas únicas espécies do grupo 2 que apresentam ovócitos grandes. Destaca-se, no entanto, que *A.nuchalis* apresenta ovócitos pequenos. Apresentam ainda como característica comum a zona radiata muito delgada, sem estriações aparente e a camada granulosa muito espessa com células vacuoladas. Os grânulos de vitelo tem diâmetros intermediários em relação ao observado para o conjunto das espécies e os nucléolos são abundantes e de diâmetro reduzido (exceto *A.ucayalensis*). A deposição inicial das vesículas, esféricas, ocorre na região periférica e a dos grânulos de vitelo na região mais interna do citoplasma.

Grupo 2.4 - *T.paraguayensis*, *P.granulosus*, *R.d'orbigny*, *H.edentatus*, *Hemisorubim platyrhynchus*, *P.corruscans*, *Pimelodella* sp, *P.maculatus* e *I.labrosus* formam este grupo. Observa-se predomínio de espécies que produzem ovócitos pequenos. Todas apresentam vesículas pequenas e irregulares, com deposição inicial na região periférica do citoplasma e,

geralmente, escassa. Os primeiros grânulos de vitelo são observados no citoplasma periférico e apresentam-se com diâmetro pequeno. A zona radiata é muito delgada, sem estriações aparentes, enquanto, a granulosa é espessa (Pimelodidae) ou muito espessa (Doradidae e Hypophthalmidae), com células vacuoladas.

Grupo 2.5 - Composto por espécies de Siluroidei (*R.aspera* e *S.lima*) e Characoidei (*A.piracicabae* e *S.nasutus*) que apresentam em comum, ovócitos de diâmetros intermediários e camada granulosa muito espessa (*R.aspera*) ou espessa (demais) com células vacuoladas. Além destas características, observam-se, nestas espécies nucléolos em quantidade moderada (exceto *A.piracicabae*), vesículas pequenas e esféricas (exceto *S.lima*) com deposição inicial no terço cortical, grânulos de vitelo pequenos, zona radiata de espessura variável, porém, sempre estriada.

DISCUSSÃO

Os ovários das espécies estudadas seguem, de maneira geral, o padrão descrito para os teleósteos, ou seja, ovários do tipo cistovariano terminando em ovidutos que se abrem na papila urogenital (HOAR, 1969; DODD, 1977; NAGAHAMA 1983).

Nos teleósteos, como nos demais vertebrados, os ovários originam-se como estruturas pares em ambos lados do mesentério (HOAR, 1969; HARDER, 1975). O desenvolvimento gonadal neste grupo difere, no entanto, do de outros vertebrados. Assim, ovários de teleósteos desenvolvem-se diretamente do epitélio peritoneal e, durante o processo de sua formação, suas bordas longitudinais podem-se fundir, encerrando uma cavidade que é claramente celomática (HOAR, 1969; HAFFEN, 1977; DODD, 1977).

O desenvolvimento dos ovários e seus ductos pode seguir padrões distintos em diferentes espécies, levando algumas a apresentar cavidade ovariana central e outras marginal (HOAR, 1969). HARDER (1975), apresenta secções diagramáticas de desenvolvimento de ovários do tipo cistovariano, onde podem ser observados três padrões distintos em relação à formação da cavidade. Assim, a partir dos primórdios ovarianos que se apresentam livres na cavidade geral e cobrem uma das faces da dobra do epitélio celomático suspensa no teto desta cavidade, a cavidade ovariana pode se formar (1) pela fusão da borda livre do primórdio ovariano à parede lateral do corpo - cavidade ovariana "cut off from coelom"; (2) pela projeção de outra dobra do epitélio celomático cobrindo o lado livre do primórdio ovárico - cavidade para-ovárica; e (3) pela fusão longitudinal das bordas ovarianas - cavidade endo-ovárica. Segundo este autor, os ovidutos de teleósteos, independente da sua

origem, são continuações da porção caudal do ovário e abrem-se no poro genital, com exceção de alguns grupos como os salmonídeos que não os apresentam.

Os três padrões de formação da cavidade ovariana identificados por HARDER (1975) parecem ocorrer entre as espécies de teleósteos analisadas no presente estudo. Apesar de não terem sido realizados estudos embriológicos, cavidades ovarianas laterais e delimitadas de um lado pela parede da cavidade geral - o primeiro tipo, foram constatadas em alguns representantes de Characoidei (p.ex. *P.scrofa*, *A.affinis*, *C.insculpta*). Cavidades ovarianas laterais, porém, delimitadas pela túnica ovariana - tipo para-ovárica, foram, por outro lado, registradas em outros Characoidei, como *S.maxillosus*, *R.vulpinus*, *H.malabaricus*, e nos Percoidei como *G.pappaterra*, *P.squamosissimus*. Cavidade ovariana excêntrica, comum a estes dois tipos, mostra-se voltada para a parede dorso-lateral (Characoidei) ou dorsal (Percoidei) da cavidade visceral. Já cavidades do tipo endováricas, ou seja, circundadas por lamelas ovígeras, foram comuns nos Siluroidei, Gymnotoidei e em *C.jenynsii*.

Além dos diferentes padrões de desenvolvimento da cavidade ovariana, observou-se também que os ovários das espécies ora analisadas apresentam uma grande variação na forma, no posicionamento na cavidade visceral e nos níveis de fusão do par ovariano. Estas variações inter-específicas parecem resultar principalmente do espaço disponível na cavidade visceral e de interações entre os requerimentos de espaço pela maturação cíclica das gônadas, este ligado à estratégia reprodutiva de cada espécie. Esta opinião é partilhada por CHAVES (1988) que atribui à configuração interna das vísceras abdominais e ao formato da cavidade abdominal como um todo as variações inter-específicas na morfologia geral dos ovários. Este autor embasa sua opinião no fato de as gônadas terem seu desenvolvimento em etapa posterior ao das demais vísceras. Porém, é preciso considerar que o espaço disponível na cavidade visceral é muitas vezes resultado da forma do corpo, hábito alimentar e características da vesícula gasosa. A forma do

corpo está, por sua vez, associada a uma dada estratégia de vida geralmente compartilhada por um dado grupo taxonômico (BEAUMORD, 1991). Assim, corpo fusiforme e comprimido lateralmente é a forma comum dos Characiformes, que geralmente têm ovários achatados e dorso-laterais, enquanto o corpo roliço com achatamento dorso ventral é constatado na maioria dos Siluroidei, que apresentam ovários aproximadamente cilíndricos. Characoidei como *H.malabaricus* e *A.lacustris*, que apresentam corpo com uma forma geral quase roliça, apresentam gônadas aproximadamente Cilíndricas, e Siluroidei como *H.edentatus* com corpo lateralmente comprimido, mostra gônadas moderadamente achatadas. As espécies de *Apareiodon*, Characoidei com corpo roliço, apresentam gônadas achatadas. Destaca-se, entretanto, que estas espécies apresentam o espaço visceral virtualmente tomado pelo seu longo intestino de iliófago. Entre os Percoidei analisados, todos apresentaram gônadas cilíndricas, embora o corpo seja comprimido lateralmente no gênero *Geophagus* e aproximadamente cilíndrico em *Crenicichla*. O requerimento de pouco espaço visceral pelo desenvolvimento cíclico dos ovários, decorrente de suas estratégias reprodutivas (desova parcelada e ou cuidado parental), parece permitir esta uniformidade de forma ovariana na sub-ordem.

O grau de desenvolvimento cíclico dos ovários, relacionado com a estratégia reprodutiva, parece também explicar as variações na forma dos ovários dentro de cada padrão mencionado (cilíndrica e achatada). Assim, os ovários tendem a ser mais achatados naquelas espécies que apresentaram valores mais elevados no peso relativo das gônadas maduras e quase cilíndrica naquelas com valores mais baixos.

O grau de fusão do par de ovários parece resultar principalmente da acomodação dos ovários ao espaço disponível na cavidade visceral e ainda de um ajuste para maior aproveitamento deste espaço naquelas espécies em que os ovários atingem grandes proporções. Diferentes níveis de fusão dos ovários foram observados entre as espécies, sendo mais notável em *G.carapo*. Esta espécie apresenta ovários

fundidos. BARBIERI (1981), entretanto, relata que a extremidade cefálica do ovário desta espécie é bilobada e desta região partem dois ovidutos distintos (esta espécie apresenta abertura genital na parte anterior do corpo), o que evidencia a origem dupla. Nos demais Gymnotoidei, no entanto, os ovários apresentam diferentes níveis de fusão, sendo de aproximadamente a metade nas espécies de *Eigenmannia*, e restrito aos ovidutos em *Apteronotus* sp e *R.rostratus*. Ovários parcialmente fundidos foram registrados principalmente nos Siluroidei, nos quais a fusão se restringe principalmente ao terço caudal, prolongando-se em oviduto único. Entre os Characoidei, excetuando-se os curimatídeos, a fusão geralmente se restringe ao oviduto. Estes dados revelam que o grau de fusão relaciona-se pouco aos grupos taxonômicos. HARDER (1975) relata que os níveis de fusão das gônadas podem variar consideravelmente mesmo dentro de gêneros relacionados como por exemplo entre os Percidae, onde ovários completamente fundidos ocorrem na *Perca*, unidos caudalmente em *Lucioperca* e completamente separados em *Aceriana*.

DIAS (1989) relata que a organização geral da cápsula ovariana consiste, do seu exterior para interior, por um epitélio pavimentoso simples assentado sobre uma membrana ou lâmina basal, seguida de duas camadas compostas por fibras musculares lisas, sendo uma com orientação longitudinal e outra circular e uma camada de tecido conjuntivo frouxo onde estão alojados nervos, veias e artérias.

O grau de desenvolvimento das camadas da cápsula ovariana, particularmente das musculares, apresenta notáveis variações entre as espécies de teleósteos aqui analisadas, o que confere grandes diferenças inter-específicas na espessura desta cápsula.

Considerando-se os ovários nas fases finais de maturação, verificou-se neste estudo, que *C.jenynsii* seguida pelas espécies de Percoidei e Siluroidei apresentam as cápsulas mais espessas. As mais delgadas, por outro lado, estão entre os Characoidei e, dentre estes, os curimatídeos e parodontídeos. Estas diferenças parecem relacionadas com o grupo taxonômico e a estratégia reprodutiva das

espécies, particularmente com o mecanismo de extrusão dos gametas e a dimensão que alcançam quando maduras.

Nas espécies de Characoidei, particularmente naquelas cujos ovários atingem grandes proporções do peso somático quando maduros, a cápsula ovariana é muito delgada ou mesmo ausente na face em contacto com a parede do corpo. Esta aparente deficiência para o processo de extrusão dos gametas durante a desova parece ser compensada pelo seu contato íntimo com a parede lateral do corpo e a compressão exercida pelas vísceras durante o processo de extrusão.

As observações de movimentos corporais associadas ao momento da desova em Characoidei, relatados por diversos pesquisadores, reforçam esta suposição. Isto tem sido relatado para condições de laboratório (desova induzida) para *S.knerii* (SATO *et al.*, 1988a), *L.elongatus* (SATO *et al.*, 1988b), *Prochilodus affinis* (SATO & CARDOSO, 1988a) e *P.marggravii* (SATO & CARDOSO, 1988b). Os movimentos de Characoidei (*S.maxillosus*, *P.scrofa*, *L.elongatus*) durante a desova em ambientes naturais foram descritos em detalhe por GODOY (1975). Segundo este autor, estes peixes realizam movimentos circulares e em volteios na superfície e aos pares saltam fora da água, emergindo e liberando os gametas na dinâmica fluvial, ou ainda desenvolvem nados vigorosos, lado a lado, em curtos trechos, eliminando os gametas.

Entre os Characoidei que apresentam posturas parceladas e desenvolvem algum cuidado com a prole, como *H.malabaricus* e os serrasalmideos (LOWE-McCONNELL, 1987), os ovários apresentam uma cápsula um pouco mais espessa. GODOY (1975) relata que no ato da desova de *H.malabaricus*, o casal se coloca lado a lado, no mesmo sentido e quase se assenta sobre o ninho, sendo observados somente pequenos movimentos com as nadadeiras peitorais, ventrais, anal e caudal. Nestas espécies e outras com desova parcelada (gônada madura com baixo peso relativo) como *L.amblirhynchus* e *A.lacustris*, os ovários parecem não sofrer compressão da parede do corpo durante a extrusão dos ovócitos. Todas, no

entanto, apresentam células intumescidas com aspecto ciliado revestindo a face interna da cavidade ovariana, durante o período reprodutivo. Nenhuma relação entre estas células e o processo de extrusão pode ser, entretanto, estabelecida.

Entre os Siluroidei, que geralmente apresentam ovários numa posição dorso-mediana e, portanto, com pouco contacto com a parede do corpo, a túnica ovariana é mais espessa. Movimentos peristálticos em seus ovários puderam ser observados com freqüência durante a dissecação dos exemplares para a realização deste trabalho. Os relatos de observações realizadas durante a desova de *Lophiosilurus alexandri* (SATO et al., 1988c), *P.maculatus* (SATO & CARDOSO, 1988c); *R.aspera* (SATO et al., 1988d); *P.corruscans* (SATO et al., 1988e) mostram que nenhum tipo de movimento corporal foi constatado nestas espécies. Estes fatos sugerem que entre os Siluroidei, as ondas de contração da musculatura intrínseca dos ovários são responsáveis pela extrusão dos gametas. Este mecanismo deve ser utilizado também pelos demais grupos que possuem ovários com camadas de fibras musculares desenvolvidas.

Na literatura, os mecanismos de extrusão têm sido relatados por GASCHORT (1928 *apud* HARDER, 1975) para *Perca*, *Acerina*, *Silurus*, *Esox*, *Cottus* e outros peixes, cujos ovários são dotados de musculaturas longitudinais e circulares, e ondas de contrações musculares que percorrem em direção crânio-caudal forçam os ovos para fora do corpo. POLDER (1971) relata a extrusão dos óvulos em *Aequidens portalegrensis*, sugerindo envolver dois passos. Primeiro, a contração da parede ovariana que, auxiliada pela contração da musculatura da parede do corpo, deslocaria os ovos em direção do gonoduto, que deste modo é gradualmente preenchido. Contrações do músculo de ligamento e da parede do gonoduto provocariam uma pressão sobre os ovos na região distal deste, e então através do relaxamento do músculo do esfíncter, o ovo seria pressionado um a um através da abertura genital.

Independente de como se desenvolvem e da forma e posição que

assumem, os ovários constituem-se de ovogônias, folículo ovariano, estroma ou tecido de sustentação e tecido vascular e nervoso e têm como função básica a produção de gametas fertilizáveis e como complementar, a síntese e secreção de hormônios esteróides (DODD, 1977; NAGAHAMA 1983). De acordo com o primeiro autor, a principal função do estroma parece ser a de fornecer um esqueleto de suporte para os folículos e seus vasos sanguíneos e nervos.

A ovogênese inicia-se com a proliferação ovogonial e envolve, além dos eventos relacionados com a meiose, uma série de modificações ao nível nuclear (aparecimento de cromossomos plumulados e micronúcleolos), citoplasmático (formação de inúmeras organelas e inclusões como vesículas corticais e lipídicas e grânulos de vitelo) e de envoltório ovocitário (desenvolvimento da zona radiata, camada granulosa e teca) que resulta em um gameta fertilizável dotado de estruturas que refletem a estratégia reprodutiva da espécie, como por exemplo, quantidade de vitelo, filamentos ou mucos adesivos, tamanho do espaço perivitelínico etc.. O curso da transformação da ovogônia em um folículo maduro (ovogênese) pode ser dividido em fases ou estádios de desenvolvimento com base nas modificações e/ou aparecimento de estruturas no folículo ovariano. Neste estudo, as fases de desenvolvimento do folículo ovariano foram determinadas com base naquelas apresentadas por YAMAMOTO (1956a) e amplamente utilizadas, com algumas modificações nos trabalhos mais recentes (AGOSTINHO, 1982; 1987; SELMAN & WALLACE, 1986; 1989 e WEST, 1990).

Revisões detalhadas do desenvolvimento do folículo ovariano são apresentadas por NAGAHAMA (1983); de VLAMING (1983); WALLACE *et al.* (1987); SELMAN & WALLACE (1989), entre outros.

SELMAN & WALLACE (1989) relatam que as ovogônias podem ser encontradas, aparentemente, ao longo da vida dos teleósteos. Proliferam por divisões mitóticas e representam uma população de células-mãe que originam ciclicamente os ovócitos. Em algumas espécies, no entanto, elas são tão raras que não são

consideradas nas fases de desenvolvimento dos ovócitos. YAMAMOTO (1956) relata que a divisão ovogonial em ovários de *Liopsetta obscura* cessa quando esta espécie alcança 11 centímetros.

As ovogônias são as menores células da linhagem germinativa e foram observadas em todos os estádios de maturação gonadal das espécies analisadas. Suas características morfológicas concordam com aquelas descritas por HIBIYA (1982); MATKOVICK & PISANÓ (1989) e CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM (1990), ou seja, apresentam citoplasma escasso com pouca afinidade tintorial e núcleo esférico e volumoso com um nucléolo conspícuo de posição central ou levemente excêntrico e cromatina concentrada próxima a carioteca. BEGOVAC & WALLACE (1988) registraram um a três nucléolos nas ovogônias de *Syngnathus scovellii*.

Além das ovogônias com as características acima mencionadas foram observadas, com menor frequência, ovogônias menores, cujo material cromático apresentou-se com diferentes configurações, possivelmente relacionadas com a divisão mitótica da mesma.

A proliferação ovogonial é pouco registrada na literatura, possivelmente por ser um evento muito rápido, como constatado por POLDER (1971) em *Aequidens portalegrensis*. Segundo este autor, a divisão mitótica da ovogônia foi restrita aos três primeiros dias após a desova, sendo mais intensa apenas no primeiro dia. De acordo com TOKARZ (1978), a época da proliferação ovogonial pode estar relacionada com a sazonalidade do ciclo reprodutivo, ou seja, com um período definido de divisão nas espécies com reprodução altamente sazonal e contínua ou polimodal naquelas em que o ciclo reprodutivo é prolongado.

Após a fase de proliferação, ao entrar na prófase da meiose, a ovogônia transforma-se no ovócito primário. Inicialmente, as principais modificações são verificadas ao nível do conteúdo nuclear, e relacionam-se àquelas da prófase I da meiose (fase cromatina nucleolar) que corresponde ao período de transformação nuclear descrito por ANDRIANOV & LISOVENKO (1983). Descrições destas fases são

apresentadas por YAMAMOTO (1956); HIBIYA (1982) e BEGOVAC & WALLACE (1988). Entretanto, a meiose se interrompe na fase diplóteno da prófase I e é retomada somente quando o ovócito completa seu processo de crescimento (NAGAHAMA, 1983; SELMAN *et al*, 1987; BEGOVAC & WALLACE, 1988; CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM, 1990).

SELMAN & WALLACE (1989) relatam que tão logo a prófase é interrompida, os genes ribossomais são amplificados e nucléolos múltiplos aparecem. Estes fatos marcam o início da fase perinucleolar ou de crescimento protoplasmático de ANDRIANOV & LISOVENKO (1983). Os ovócitos nos estágios pré-sinapse, sinapse e pós sinapse (as primeiras fases da prófase da meiose I) contêm apenas cromatina nucleolar, sem nenhum traço de nucléolos verdadeiros (YAMAMOTO, 1956b). De acordo com este autor, entretanto, no começo do estágio perinucleolar inicial, surgem no núcleo um ou dois nucléolos grandes e fortemente basófilos; sendo estes considerados nucléolos verdadeiros por não terem continuidade direta com o material cromático, ao passo que nucléolos periféricos têm sua origem na cromatina nucleolar que se origina dos cromossomos. Estes nucléolos correspondem aos micronúcléolos na classificação de GANSEN & SCHARAM e seu aparecimento é concomitante ao dos cromossomos plumulados sendo muito do seu material originado nas alças destes cromossomos (CRUZ-LANDIM & CRUZ-HOFLING, 1979).

O registro de cromossomos plumulados a partir do final da fase cromatina nucleolar é bastante comum nos ovócitos de peixes (YAMAMOTO, 1956b; RAI, 1967; CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM, 1990), indicando intensa transcrição do RNA mensageiro, além do RNA ribossômico transcritos nos nucléolos (SELMAN & WALLACE, 1989). O RNAr constitui-se componente principal dos ribossomos.

O número e o tamanho dos nucléolos mostram grandes variações entre as espécies de teleósteos, mas sua presença durante todo o crescimento ovocitário é obrigatória (CRUZ-LANDIM & CRUZ-HOFLING, 1979 e SELMAN & WALLACE, 1989). Nucléolos múltiplos e periféricos foram constatados em todas as espécies analisadas no

presente estudo, mostrando notáveis variações na abundância e no tamanho conforme a fase de desenvolvimento ovocitário e, para uma mesma fase, entre as diferentes espécies. Uma vez que os nucléolos são centros de Transcrição de RNA^r, portanto, com importante papel na síntese protéica, essas variações podem estar associadas a diferentes requerimentos de síntese, conforme a fase de desenvolvimento do ovócito ou a estratégia reprodutiva adotada pela espécie.

Neste estudo foi possível observar que no início do desenvolvimento ovocitário, os nucléolos são aproximadamente esféricos, conspícuos devido à sua intensa basofilia e mostram tendências de incremento em número e tamanho até a fase perinucleolar final. A partir do final desta fase, em algumas espécies, os nucléolos tornam-se menores e mais numerosos (provavelmente devido a fragmentações), apresentando formas mais irregulares e reduzindo a afinidade tintorial (ex. *A.bimaculatus*, *M.intermedia* e *P.scrofa*). Em outras espécies, no entanto, os nucléolos tornam-se maiores e menos numerosos (ex. *L.lacustris*, *S.marginatus*, *C.jeninsyi* e *H.platyrrhynchus*), pelo menos até a fase vitelogênese inicial, mantendo aproximadamente a mesma forma, apesar da redução da basofilia. A perda da forma predominantemente esférica dos nucléolos após a fase perinucleolar é relatada também por CRUZ-LANDIM & CRUZ-HOFLING (1979) e ROMAGOSA (1991). Baseando-se em observações Ultramicroscópico, CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM (1990) relatam que nos ovócitos mais jovens de *A.bimaculatus*, os nucléolos apresentam-se como organelas compactadas constituídas de um material fibrogranular, enquanto aqueles mais velhos são submetidos a um processo de descompactação levando a um grande pleomorfismo nucleolar. NARAHARA (1983) informa que à medida que os nucléolos se multiplicam, a sua ultraestrutura modifica-se, passando de altamente compactos e eletro-densos para uma estrutura de eletro-densidade mais baixa.

Os nucléolos dos ovócitos das espécies de *Serrasalmus*, os maiores entre os analisados neste estudo, mostraram a parte central vacuolizada ao atingirem

a fase de vesícula cortical. De acordo com CRUZ-LANDIM & CRUZ-HOFLING (1979), esse aspecto vacuolizado do nucléolo ao microscópio óptico resulta de um processo de difusão ou dissolução do nucléolo que se intensifica podendo atingir a região medular deixando uma massa compacta em forma de anel ao seu redor. YAMAMOTO (1956b) associa a vacuolização dos nucléolos ao processo de extrusão fragmentos nucleolares para o citoplasma.

Uma tendência de relação inversa entre o número e tamanho dos nucléolos dentro de cada sub-ordem foi constatada neste estudo. Esta tendência poderia sugerir que a massa de material nucleolar entre as espécies tenderia a ser constante. Entretanto, verificou-se marcadas variações nos diâmetros nucleolares dentro de uma mesma classe de número de nucléolo e vice-versa.

A análise do número e tamanho dos nucléolos por grupo taxonômico revelou maior heterogeneidade entre as famílias de Characoidei, onde as estratégias reprodutivas são, aparentemente, mais diversificadas. Neste grupo, os nucléolos menos numerosos e de maior tamanho são observados entre os serrasalmídeos, e menos caracteristicamente em *H.malabaricus*, que desenvolvem algum cuidado com a prole (guardam a desova), enquanto os mais numerosos e de menor tamanho são registrados em espécies migradoras que desovam na dinâmica fluvial, sem qualquer cuidado com a prole (*P.scrofa* e *S.maxillosus*). Já em Siluroidei estas tendências foram opostas, pelo menos para as espécies que cuidam da desova (*Hypostomus*, *M.aculeatus*). As demais espécies deste grupo não apresentaram, no entanto, um nítido padrão quanto a estas características. Os Gymnotoidei, que produzem ovos grandes, apresentaram grande número de nucléolos, porém sem alterações marcantes nos seus diâmetros. Percoidei e Soleoidei, que compreendem as espécies da divisão secundária e periférica analisadas, incluindo as que apresentam ovos grandes e cuidado com a prole (*G.papatterra*) e outras com ovos pequenos e sem qualquer cuidado (*P.squamosissimus*, *C.jenynsii*), apresentaram nucléolos pequenos e pouco numerosos. Isto demonstra que os diferentes grupos taxonômicos apresentam

algumas variações na forma pela qual o número e tamanho dos nucléolos se relacionam ao diâmetro alcançado pelos ovócitos, sendo que nos Percoidei e Soleoidei esta relação não existiu. Para o conjunto das espécies, entretanto, a correlação positiva e significativa entre o número de nucléolos e o tamanho do ovócitos, observada na análise de regressão múltipla realizada, mostra que o número destas organelas ajudam a explicar o tamanho do ovócito. O diâmetro nucleolar, a despeito de não mostrar correlação significativa com o tamanho do ovócito no teste apresentado, pode também estar correlacionado, não aparecendo na regressão múltipla pelo efeito mascarador decorrente da forte relação que este mantém com o número de nucléolos.

Eventos como a expansão da área de sistema de membranas e basofilia citoplasmática parecem ser morfológicamente manifestados pela multiplicação dos nucléolos e a associação topográfica mantida pelos componentes nucleolares com os poros nucleares e o "nuage" formado no lado citoplasmático (CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM, 1990). De acordo com estes autores, o "nuage" está em contato com poros nucleares de um lado e intermisturado com ribossomos no lado oposto, associando-se, mais tarde, com as mitocôndrias e estruturas vesiculadas membranosas (corpos multivesiculares ?), sendo que o conjunto tem sido chamado corpo de Balbiani. GURAYA (1979), entretanto, reservou o termo corpo vitelínico de Balbiani para todo o complexo justanuclear de organelas observado nos ovócitos jovens, que geralmente inclui núcleo vitelínico, complexo de Golgi, mitocôndrias, corpos de lipídios e outros componentes de morfologia e natureza diversa. O desenvolvimento de núcleo vitelínico nos ovócitos de teleósteos é acompanhado pela proliferação de mitocôndrias, para a qual constitui substrato e de corpos de fosfolipídios. (GURAYA, *op cit*). CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM (1990) documentaram em *A. bimaculatus*, uma intensa proliferação mitocondrial no curso do estágio perinuclear, também extensivo a fase vitelogênica, fato que sugere um intenso metabolismo celular e requerimento energético nestes estágios. Segundo NARAHARA

(1983) a rápida multiplicação de mitocôndrias foi um dos eventos mais importantes que se observou durante o desenvolvimento ovocitário de *Rhamdia hilarii*.

Neste estudo, núcleos vitelínicos foram constatado em todas as espécies, apesar de sua visualização ser mais difícil em algumas. Em *C.jenynsii* foi observado mais de um corpo esférico intensamente basófilo no citoplasma, assemelhando-se àquele descrito por YAMAMOTO (1956b) para *Liopsetta obscura*. Observou-se também o aparecimento do núcleo vitelínico em íntimo contato com o núcleo e sua subsequente migração para a periferia do citoplasma, documentada por vários autores (GURAYA, 1979; SELMAN & WALLACE, 1989; BAZZOLI, 1992).

BAZZOLI (1992), estudando a morfologia do núcleo vitelínico em 108 espécies de teleósteos neotropicais, verificou que esta estrutura sofre modificações morfológicas gradativas desde seu aparecimento na região justanuclear até o seu desaparecimento no ooplasma periférico, onde seu conteúdo fragmenta-se e dispersa-se de modo variado. Este autor encontrou relação entre a dinâmica da migração e fragmentação do núcleo vitelínico e o grupo taxonômico.

Durante o estágio de crescimento primário, ou seja, da fase cromatina-nucleolar até perinucleolar final, os ovócitos da maioria dos teleósteos passam de aproximadamente 10-20 μm de diâmetro para 100 a 200 μm . A elaboração de organelas citoplasmáticas e a acumulação de extraordinária quantidade de RNAs e proteínas são responsáveis por este crescimento e pela redução na proporção núcleo-citoplasma (SELMAN & WALLACE, 1989).

A fase de crescimento secundário do ovócito, iniciada na fase de vesícula cortical até o ovócito maduro, é gonadotropina-dependente. Esta fase é marcada pelo aparecimento no citoplasma de inclusões (vesículas corticais, vesículas lipídicas e grânulos de vitelo) cujas características possivelmente relacionem-se à estratégia reprodutiva da espécie.

As vesículas corticais, compostas de mucopolissacarídeos ou

glicoproteínas (PAS-positivo), são as primeiras estruturas que aparecem no citoplasma do ovócito na fase de crescimento secundário (NAGAHAMA, 1983). De acordo com SELMAN *et al.* (1986) estudos autoradiográficos, de eletroforese e fluorografia mostraram que estas vesículas são sintetizadas pelo próprio ovócito enquanto estudos de ultra-estrutura sugerem o envolvimento do retículo endoplasmático e complexo de Golgi na sua elaboração.

O termo vesícula vitelínica tem sido amplamente utilizado desde a década de 50, quando já se mencionava que essas vesículas eram deslocadas para a região periférica do citoplasma e formavam o alvéolo cortical (YAMAMOTO, 1956a; YAMAMOTO & YOSHIOKA, 1964; RAI, 1967). Entretanto, elas não contêm vitelo no sentido restrito, ou seja, o seu conteúdo não se constitui em reserva trófica para o embrião (WALLACE & SELMAN, 1981). Os alvéolos corticais fundem-se com a oolema e liberam seu conteúdo no espaço perivitelínico, durante a reação cortical no momento da fertilização, sendo, deste modo, análogos aos grânulos corticais de numerosas espécies de invertebrados e vertebrados (YAMAMOTO, 1961 *apud* WALLACE & SELMAN, 1981). Este fenômeno foi amplamente documentado através de análises morfológicas, bioquímicas e imunológicas por SELMAN *et al.* (1988), que sugerem a utilização do termo alvéolo cortical nascente ou simplesmente alvéolo cortical para designar as vesículas "vitelínicas". Nos trabalhos recentes, além de alvéolo cortical (BEGOVAR & WALLACE, 1988; CRUZ-HOFLING & CRUZ LANDIM, 1990; ROMAGOSA, 1991), estas estruturas vesiculares recebem nomes como grânulo cortical (HART & YU, 1980), vesícula cortical (KOBAYASHI, 1985; BAZZOLI, 1992) ou simplesmente vacúolos (MAKEYEVA & YEMEL'YANOVA, 1989). No presente estudo as denominamos de vesículas corticais em razão do seu posicionamento no ovócito maduro.

WALLACE & SELMAN (1981), NAGAHAMA (1983) e de VLAMING (1983) relatam que vesículas corticais aparecem primeiro na zona mais externa do citoplasma e, com o crescimento do ovócito, aumentam em tamanho e número. Na

maturidade movem-se para a periferia do citoplasma onde tornam-se conhecidas como alvéolo cortical. No decorrer deste estudo, no entanto, observou-se que este padrão morfológico de deposição de vesículas corticais não se aplica para todas as espécies estudadas. Além disto, as vesículas corticais não são as únicas estruturas com aspecto vacuolado que se observam no citoplasma do ovócito quando se utilizam as técnicas de rotina para coloração em hematoxilina e eosina. Vesículas de lipídios também apresentam este aspecto.

De acordo com WALLACE *et al.* (1987), o segundo evento que é iniciado durante a fase alvéolo cortical (vesícula) é a formação de inclusões ou gotículas lipídicas, que são inicialmente observadas no citoplasma perinuclear. Embora não tenham sido empregadas técnicas para evidenciação de vesículas lipídicas neste estudo, sua presença parece clara em *C.jenynsii* e *P.squamosissimus*. Surgem, nestas espécies, como estruturas vacuoladas próximas ao núcleo que aumentam em tamanho e número e se distribuem por todo o citoplasma, coalescendo em gota única no final da maturação. Estas observações coincidem com aquelas relatadas para deposição de gotículas de lipídios em *Orizias latipes* (YAMAMOTO & YOSHIOKA, 1964) ou em *Micropogonias furnieri* (ISAAC-NAHUM, 1981). Corroboram ainda a natureza distinta entre estas vesículas e as corticais o fato delas permanecerem distribuídas ao acaso pelo citoplasma, não se deslocando para a periferia como acontece com estas últimas. Nas duas espécies mencionadas neste estudo, a maioria dos vacúolos presentes no citoplasma, antes da vitelogênese, constitui-se de vesículas lipídicas.

G.pappaterra, que como *P.squamosissimus* é um Percoidei, também apresentou vacúolos distribuídos ao acaso entre os grânulos de vitelo. Nestes, no entanto, não foram observadas as suas coalescências em uma gota única. BAZZOLI (1992) observou vesículas lipídicas conspícuas em nove espécies de peixes, sendo todas pertencentes à família Osteoglossidae ou a ordem Perciformes.

A presença das vesículas lipídicas não significa necessariamente que o

ovo flutue. Assim, embora freqüente em Percoidei, algumas espécies que as apresentam (como *G.pappaterra*) têm ovos grandes, demersais e sujeitos a cuidado parental, enquanto outras (*P.squamosissimus*) os têm pequenos e pelágicos. Isto é relatado também por LAALE (1980), que registra entre as espécies com ovos pelágicos algumas destituídas de vesículas de lipídio - *Spratus spratus*, e outras as apresentando - *Scomber scomber*, *Merlucius merlucius* e *Solea solea*. No caso das duas espécies de Percoidei da bacia do rio Paraná, ressalta-se que apesar de os ovos de ambas conterem vesículas lipídicas, a fusão destas em uma única gota volumosa foi constatada apenas na de ovos pelágicos.

As vesículas corticais, classificadas neste estudo como irregulares ou irregulares + esféricas, neste último caso quando algumas vesículas esféricas com contorno mais nítido distribuem-se ao acaso entre as irregulares, parecem também constituir um tipo especial. Apresentam-se, no conjunto, como estruturas vacuolares pequenas, de contornos irregulares e pouco nítidos, formando uma camada com aspecto hialino e muito reticulada na região mais externa do citoplasma, antes do aparecimento dos grânulos de vitelo. Nas espécies com estes padrões de vesículas, a deposição inicial dos grânulos de vitelo tornam-se evidenciáveis exatamente sobre as vesículas irregulares, que gradativamente desaparecem do citoplasma. As esféricas, quando também presentes, não são afetadas pela deposição dos grânulos, mantendo-se intactas. Por outro lado, na maioria destas espécies foi observado, durante a vitelogênese, o aparecimento de vesículas corticais esféricas na região periférica do citoplasma, entre os grânulos de vitelo (*P.scrofa*, *B.orbigyanus*, *S.maxillosus* e *P.corruscans*). Mesmo naquelas espécies que já possuíam vesículas corticais esféricas, estas continuam sendo depositadas (*L.friderici*, *S.borellii* e *S.lima*). Estas observações sugerem que, neste caso, estas pequenas estruturas vacuoladas de contornos irregulares possam estar envolvidas no processo vitelogênico, e que a formação do alvéolo cortical ocorre, principalmente, durante a fase de vitelogênese. A propósito desta forma de vesícula, ressalta-se que todas as espécies que assim as

apresentam, exceto *M.aculeatus*, não apresentam cuidado parental com a prole, liberando seus ovos na coluna d'água.

Existe uma outra categoria de espécies em que a deposição dos alvéolos corticais continua na fase de vitelogênese. Entretanto, nesta, as vesículas presentes antes do início da vitelogênese apenas continuam aumentando de tamanho, podendo até mudar de forma, como observado para *Serrasalmus* spp (vesículas inicialmente esféricas tornam-se elípticas durante a vitelogênese). O aumento no tamanho das vesículas corticais, na vitelogênese, foi especialmente notável em *A.piracicabae* e *L.ambrirhynchus*. Nesta última espécie, pequenos grânulos intensamente eosinófilos aparecem no citoplasma periférico quase que ao mesmo tempo que as vesículas corticais, posicionando-se em uma camada abaixo destas. MAKEYEVA & YEMEL'YANOVA (1989) relatam, com base em estudos ultraestruturais, que para alguns ciprinídeos, os grânulos de vitelo podem surgir na zona periférica das células antes da formação dos vacúolos. Contudo, os primeiros grânulos são tão pequenos que um microscópio óptico não consegue detectá-los em cortes histológicos obtidos em preparações de rotina. De acordo com estes autores, estas dificuldades de detecção estão aparentemente associadas à idéia de que acumulação de vitelo no ovócito de peixes sempre ocorre após completada a formação de vacúolos.

SELMAN *et al.* (1986) demonstram, através de estudos autoradiográficos em *F.heteroclitus*, que a síntese das vesículas corticais não ocorre apenas no estágio alvéolo cortical, mas também durante a vitelogênese e mesmo após a conclusão deste processo (maturação). Estes autores concluíram que durante o crescimento do ovócito vários eventos fisiológicos não são substituídos seqüencialmente, mas que estes eventos são seqüencialmente iniciados e subseqüentemente permanecem ativos durante o crescimento do ovócito, pelo menos até a quebra da vesícula germinal (maturação intermediária).

Neste estudo, a despeito de algumas espécies continuarem a

deposição de vesículas corticais em diferentes proporções durante a vitelogênese, outras como *A.lacustris*, *H.malabaricus*, *G.carapo*, *Apteronotus* sp, *E.virescens* e *H.littorale*, aparentemente cessam a formação destas vesículas ao iniciar o processo vitelogênico. Nestas espécies, as vesículas corticais preenchem quase todo o citoplasma e os primeiros grânulos de vitelo ocupam os espaços disponíveis.

SELMAN *et al.* (1986), a este propósito, discutem as implicações de se dividir o desenvolvimento ovocitário em estágios com base, primariamente, nos critérios morfológicos. Assim, a definição tradicional da fase de vesícula cortical como sendo uma fase compreendida entre o aparecimento das primeiras vesículas corticais e o início da vitelogênese, implica em aceitar que a formação de alvéolo cortical ocorre apenas neste período de desenvolvimento.

BENEDITO-CECILIO & AGOSTINHO (1991), ao não constatarem vesículas corticais em *H.edentatus*, pelo menos com as técnicas histológicas utilizadas para coloração em hematoxilina e eosina, suprimiram esta fase na descrição do desenvolvimento ovocitário. No presente estudo esta espécie foi identificada entre as que apresentam vesículas pequenas e irregulares, sendo, neste grupo, a que as apresentou menos evidente. Como tal, estas vesículas parecem tomar parte na formação de grânulos de vitelo e não da vesícula cortical. É provável que o desenvolvimento ovocitário das espécies que apresentam, na fase pré-vitelogênica, apenas este tipo de estrutura, não mostre uma fase distinta de formação de vesículas corticais. Entretanto, faz-se necessário estudos ultraestruturais e histoquímicos detalhados para o esclarecimento desta suposição, não devendo ser descartada a possibilidade destas vesículas representarem formas iniciais de deposição de vesículas corticais. CRUZ-HOFLING & CRUZ LANDIM (1990), por exemplo, consideraram como vesículas corticais as vesículas irregulares presentes nos ovócitos de *A.bimaculatus*.

Segundo WALLACE *et al* (1987), as vesículas corticais, quando começam a ser formadas, aparecem circunferencialmente em diferentes

profundidades no citoplasma, dependendo da espécie. Fato similar foi registrado entre as espécies abordadas neste estudo, ressaltando-se, no entanto, que na maioria das espécies analisadas a deposição inicial se restringe à região periférica (deposição periférica), como comumente constatado por vários autores (RAI, 1967; YAMAMOTO & YOSHIOKA, 1964; NAGAHAMA, 1983; AGOSTINHO *et al*, 1987; ROMAGOSA, 1991; BAZZOLI, 1992). Esta situação é verificada mesmo nas espécies nas quais as vesículas são depositadas na fase de vitelogênese. Os Gymnotoidei, à exceção de *G.carapo*, constituem-se no grupo cujo início de deposição é mais interno (deposição intermediária). Não foi, entretanto, verificada relação entre o local de início de deposição e o grupo taxonômico. Por outro lado, esta variável correlacionou-se significativamente com o tamanho do ovócito, ou seja, espécies com ovócitos pequenos mostram geralmente uma deposição inicial das vesículas na periferia do citoplasma ovocitário e vice versa, estando de alguma maneira relacionada à estratégia reprodutiva. CHAVES (1988) relata que o início da deposição mostrou-se independente do grupo sistemático, não guardando relação com as variáveis ambientais ou reprodutivas.

Além das vesículas pequenas e irregulares e das lipídicas, referidas anteriormente como tipos especiais de vacúolos, estas estruturas podem ainda assumir outras formas. Pode-se sugerir que as vesículas corticais no sentido restrito são fundamentalmente esféricas, podendo assumir as demais formas (elípticas ou contornos irregulares) quando muito volumosas, independente de grupo taxonômico.

A classificação de abundância de vesículas corticais utilizada neste trabalho não representou todo o montante depositado destas estruturas no ovócito, visto que ela foi estabelecida para a fase imediatamente anterior à vitelogênese e o processo de deposição teve continuidade nas fases seguintes. Assim, *P.scrofa* e *S.maxillosus*, que apresentam ovos com um amplo espaço perivitelínico (GODOY, 1975), e portanto, deveriam conter grande quantidade de vesículas corticais (ver adiante a relação espaço perivitelínico x vesículas corticais), aparentemente não

apresentam vesículas corticais *stricto sensu* antes do início da vitelogênese, evidenciando-se que o processo de formação destas vesículas seja intenso durante a vitelogênese. Avaliação da abundância realizada desta maneira, aliada à identificação das espécies em que a deposição de vesícula teve continuidade, permitiu, no entanto, estabelecer algumas comparações importantes. Assim, as espécies que provavelmente desenvolvem cuidados com a prole (ovócitos grandes, desova parcelada) geralmente apresentam vesículas corticais grandes e em quantidades moderadas ou abundantes ou mesmo escassas, porém com continuidade na deposição na vitelogênese. Embora possa ser identificada alguma relação entre o tamanho e abundância das vesículas corticais com o grupo taxonômico (vesículas pequenas e escassas em Pimelodidae e Doradidae; vesículas grandes e abundantes em Gymnotoidei e Serrasalminidae), verifica-se que nestes grupos o tamanho de ovócitos e a estratégia reprodutiva são relativamente uniformes. A análise de correlação mostra que, além do local de deposição e da forma das vesículas corticais, também a sua abundância está associada ao tamanho do ovócito e, provavelmente à estratégia reprodutiva empregada pela espécie (tipo de desova, cuidado com a prole, etc.). O diâmetro destas vesículas, embora fraca mostrou também correlação significativa com o tamanho do ovócito.

As variações no diâmetro das vesículas corticais em peixes são, em relação a outros grupos animais (de platelmintos a mamíferos), muito mais acentuadas (GINZBURG, 1972). Este autor relata, ainda, que os maiores diâmetros destas vesículas, cerca de 40 μm , são registrados entre os peixes. O maior diâmetro médio registrado para os teleósteos do rio Paraná ocorreu entre os Gymnotoidei (37 μm).

As vesículas corticais não são diversas apenas no aspecto morfológico de sua deposição ou tamanho e abundância que atingem, mas também na sua composição. BAZZOLI (1992) analisou, por métodos histoquímicos, a composição das vesículas corticais de 103 espécies de teleósteos brasileiros de água doce, constatando variações inter-específicas nas suas composições químicas, registrando

glicoproteína neutra, glicoconjugados carboxilados, glicoproteínas neutras + glicoconjugados carboxilados, glicoconjugados sulfatados, glicoproteínas neutras + glicoconjugados sulfatados e glicoproteínas neutras + glicoproteínas ricas em ácido siálico. Este autor sugere que variações na morfologia e no conteúdo das vesículas corticais podem estar relacionadas com diferentes funções durante a reação cortical.

As funções das vesículas corticais na formação do espaço perivitelínico do ovo têm sido relatadas por diversos autores. Aspectos ultraestruturais da quebra e deiscência das vesículas corticais são apresentados por HART & YU (1980), BRUMMETT & DUMONT (1981) e KOBAYASHI (1985). BRUMMETT & DUMONT (1981), por exemplo, relatam que as vesículas corticais de *F.heteroclitus* sofrem consideráveis alterações no tamanho, conteúdo e aspecto morfológico de sua quebra, sendo que durante a deiscência, cada vesícula pode formar uma ou várias aberturas na superfície do ovo pelas quais grânulos densos e particulados, fibras ou material membranoso, aparentemente em combinação, são liberadas no espaço perivitelínico em formação. Para estes autores a reação cortical parece desempenhar uma função secundária na prevenção de polispermia.

O processo de vitelogênese em teleósteos tem mostrado ser similar àquele de outros ovíparos. Envolve duas fases distintas, uma exógena iniciada no fígado e outra endógena. A fase exógena envolve a produção de vitelogenina hepática sob estimulação de estrogênios ovarianos. Numa segunda fase, a vitelogenina é retirada da circulação sanguínea e incorporada na proteína-vitelo a nível ovocitário (NG & IDLER, 1983). Uma vez incorporada, via endocitose, e processada, a proteína-vitelo é acumulada dentro de corpos de vitelo limitados por membrana (SELMAN & WALLACE, 1986). A contribuição do processo autossintético (vitelogênese endógena) para a massa de vitelo nos ovários em relação ao vitelo exógeno adquirido pela incorporação de vitelogenina não tem sido estimada (NG & IDLER, *op cit*).

O local do citoplasma onde os primeiros grânulos de vitelo tomam-se visualizáveis, ao nível de microscopia óptica, variou entre as espécies analisadas neste estudo. Na maioria delas, os primeiros grânulos de vitelo surgem na região periférica do citoplasma, como freqüentemente registrado em outros estudos (AGOSTINHO *et al.*, 1987; ISAAC-NAHUM, 1981; BARBIERI *et al.*, 1981; NARAHARA, 1983). Algumas espécies, no entanto, apresentaram os primeiros grânulos de vitelo na região intermediária, interna ou mesmo dispersa no citoplasma.

As espécies que apresentaram vesículas corticais com diâmetro acima de 15 μm e em quantidade moderada ou abundante, geralmente iniciam a deposição vitelínica abaixo da camada destas vesículas, deslocando-as gradativamente para o citoplasma periférico. Isto pode ser observado peculiarmente nos Gymnotoidei, Serrasalminidae e *H. malabaricus*.

Um padrão particular de deposição pode ser evidenciado em *L. ambliorhynchus*, um anostomídeo de ovos grandes. Nesta espécie, pequenos grânulos eosinófilos surgem inicialmente na periferia do citoplasma, externamente à camada de vesículas. Entretanto, na seqüência, a acumulação de grânulos passa a ocorrer em áreas mais internas dos ovócitos, promovendo, com a continuidade da deposição, o deslocamento das vesículas para zona imediatamente abaixo da membrana ovocitária. Fato similar foi registrado por BEGOVAC & WALLACE (1988) em *Syngnathus scovelli* que relata, também, com base em observações ao microscópio óptico, o aparecimento de pequenas esferas de vitelo individuais na periferia e no interior do ovócito.

As observações sugerem que existe uma tendência de grânulos de vitelo surgirem primeiro no citoplasma periférico nos espaços não ocupados pelas vesículas corticais. Entretanto, quando as vesículas são abundantes e preenchem esta área do citoplasma, os grânulos tornam-se visualizáveis mais internamente no citoplasma, abaixo destas.

O local de deposição inicial dos grânulos de vitelo, considerado como

variável na análise de correlação, não se mostrou associado ao tamanho do ovócito. Isto pode estar relacionado ao fato de que a deposição inicial do vitelo parece depender principalmente da posição ocupada pelas vesículas corticais no início da fase de vitelogênese.

Há um grupo de espécies, como visto anteriormente, que produzem pequenas vesículas de contorno irregular que estão, aparentemente, relacionadas com o processo de formação de grânulos de vitelo, pois posteriormente aparecem preenchidas de material eosinófilo (grânulo de vitelo). Se assim for, é possível que o anel basófilo originado da fragmentação do núcleo vitelínico, observado em contato com estas vesículas no citoplasma cortical da maioria destas espécies, esteja envolvido também no processo de vitelogênese. SHAHI *et al.* (1979) associam o aparecimento do núcleo vitelínico nos ovócitos jovens e seu desaparecimento nos ovócitos maduros à possibilidade desta estrutura estar envolvida no processo vitelogênico. BAZZOLI (1992), por outro lado, observando vesículas corticais em íntimo contato com material proveniente da dispersão do núcleo vitelínico, sugere sua atuação na formação de vesículas corticais. O núcleo vitelínico de *S. scovelli*, dispersa-se pelo ovócito antes da formação do alvéolo cortical e, como em outros organismos, nele estão presentes mitocôndrias e corpos multivesiculares (BEGOVAC & WALLACE, 1988). Estes autores, utilizando marcadores vitelo-específico altamente eletro-densos, demonstraram que corpos multivesiculares podem representar compartimentos lisossômicos modificados envolvidos na formação de esferas de vitelo durante a vitelogênese desta espécie.

Os grânulos de vitelo representam uma população heterogênea de corpos do ovócito variáveis em tamanho, forma e eletro-densidade (CRUZ-HOFLING & CRUZ-LANDIM, 1990). Os primeiros grânulos de vitelo são pequenos e de tamanho relativamente homogêneo. No entanto, a medida que a deposição prossegue, tornam-se maiores e geralmente, apresentam-se em diferentes tamanhos. Dentre as espécies estudadas, a despeito de coalescência de vitelo ocorrer em diferentes graus, a total,

em uma massa homogênea de vitelo, foi constatada, apenas na fase de maturação final das espécies periféricas, *P.squamosissimus* e *C.jenynsii*. BAZZOLI (1992) observou a formação de massa contínua e homogênea de vitelo fluido, apenas em raros ovócitos de *Serrasalmus brandtii*. Segundo o autor, na maioria das espécies, os grânulos permanecem íntegros até o final da vitelogênese. BENEDITO-CECÍLIO & AGOSTINHO (1992) relatam que a despeito de ser verificada coalescência de glóbulos de vitelo em grande extensão, em *H.edentatus*, não foi completa o suficiente para formar uma massa homogeneizada. Estas observações sugerem que a formação de uma massa contínua e homogênea de vitelo fluido não seja característica de espécies de teleósteos neotropicais de água doce, pelo menos da divisão primária.

O diâmetro médio dos maiores grânulos de vitelo, na fase vitelogênese final, variou conforme a espécie, e mostrou-se fortemente associado com o tamanho do ovócito. Desta forma, espécies como *A.affinis*, *A.bimaculatus*, *P.maculatus* e *H.edentatus* que apresentaram as menores médias são as que produzem ovócitos pequenos. Por outro lado, as espécies como as de Serrasalmidae, *M.aculeatus*, *G.pappaterra*, *Loricaria* sp e *G.carapo*, que produzem ovócitos grandes mostraram os maiores valores médios de diâmetro de grânulos.

As ovogônias e os ovócitos na fase cromatina nucleolar apresentam-se, geralmente, em grupos ou ninhos que formam uma unidade delimitada do estroma ovariano por um epitélio simples de células pavimentosas. Nesta unidade observaram-se células menores que as germinativas, caracterizadas por possuírem núcleos fusiformes, mais basófilos e menores que das germinativas. Estas correspondem àquelas denominadas pré-foliculares nas descrições de TOKARZ (1978), e aparentemente não formam uma camada contínua em volta do ovócito. Com o crescimento, cada ovócito recebe sua própria camada de células foliculares que se multiplicam e formam uma camada contínua (camada granulosa). Sequencialmente, elementos do tecido conjuntivo circundante organizam-se para formar a camada mais

externa do envoltório folicular (camada tecal). Neste estudo verificou-se que a teca torna-se evidenciável a partir da fase perinucleolar média, sendo que na de vesícula vitelínica a organização em duas camadas é conspícua. BEGOVAC & WALLACE (1988) relatam que, em *Syngnathus scovelli*, o folículo definitivo se forma após a suspensão da meiose, na fase diplóteno.

No final da fase perinucleolar para maioria das espécies ou no início da fase vesícula cortical para algumas, surge entre a membrana do ovócito e a camada granulosa, uma camada acelular com afinidade tintorial pela eosina, referida neste estudo como zona radiata em função das estriações que a apresenta na maioria das espécies. Esta denominação tem sido empregada por outros autores como GINZBURG (1972), BARBIERI *et al.* (1981), AGOSTINHO *et al.* (1987), ROMAGOSA (1991). A denominação desta camada é, no entanto, inconsistente, sendo chamada de envelope vitelínico (BEGOVAC & WALLACE, 1988; SELMAN & WALLACE, 1989), membrana vitelina (CHAVES & VAZZOLER, 1984; CHAVES, 1988), zona pelúcida (FERREIRA & GODINHO, 1990; RIZZO & BAZZOLI, 1991; BAZZOLI, 1992).

De acordo com SELMAN & WALLACE (1989), uma importante questão ainda não respondida acerca desta camada refere-se ao seu local de síntese. HURLEY & FISHER (1966), analisando-a em *Salvelinus fontinalis*, distinguiu duas camadas em sua ultraestrutura, uma interna, denominada de zona radiata, com origem no ovócito e outra externa, denominada zona pelúcida, que poderia ser produto das células foliculares. Neste relato, a zona radiata é a que se espessa durante o desenvolvimento ovocitário (atinge cerca de 50,0 μm de espessura) e no ovócito maduro torna-se endurecida ao entrar em contato com a água. A zona pelúcida é uma camada muito delgada e pode não estar presente no ovo maduro.

A literatura acerca deste assunto mostra, de um modo geral, que quando a origem desta camada é atribuída ao ovócito, a sua descrição corresponde ao que denominamos zona radiata neste estudo (STAHL & LERAY, 1961; TESORIERO, 1977; ANDERSON, 1967; CRUZ-LANDIM & CRUZ-HOFLING, 1989 e

RIZZO & BAZZOLI, 1991), enquanto as ornamentações, como filamentos adesivos ou muco, sobre a zona radiata, quando presente, parecem ter origem na granulosa (STAHL & LERAY, 1961; WOURMS & SHELDON, 1976; BUSSON-MABILLOT, 1977). HAMAZAKI *et al.* (1989) *in* SEMAN & WALLACE (1989) relatam, entretanto, que os estudos imunocitoquímicos realizados em *Orizias latipes* sugerem que o fígado contribui na formação da camada mais interna do seu envelope vitelínico. BEGOVAC & WALLACE (1989) observaram que a principal proteína do envelope vitelínico de *S.scovelli* origina-se no próprio folículo e que a integridade do folículo pode ser necessária para sua elaboração. De acordo com estes autores, a formação do envelope vitelínico, durante o desenvolvimento ovocitário é mais complexo que previamente se acreditava.

Estriações dispostas radialmente à superfície do ovócito não foram uma característica morfológicas da zona radiata extensiva a todas as espécies, pelo menos ao nível de microscopia óptica e com as técnicas de coloração utilizadas. Assim, este padrão não pode ser prontamente identificado em várias espécies. Elas representam canais-poros que atravessam a camada e que contém os microvilos do ovócito e da granulosa (GINZBURG, 1972; IINO & INOUÉ, 1982). A visualização ou não das estriações depende, em grande extensão, das técnicas histológicas empregadas e da espessura do corte. BAZZOLI (1992) registrou estriações na zona radiata de *S.maxillosus* e neste estudo estas não apareceram de modo conspícuo. Em *P.squamosissimus*, que pertence a categoria das espécies que apresentaram zona radiata sem estriação aparente, CRUZ- LANDIM & CRUZ-HOFLING (1990) registraram canais-poros com diâmetro regular de 250 nm, distanciados um do outro por cerca de 230 nm num arranjo bastante regular. Isto pode significar diferenças no desenvolvimento desta camada, como, por exemplo, no calibre dos canais-poros. GINZBURG (1972) relata que nas espécies estudadas, o diâmetro dos poros da zona radiata foi, geralmente, menor que 1 μm e a distância entre eles variou em diferentes espécies de 0,6 a 2,4 μm .

No presente estudo, verificou-se que as espécies que mostram cuidado parental tendem a apresentar zona radiata com estriações evidentes. Dentre os Siluroidei, não foram evidenciadas estriações na zona radiata (com as técnicas utilizadas) das espécies que produzem ovos pequenos (menor que 1100 μm) ou apresentam fecundação interna.

A espessura da zona radiata mostrou-se variável conforme as fases de desenvolvimento ovocitário e as espécies. AGOSTINHO (1985) observou incremento na espessura da zona radiata do seu aparecimento (no final da fase perinucleolar final), com cerca de 1,0 μm , até o ovo maduro, quando atingiu espessura entre 7,0 a 9,5 μm . Esta tendência de aumento na espessura até o final da vitelogênese foi constatada nas espécies como *S.maxillosus*, *P.scrofa* e *A.piracicabae*. Entretanto, foram observadas, também, espécies cuja zona radiata atingiu espessura máxima na vitelogênese média (*T.paraguayensis*, *P.maculatus* e *P.galeatus*). Este último fato sugere que a redução na espessura da zona radiata a partir da metade da fase de vitelogênese se deva ao adelgaçamento resultante da interrupção no seu incremento sob condições de crescimento ovocitário.

Neste estudo, a espessura da zona radiata foi tomada no final da vitelogênese, situando-se as médias por espécie entre 0,7 μm e 19,0 μm . GINZBURG (1972) encontrou a espessura da zona radiata variando de 2-3 μm em *Caspialosa volgensis* e *Syngnathus nigrolineatus* a 30 a 38 μm nas trutas e 43-57 μm nos salmões. As três espécies que apresentaram a zona radiata mais espessa (*S.nasutus*, *A.piracicabae* e *L.amblirhynchus*) são as que vivem e desovam em rios de corredeira, geralmente com fundo rochoso. Com exceção destas, observou-se que espécies que apresentam zona radiata espessa são as consideradas grandes migradoras e que desovam na dinâmica fluvial do rio ou as que cuidam da prole. Nem todas as espécies que cuidam da prole, entretanto, possuem zona radiata espessa. Assim, em *Hypostomus* sp, *M.aculeatus* e *H.littorale*, essa zona é delgada, porém, a primeira espécie deposita ovos adesivos em ninhos que constituem-se de cavidade escavadas

na margem do rio e a última em ninhos flutuantes, sendo que em ambos casos os ovos estão mais protegidos de atritos mecânicos. Ovos depositados na coluna d'água de ambientes lóticos ou mesmo no fundo estão sujeito a maiores atritos. A zona radiata muito delgada foi registrada especialmente nos Siluroidei não Loricariidae e não Callichthyidae e nas espécies da divisão periférica (Percoidei, Soleoidei) com ovos muito pequenos. Estes grupos incluem espécies sem cuidado parental ou com fecundação interna.

Condições ambientais contrastantes durante a embriogênese de *Platichthys stellatus* e *Oncorhynchus gorboscha* podem estar refletidas na membrana delgada e de estrutura lamelar simples nos ovos pelágicos da primeira espécie e na membrana espessa e de estrutura lamelar complexa dos ovos demersais da segunda (STEHR & HAWKES, 1979). Para estes autores, as membranas espessas devem proporcionar maior proteção ao stress mecânico durante o longo período de desenvolvimento dos ovócitos demersais. GINZBURG (1972) relata que além da maior espessura, a zona radiata de ovos demersais apresenta, geralmente, camada delgada externa adicional.

DADZIE (1968) relata que a zona radiata de *Tilapia mossambica* é muito delgada e não apresenta estriações radiais e nem membrana gelatinosa. No entanto, imediatamente após a desova esta espécie coleta todos os ovos fertilizado na boca onde a incubação e mesmo algum período de desenvolvimento pós-embrionário ocorre. Essa é a explicação do autor para a ausência de estriações e da massa gelatinosa na membrana que cobre o ovo.

BAZZOLI (1992) realizou estudos comparativos entre zona radiata de 103 espécies de teleósteos neotropicais e constatou que peixes de mesma família ou subfamília tendem a apresentar a morfologia e a composição desta zona semelhantes. Neste estudo, entretanto, verificou-se uma certa homogeneidade nos grupos que desempenham estratégias reprodutivas semelhantes, e concordando com AGOSTINHO (1985) que relata que as variações na constituição desta camada ao

nível de espécie deve estar ligada à diversidade de ambientes em que os peixes depositam seus ovos. Assim, as semelhanças apresentadas entre membro de grupos taxonômicos e relatadas por BAZZOLI (1992) devem estar ligadas à relativa uniformidade de estratégias reprodutivas existente em cada grupo. O fluido perivitelínico e seu envelope multilamelar com uma variedade de padrões especializados e elaborações filamentosos proporcionam um número de funções de proteção, prevenção de polispermia, nutrição e regulação (LAALE, 1980).

O aspecto geral das células da camada granulosa durante o crescimento primário (pré-vitelogênico) é aparentemente uniforme entre as espécies. Inicialmente, apresenta-se como uma camada de células pavimentosas com núcleos fusiformes e distantes entre si, passando, após um período de proliferação, a mostrar características de um epitélio aproximadamente cúbico com núcleo esférico. O desenvolvimento ulterior desta camada mostra-se notavelmente distinto entre os grupos taxonômicos, levando a padrões finais diferentes em relação à sua altura e granulação. Dessa maneira, o seu aparecimento e proliferação é um fenômeno que se restringe essencialmente à fase de crescimento primário, enquanto sua diferenciação ocorre durante o crescimento secundário do ovócito.

As variações na espessura da camada granulosa, que neste estudo situaram-se entre 1,1 um em *M.intermedia* e aproximadamente 130 um em *P.galeatus*, não mostraram relação com o diâmetro do ovócito na análise de regressão múltipla, apresentando, no entanto, uma correlação baixa, porém, significativa nos testes de correlação de Pearson. A relação das variáveis consideradas para a granulosa com o grupo taxonômico revelou-se mais acentuada que aquela verificada para a zona radiata. A forte associação entre a granulosa e o grupo taxonômico já foi relatada por CHAVES (1988) e BAZZOLI (1992). Este último autor, a partir de estudo citoquímico, constatou que a natureza química do conteúdo das células desta camada, também parece ser caráter comum a famílias e subfamílias.

Apesar deste vínculo com o grupo taxonômico, as células da granulosa

tem importante papel na produção de substâncias e os diferentes padrões apresentados por esta camada devem ter significado adaptativo para o ovo. Como visto anteriormente, existem inúmeras publicações que conferem às células da camada granulosa as funções na síntese de mucos e/ou filamentos que são depositados sobre a zona radiata. BAZZOLI (1992) constatou variações na natureza química das glicoproteínas das células foliculares e sugere que estas possam estar relacionadas com a adesividade dos ovos em algumas espécies.

GRABAEVA & ERMOLINA (1972) relatam que a diferenciação das células da granulosa envolve um notável incremento no volume citoplasmático, morte celular e sua transformação em camada gelatinosa que reveste o ovócito de *Arius thalassinus*. SHELTON (1978) observou que, em *Dorosoma patenense*, a camada granulosa transforma-se em uma estrutura radialmente estriada, adjacente a conspícua zona radiata. Segundo esse autor, a membrana alterada não se rompe na ovulação, sendo retida intacta através da incubação e é responsável pela forte adesividade do ovo. CUSSAC & MAGGESE (1986) observaram uma capa gelatinosa externamente ao envelope vitelínico e sugerem que as células da granulosa parecem degenerar-se para formar esta capa no ovócito maduro. HILGE *et al.* (1987) relatam que durante o processo de vitelogênese os ovócitos de *Silurus glanis* tornam-se envolvidos por um envelope mucoso contendo mucopolissacarídeos e atingem a espessura entre 80 a 100 μm . De acordo com esses autores, as células da granulosa desempenham uma intensa atividade de síntese, demonstrada pela presença de retículo endoplasmático rugoso desenvolvido e inúmeros grânulos esféricos de secreção. Estas células perdem sua organização epitelial e dá origem ao referido envelope mucoso. BUSSON-MABILLOT (1977) relata que em *Cichlissoma*, o aparato que fixa os ovos ao substrato após a sua deposição é composto por dois elementos distintos, filamentos conectados à superfície da zona radiata e uma capa gelatinosa mucosa que cobre externamente a zona radiata. De acordo com esse autor, são as células foliculares que secretam sucessivamente estes dois elementos durante o curso

da vitelogênese. Assim, no início da vitelogênese, proteínas tubulares sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso são liberados diretamente no espaço extracelular onde elas se polimerizam em túbulos contínuos. Mais tarde, as glicoproteínas da capa gelatinosa são sintetizadas e acumuladas como grânulos volumosos no retículo endoplasmático rugoso das células foliculares, sendo que a descarga destas glicoproteínas ocorre durante a ovulação conforme um padrão de secreção apócrina.

Na maioria das espécies que apresentam camada granulosa espessa com células vacuolizadas, foi comum observar, durante a maturação final, um decréscimo na sua altura, levando a formação de um espaço finamente granular entre esta e a zona radiata. Estas observações sugerem que estruturas vacuolares são formadas e acumuladas, durante a vitelogênese, nas células da granulosa, sendo o conteúdo destas secretado de alguma forma sobre a zona radiata, imediatamente antes da ovulação. Após essa secreção, as células da granulosa, antes prismáticas, adquirem a forma cúbica, a mesma observada no folículo pós-ovulatório. Portanto, não foi constatada qualquer evidência de sua degeneração ou morte. A formação de um amplo espaço entre a granulosa e a zona radiata concomitante com a diminuição na altura da granulosa foi constatada também por MATSUYAMA *et al.* (1991).

Nas espécies com fecundação interna, cujas células da granulosa são especialmente altas, observaram-se ovos dotados de um enorme envoltório hialino, antes de serem liberados para o meio externo. Em *H.edentatus*, que também mostrou granulosa muito espessa, constatou-se, no entanto, ovos sendo extruídos imersos em material viscoso e hialino. De acordo com GINZBURG (1972), os ovos ovulados são imersos em um fluido mais ou menos viscoso, onde o ovo permanece fértil por mais tempo que em qualquer outro meio. Entretanto, este autor relata que a sua origem é incerta, podendo ser do folículo rompido, da parede ovariana ou do corpo, conforme a espécie.

Os Siluroidei que apresentam granulosa com células vacuoladas são, também, os que mostram ovócitos dotados de zona radiata muito delgada. Isto sugere

uma ação compensatória do muco na proteção dos ovócitos, independente deste, ser adesivo ou não. De acordo com SATO & GODINHO (1988), *P.maculatus* e *P.corruscans* têm ovos livres, enquanto *P.galeatus* e *Lophiosilurus alexandri* não. No entanto, todas estas espécies possuem células da granulosa com aspecto vacuolado. Além disso, não pode ser descartada a possibilidade desse muco propiciar um meio no qual o espermatozóide tem a sua vitalidade prolongada.

FERREIRA & GODINHO (1990) e BAZZOLI (1992) observaram células da granulosa prismática em *Schizodon knerii*, e SATO *et al.* (1988) relatam que esta espécie deposita ovos adesivos. Entretanto, em *Astyanax bimaculatus lacustris* embora não apresente granulosa alta (BAZZOLI, 1992) os ovos são adesivos (SATO & GODINHO, 1988).

Os loricarídeos e calictídeos que desenvolvem cuidado parental possuem células da granulosa preenchida de grânulos. Diminuição na altura da granulosa e formação do espaço entre esta e a radiata foram observadas nestas famílias durante este estudo. A maioria destas espécies produzem ovos que se aderem fortemente uns aos outros, formando uma massa. É possível que estes grânulos liberados em volta do ovócito sejam substâncias adesivas.

Nas células da granulosa, da maioria dos Gymnotoidei, observaram-se ambos, grânulos eosinófilos e vacúolos, em número reduzido e grande diâmetro. No final do desenvolvimento do folículo ovariano, os grânulos estão em íntimo contato com a zona radiata, e conferem a esta um aspecto rugoso.

Os Characoidei, de maneira geral, apresentam granulosa delgada, o que sugere sua pouca, senão nenhuma, participação na síntese de envoltórios adicionais do ovócito.

Observou-se também que as células da granulosa devem desempenhar importante papel na absorção dos ovócitos que, por algum motivo, não atingem a fase V ou não são eliminados. As grandes transformações pelas quais passam estas células durante o processo de regressão ovocitária, como por exemplo o aumento de

volume celular e vacuolização do seu citoplasma, sugerem esta possibilidade. A participação da granulosa no processo de regressão ovocitária é amplamente relatada por BARA (1960), BARBIERI (1981) e HUNTER & MACEWICZ (1985).

A influência do tamanho inicial do ovo sobre a sobrevivência e o desenvolvimento subsequente tem importantes implicações ecológicas (BLAXTER, 1988). De acordo com BALON (1986) o suprimento alimentar endógeno é o mais importante, visto que o fenótipo final é determinado durante os períodos ontogenéticos iniciais, quando a alimentação endógena é a principal fonte de nutrientes. Reservas vitelínicas reduzidas são insuficientes para formar um fenótipo definitivo e uma larva temporária deve tomar parte do ciclo de vida da espécie como um mecanismo de aquisição de nutrientes externos. Neste caso, o tamanho inicial de tal larva depende diretamente da quantidade de vitelo disponível. Uma grande quantidade de reservas vitelínicas (ovócitos grandes) assegura a eliminação da fase larvária e faculto o desenvolvimento direto de um fenótipo definitivo, já totalmente diferenciado como um pequeno adulto (=juvenil) quando da primeira alimentação exógena. Nas espécies de *Loricariichthys*, que produzem ovos grandes, observou-se que as larvas eclodem na forma definitiva, enquanto entre *H.edentatus*, com ovos de pequeno diâmetro, ocorre uma forma larval típica (NAKATANI, comunicação pessoal).

O diâmetro médio de ovócitos, das espécies de teleósteos da bacia do rio Paraná, abordadas neste estudo variou de 0,427 μm a 5,009 μm . Entretanto, cerca de 75% das espécies apresentaram ovócitos com diâmetro entre 0,75 e 1,50 mm. Os valores obtidos por GINZBURG (1972) para teleósteos de água doce, variaram, no entanto, de 0,7 a 10,0 mm entre as diferentes espécies, enquanto os de WOOTON (1984), também para água doce, variaram entre 0,75 e 6,55 mm. Este último autor relata, no entanto, que cerca de 2/3 das espécies consideradas, apresentam diâmetros igual ou inferiores a 2,0 mm e apenas em 14% das espécies o diâmetro de ovócito foi maior que 4 mm. As variações interespecíficas no tamanho do ovo é apresentado também por WALLACE & SELMAN (1981). Em relação ao predomínio de

espécies com ovócitos pequenos WOTTON (1990) relata que a tendência evolucionária em peixes é para minimizar o tamanho do ovo. Dado que o volume da cavidade abdominal que pode acomodar ovos maduros é limitado, a minimização tenderia maximizar a fecundidade.

Neste estudo, para as espécies que produzem ovócitos menores que 1.500 um, não foi encontrado registro de nenhum tipo de cuidado com a prole após a desova (ex.: *C.jenynsii*, *P.squamosissimus*, *Pimelodella* sp, *M.intermedia*, *H.edentatus* e *A.bimaculatus*). Por outro lado, nas espécies que produzem ovócitos maiores que 1.500 um, relatos de cuidado parental foi comum, como registrado para *H.malabaricus* (Von IHERING, 1928; GODOY, 1975; LOWE-McCONNEL, 1987); *H.littorale* (Von IHERING, 1928; LOWE-McCONNEL, 1987); *G.pappaterra* (constatação pessoal); *Loricariichthys* sp e *L.platymetopon* (constatação pessoal); *Hypostomus* spp (LOWE-McCONNEL, 1987); diferentes espécies de *Loricaria* (LOWE-McCONNEL, 1987) e de *Serrasalmus* spp (WELCOME, 1979; LOWE-McCONNEL, 1987). Os Gymnotoidei produzem ovócitos grandes, com exceção *E.trilineata*, e em número reduzido (constatado durante o estudo), o que leva a crer que as espécies deste grupo desempenham algum tipo de cuidado com a prole. A fecundidade absoluta de *G.carapo* estimada por BARBIERI & BARBIERI (1982) variou de 1.203 e 3.039 ovócitos para um período e 820 a 2.904 no período seguinte.

GROSS & SARGENT (1985) relata que o tamanho do ovo está correlacionado com o grau de cuidado parental, em quatro famílias de peixes ovíparos (Cichlidae, Percidae, Salmonidae e Centrarchidae). SARGENT *et al.* (1987) acrescentam que o cuidado parental representa um investimento parental, outro que o vitelo acumulado no ovo, que aumenta a sobrevivência da prole até esta tornar-se independente de todos recursos parentais. SARGENT *et al.* (*op cit*) construíram um modelo para explicar a covariação contínua entre a qualidade do cuidado parental e o tamanho do ovo. Este modelo, contém três maiores suposições acerca da dependência de sobrevivência da prole sobre o tamanho do ovo: (a) proles de ovos

maiores desenvolvem mais vagorosamente e levam mais tempo para absorver o saco vitelínico e tornarem-se juvenis; (b) o tamanho do ovo determina o tamanho inicial do juvenil e (c) juvenis maiores que eclodem de ovos maiores tem mortalidade mais baixa, crescimento mais rápido, levando menos tempo para tornarem-se adulto. Sob estas suposições, como o cuidado parental reduz a mortalidade instantânea do ovo, o tamanho ótimo do ovo aumenta.

Quatro das espécies analisadas apresentaram evidências de fecundação interna (presença de espermatozóides no interior dos ovários e órgão copulador nos machos). De acordo com BLUMER (1982), a fertilização interna não é, em si, considerada uma forma de cuidado parental. Os diâmetros dos ovócitos destas espécies, no entanto, foram grande, embora deva-se ressaltar que possam ter sido superestimados pela inclusão da camada hialina que os envolve, ainda no interior do ovário.

Interespecificamente, o tamanho do ovo e a fecundidade tendem estar inversamente relacionados (BLAXTER, 1988; CHAVES, 1988). Ou seja, existe um balanço entre o número e o tamanho de ovócitos. Neste estudo, apesar de não terem sido contados, observou-se esta tendência. Entretanto, deve ser considerado o tamanho máximo que a espécie atinge, pois espécies de porte muito pequeno, por mais fecundas que sejam não alcançam os valores daquelas de grande porte por limitações do próprio tamanho do corpo. De acordo com MIYAMOTO (1990) as espécies que dispensam algum cuidado à prole apresentam fecundidade inferior àquelas sem cuidado parental. *H. malabaricus* produz ovos com diâmetro de 2 a 2,5 mm e a cada postura deposita 2.500 a 3.000 ovos, apresentando cuidado à prole (Von IHERING, 1928). Por outro lado, em *P. scrofa*, que deposita ovos diretamente na coluna da água e não dispensa cuidado parental, pode produzir mais de um milhão de ovos com diâmetro médio de 1450 μ m (1,4 mm) (GODOY, 1975). Isto é postulado por BALON (1986) para quem os peixes não guardadores e que desovam ovos pelágicos e dispersos são caracterizados pelos ovos pequenos, pobres em reservas e

produzidos em grande número. Relato similar pode ser encontrado em trabalhos ictiológicos pioneiros como o de Von IHERING (1928) que menciona: "pela proteção, por assim dizer absoluta, que os guarus, bagres e cascudos dispensam ao embrião, podem esses peixes reduzir o número máximo de óvulos quase ao mínimo necessário para a manutenção da espécie. Inversamente, os peixes que soltam os ovos ao léu da sorte, vêem-se obrigados a elevar o número de ovos a um máximo por assim dizer fantástico".

Outra informação contida no ovário e que revela importantes aspectos da estratégia reprodutiva é a dinâmica do desenvolvimento e da extrusão ovocitária.

MARZA (1938) citado em WALLACE & SELMAN (1981) classificou os ovários em sincrônico, sincrônico em grupo e assincrônico, tendo como base a distribuição em tamanho dos ovócitos. Neste estudo, considerando as frequências das diferentes fases ovocitárias, presentes em cortes histológicos de ovários em estádios distintos de maturação, observou-se dois tipos de desenvolvimento do folículo ovariano, o sincrônico em grupos e assincrônico acumulativo. Este último corresponde ao que ANDRIANOV & LISOVENKO (1983), utilizando metodologia diferente, constataram em *Merluccius gayi peruanus* e denominaram de ovogênese cumulativa contínua. O tipo de extrusão dos ovócitos, por outro lado, é total ou única (posturas em apenas um lote por temporada) em algumas espécies ou múltipla ou parcelada (postura de mais de um lote por temporada) em outras.

DIAS (1989) acredita que nem sempre o tipo de desenvolvimento ovocitário condiciona o modo pelo qual uma fêmea libera seus ovócitos (tipo de desova). Embora as análises tenham revelado certa tendência de relação entre desenvolvimento sincrônico em grupos e a desova parcelada e o assincrônico acumulativo e a desova total, exceções foram registradas. Assim, *Hypostomus* spp e *M. aculeatus* apresentam desenvolvimento sincrônico em grupos e aparentam ter desova única por temporada.

O desenvolvimento assincrônico cumulativo foi constatado em 13

espécies dentre as quais estão *P.scrofa*, *S.maxillosus*, *B.orbignyana*, *L.friderici*, *S.borellii*, *A.fasciatus*, *C.insculpta*. FENERICH-VERANI *et al.* (1984) observaram que, em *P.scrofa*, durante o processo de maturação existe um desenvolvimento inicial não sincrônico de ovócitos. Conforme a maturação avança observa-se uma tendência de sincronia levando à liberação simultânea. Constatação similar foi realizada por ROMAGOSA *et al.* (1985), para a mesma espécie. CRUZ- HOFLING & CRUZ-LANDIM (1990) relatam que *A.bimaculatus* apresenta desenvolvimento ovocitário assincrônico, porém não faz nenhuma menção ao tipo de desova. Outras publicações (AGOSTINHO *et al.*, 1984; ANDRADE *et al.*, 1985; GENNARI *et al.*, 1988), no entanto, atribui a esta espécie desova parcelada, e apenas NOMURA (1976) observou desova total.

O tipo de desenvolvimento assincrônico acumulativo poderia ser visto como uma adaptação para as espécies que tem desova desencadeada por fatores ambientais, que apesar de ocorrência previsível, poderiam atrasar ou adiantar dentro de um intervalo. Deste modo, a partir de um dado momento da maturação, a espécie com este tipo de desenvolvimento já poderia ter ovócitos prontos para serem eliminados, enquanto outros continuariam o desenvolvimento e somariam a estes. Assim ocorrendo, isto levaria a supor que a fecundidade poderia ser maior ou menor dependendo da época em que ocorresse as condições ambientais desencadeadoras da desova e a uma questão: existiria possibilidade dos lotes que estavam sendo recrutados continuarem o desenvolvimento, conduzindo a uma nova desova no período? Caso afirmativo, isto implicaria em aceitar que na mesma espécie a desova poderia ser total ou parcelada, dependendo da estação.

A maioria das espécies com desenvolvimento assincrônico cumulativo são as que GODOY (1975) considera como de piracema, e que tem desova relacionada com subida de nível do rio, provocada pelas chuvas. Neste grupo estão incluídos os grandes caracídeos sobre os quais LOWE McCONNELL (1964) relata uma sincronização na desova, total, condicionada por fatores externos como as

cheias. *Salminus maxillosus* e *Prochilodus scrofa* são exemplos típicos. Ressalta-se, no entanto, que mesmo para estas espécies foi freqüente a captura de exemplares com grande quantidade de ovócitos residuais juntamente com folículos pós ovulatório. No geral, espécies com desova total tem estação reprodutiva mais claramente definida e são mais fecundas, produzindo numerosos ovos pequenos, muitos fazendo longas migrações, enquanto os desovadores Múltiplos tem estação reprodutiva menos claramente definida e fazem apenas movimentos locais para o local de desova (LOWE-McCONNELL, 1987; MIYAMOTO, 1990).

Por outro lado, espécies que apresentam desenvolvimento sincrônico em grupos, possivelmente tem menor dependência de fatores ambientais como gatilho para desencadeamento da reprodução. De acordo com LOWE-McCONNELL (1987), espécies que desovam pequenas ninhadas geralmente estabelecem um território e muitas vezes constroem ninhos nos quais desovam e guardam os ovos. Para esta autora complexos rituais de comportamento reprodutivo é que determinam a sincronização da desova destas espécies. Em *Hoplias malabaricus*, por exemplo, desovas de 15 em 15 dias até o esgotamento dos ovários foram relatadas por Von IHERING (1928).

O tamanho de ovócitos, a forma das vesículas e as características das células da granulosa foram as variáveis mais importantes no agrupamento das espécies analisadas. Como visto anteriormente, o tamanho do ovo é uma característica da estratégia reprodutiva amplamente relacionada com cuidado parental. De acordo com DIAS (1989), a variável "cuidado com a prole", por não ser influenciada por fatores ambientais, pode ser utilizada, quando aliada a estudos de ictioplâncton e de fisiologia reprodutiva das espécies, como uma variável determinante dos padrões Reprodutivos.

Na análise de agrupamento realizada, o primeiro grande grupo (**grupo 1**) congrega as espécies que apresentam algum cuidado parental, embora estas não sejam exclusivas, enquanto no segundo (**grupo 2**) não foram registradas espécies

com este tipo de comportamento, até onde se conhece acerca da sua biologia. No primeiro, observa-se ainda, o predomínio marcante de espécies com desenvolvimento ovocitário do tipo sincrônico em grupos, o que sugere que o cuidado parental possa estar associado com este tipo de desenvolvimento.

As cinco espécies que constituem o grupo 1.1 apresentam cuidado parental. Nas espécies de *Loricariichthys* foram observados machos carregando uma massa de ovos, na região ventral. Observou-se nesses machos, lábios inferiores desenvolvidos envolvendo a região anterior da massa de ovos. Por outro lado, as espécies de *Hypostomus*, de maneira geral, caracterizam-se por construírem ninhos nos buracos escavados na margem. O cuidado parental com a ninhada é exercido pelo macho que permanece no ninho (AGOSTINHO, comunicação pessoal). De acordo com LOWE-McCONNELL (1987) em sete das oito espécies de *Loricaria*, os ovos são carregados ou guardados pelos machos (fêmea em *L. macrops*) e machos de algumas espécies de *Loricariichthys* carregam ovos adesivos protegidos pelos lábios inferiores. MENEZES (1949) relata a incubação labial pelo macho de *Loricaria typus* (*Loricariichthys* ?) e Von IHERING (1930) informa que machos de *Loricaria piracicabae* cola seus ovos no peito, depois de fecundados, onde os protege durante a evolução. Os ovos dos carregadores (*Loricaria* e *Loricariichthys*), que estão sujeitos a maiores atritos com o meio, apresentam zona radiata espessa, enquanto que os dos *Hypostomus*, que ficam mais protegidos, essa zona é delgada. *M. aculeatus*, posiciona-se mais próximo de *Hypostomus* quanto as características estudadas, sendo, portanto, provável que desempenhe estratégias similares. Um outro aspecto interessante observado nestes dois sub-grupos, é que *Loricaria* e *Loricariichthys* (carregadores) mostram desova do tipo parcelada, enquanto os demais apresentam desova do tipo total e produzem ovócitos ainda maiores. Estas observações sugerem que o tipo de cuidado parental, deste último grupo, seja mais eficiente.

Outro grupo formado por espécies com cuidado parental inclui as espécies de *Serrasalmus* (Serrasalminidae) e *G. pappaterra* (Cichlidae). Isto é relatado

para *Serrasalmus* sp por LOWE-McCONNEL (1987), que informa serem seus ovos guardados sobre plantas. Para *G.pappaterra* foram observados, durante os trabalhos de campo, exemplares com ovos ou jovens na cavidade bucal. Este comportamento e a maior espessura da zona radiata de *Serrasalmus* spp sugere um maior atrito com o meio para esta espécie. Desova parcelada foi uma característica comum entre as espécies deste grupo.

R.paranensis e *A.lacustris* que formam um grupo moderadamente relacionado, apresentam também desova do tipo parcelada, não sendo, porém, encontrada nenhuma referência a possíveis cuidados parentais. Ovócitos de diâmetros reduzidos a intermediários sugerem, no entanto, ausência de cuidado.

As espécies de Gymnotoidei analisadas neste estudo formam um grupo distinto. As espécies que o constituem apresentam desova parcelada e ovócitos grandes. Apesar da ausência de informações, o cuidado parental parece ser de possível ocorrência neste grupo.

Para o grupo *H.littorale* e *L.ambliorhynchus*, o cuidado parental é conhecido apenas para a primeira espécie. Os ovos são postos em ninhos flutuantes, construídos com detritos vegetais e bolhas durante a estação chuvosa (LOWE McCONNEL, 1985). Von IHERING (1928) observou a construção do ninho de *H.littorale* e relata que o material empregado consiste de folhagem fresca, que os peixes arrancam da vegetação marginal, bem como de muita espuma. A fêmea junta as duas nadadeiras pélvicas, em forma uma espécie de concha, onde recolhe os ovos e o macho deposita o esperma. Após a deposição dos ovos no ninho eles são entregues a guarda de macho. BREDEN & ROSEN (1966) relatam que os ovos dessa espécie são adesivos entre si e com o material do ninho. Os grânulos intensamente basófilos observados nas células da granulosa pode ser responsável por essa adesão. O fato dos ovos desenvolverem protegidos na massa de espuma pode ser uma explicação para a sua zona radiata de espessura delgada. Para *L.ambliorhynchus*, apesar da ausência de informações acerca de cuidado parental, pode-se

apresentar como evidência deste tipo de estratégia o tamanho de seus ovócitos, que são os maiores entre os anostomídeos. De acordo com WELCOME (1979) algumas espécies de *Leporinus* constroem e guardam ninhos nas rochas. Além disto, ambas as espécies mostraram evidência de desova parcelada.

O primeiro agrupamento do segundo grande grupo (**grupo 2**) é formado por 13 espécies de Characoidei, que não dispensam cuidado parental. Destas, em pelo menos nove o desenvolvimento do folículo ovariano é do tipo assincrônico acumulativo. Desova associada com subidas de nível d'água é amplamente relatada para espécies deste grupo ou a ele relacionadas (GODOY, 1975)

As duas espécies pertencentes aos grupos de origem marinha (*P.squamosissimus* e *C.jenynsii*) produzem os menores ovócitos registrados neste estudo. Estas tem em comum a formação de ovos com uma enorme gota de lipídio, coalescência dos grânulos de vitelo, ovos pelágicos e desova do tipo parcelada. De acordo com GINZBURG (1972), gotas de lipídios relativamente grandes são comuns em algumas espécies de água doce com ovos pelágicos.

As quatro espécies de fecundação interna formam um grupo distinto. Estas extruem ovos envolvidos por uma ampla camada hialina e apresentam desova parcelada, como discutido anteriormente.

As espécies de Doradidae, *H.edentatus*, *I.labrosus*, *H.platyrrhynchus*, *P.corruscans*, *P.maculatus* e *Pimelodella* sp compõe um grupo de espécies que produzem ovócitos pequenos e não dispensam cuidado parental. Destas, *H.edentatus* (BENEDITO CECILIO & AGOSTINHO, 1991), *P.maculatus* (GODINHO *et al.*, 1977), *I.labrosus*, *P.granulosus* e *T.paraguayensis* apresentam desova parcelada. Para as demais não foi encontrada informações sobre o tipo de desova.

O último grupo é formado por espécies de diferentes grupos taxonômicos, ou seja, *S.lima*, *R.aspera*, *S.nasutus* e *A.piracicabae*. Todas as espécies deste grupo produzem ovócitos de tamanho médio e mostram granulosa espessa e muito espessa e reproduzindo-se em ambientes lóticos. Porém as diferenças na

espessura da zona radiata observada entre estas espécies sugerem que o comportamento e/ou ambiente que são depositados estes ovos seja diferente.

CONCLUSÕES

A análise comparativa da morfologia ovariana e da dinâmica do desenvolvimento ovocitário permite concluir que:

1. Os ovários das espécies de peixes da bacia do rio Paraná, embora sigam o padrão cistovariano descrito para os teleósteos em geral, mostram grandes variações interespecíficas na forma, no posicionamento na cavidade visceral, nos padrões de cavidade ovariana, nos níveis de fusão do par ovariano e na espessura da cápsula. As variações estão relacionadas ao espaço disponível na cavidade visceral e às interações entre os requerimentos de espaço pela maturação cíclica dos ovários, este ligado à estratégia reprodutiva de cada espécie, e ao grupo taxonômico. Os diferentes tipos de posicionamento do ovário na cavidade visceral e da cavidade ovariana, juntamente com o grau de desenvolvimento que o ovário atinge e a espessura da cápsula, relacionam-se, por sua vez aos diferentes mecanismos de extrusão dos gametas.
2. Nucléolos múltiplos e periféricos foram constatados em todas as espécies estudadas, mostrando notáveis variações na abundância e no tamanho, conforme a fase de desenvolvimento ovocitário e, para uma mesma fase, entre as diferentes espécies. Observou-se uma tendência de relação inversa entre o número e o diâmetro dos nucléolos. A correlação, positiva e significativa, verificada entre o número de nucléolos e o diâmetro de ovócitos mostra que estas organelas ajudam a explicar o tamanho do ovócito.
3. As estruturas vacuoladas surgem em diferentes camadas do citoplasma, mostram-se com formas variadas e atingem diferentes abundâncias. Estas estruturas,

observadas antes da vitelogênese, quando utilizada técnica para hematoxilina e eosina, podem apresentar destinos diferentes, dependendo da forma e/ou do local que surgem. Na vitelogênese observou-se, basicamente, três situações: vesículas esféricas ou quando muito volumosas, elípticas ou irregulares, sendo deslocadas para a periferia do citoplasma pelo acúmulo de vitelo, estas são vesículas corticais; vitelo surgindo sobre as vesículas pequenas de contorno irregular, que virtualmente desaparecem, estas podem representar precursores de grânulos de vitelo; e por fim vesículas que surgem na região perinuclear, espalha se pelo citoplasma e assim mantém durante a vitelogênese, estas representam vesículas lipídicas. A deposição das vesículas corticais e lipídicas pode ser um processo contínuo na vitelogênese, ou até mesmo iniciada durante esta fase. A análise de correlação mostrou que o local de deposição inicial, a forma e a abundância que estas vesículas atingem, antes da vitelogênese, estão associados ao tamanho dos ovócitos, e provavelmente à estratégia reprodutiva empregada pela espécie. Espécies que apresentam vesículas grandes, ocupando mais da metade do citoplasma, antes da vitelogênese ou de disposição contínua, geralmente, apresentam ovócitos grandes, sugerindo cuidado parental, e evidência de desova parcelada.

4. O local do citoplasma onde os primeiros grânulos de vitelo tornam-se visualizáveis, ao nível de microscopia óptica, variou de periférico a interno, de acordo com as espécies. A tendência é de grânulos surgirem no citoplasma periférico, nos espaços não ocupados pelas vesículas corticais. Entretanto, quando estas vesículas são abundantes e preenchem esta área do citoplasma, os grânulos de vitelo tornam-se visualizáveis mais internamente no citoplasma, abaixo destas. Os diâmetros que estes grânulos atingem na vitelogênese final estão fortemente correlacionado com o diâmetro do ovócito.
5. A zona radiata surge no final da fase perinucleolar ou no início da fase alvéolo cortical. As estriações da zona radiata não são prontamente visualizáveis em

todas as espécies, pelo menos ao nível de microscopia óptica e com as técnicas de coloração utilizadas. Isto pode significar diferenças no desenvolvimento desta camada, por exemplo, no calibre e distância dos canais-poros. As variações verificadas na espessura da zona radiata estão relacionadas ao ambiente onde os ovócitos são depositados. As maiores espessuras da zona radiata foram constatadas nas espécies que vivem e reproduzem-se em ambientes lóticos, naquelas consideradas grandes migradoras que desovam na dinâmica fluvial ou entre as que cuidam da prole. As exceções, como *Hypostomus* spp, *M. aculeatus* e *H. littorale*, são explicadas pela postura de ovos adesivos em ninhos mais protegidos de atritos mecânicos. A zona radiata muito delgada foi registrada essencialmente nos Siluroidei não Loricariidae e não Callichthyidae e nas espécies da divisão periférica com ovos muito pequenos.

6. A camada granulosa atinge espessuras variadas durante a vitelogênese e mostra uma tendência de relação com os grupos taxonômicos. Dentro de um dado grupo taxonômico, entretanto, a espessura e as características desta camada variam conforme a estratégia utilizada pela espécie.
7. O diâmetro médio dos ovócitos varia de 427 a 5009 μm , sendo que cerca de 75% das espécies apresentam diâmetros entre 750 μm e 1500 μm . Os menores ovócitos são constatados em espécies que não apresentam qualquer indício de cuidado parental, sendo este comportamento constatado apenas em espécies que produzem ovócitos com diâmetro superiores a 1500 μm .
8. O desenvolvimento ovocitário segue dois padrões distintos, ou seja, sincrônico em grupos e assincrônico acumulativo. O modo de extrusão, por outro lado, pode ser total ou parcelada por temporada.
9. O diâmetro dos ovócitos, forma das vesículas e as granulações das células da camada granulosa foram as características mais relevantes para a composição dos grupos obtidos pela análise de agrupamento.

SUMMARY

In this study were analyzed and compared the characteristics of the ovarian morphology and follicle morphometric components from Parana River basin teleosts. Relationships between these characteristics, the reproductive strategy and taxonomic group were realized too. The individuals analyzed were obtained from different environments from the basin, in the stretch between the Paranapanema and Iguçu rivers. Transversal sections of the individuals at the visceral cavity, histological section of the ovary in different maturation phases or stage and disaggregated oocytes were used in this analysis. The inter-specific comparison for each characteristic considered were made for the same maturation phase. The variations in the ovarian morphology are related mainly to the available space in the visceral cavity and to the interactions between the requirements of space by the cyclic maturation and taxonomic group. The oocytes' size, associated with the parental care, is related with the number of nucleolus and diameter of the yolk granula. The variations in the thickness of radiate zone related with the medium in which the oocytes are deposited and the eggs development. The thickness of the granulosa layer tends to be thinner in Characoidei (Except *S.nasutus* and *A.piracicabae*) and thicker in Siluroidei. The different inclusion kinds observed in the cells of granulosa may be related to different degrees of adhesivity and/or eggs protection after ovulated. It was observed two patterns of oocyte development, synchronic in groups, accumulative asynchronic and two of spawn, total and parceled by period. The cluster analyses of the 57 species according to ovarian follicle variables reveals a group arrangement of the species that have similar strategies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINHO, A.A. *Estrutura da população, idade e crescimento de Rhinelepis aspera (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Loricariidae) do rio Paranapanema, Pr. São Carlos, UFSCar, 1985. 229p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal de São Carlos, 1985.*
- AGOSTINHO, A.A.; NARAHARA, M.Y. & GODINHO, H.M. Morfologia dos ovários de *Plecostomus commersonii* (Valenciennes, 1840) (Osteichthyes, Loricariidae): desenvolvimento dos ovócitos e escala de maturidade. *Rev. Bras. Biol.*, v. 42, n. 1, p. 71-77, 1982.
- AGOSTINHO, A.A.; BARBIERI, M.C.; BARBIERI, G. et al. Biologia reprodutiva de *Rhinelepis aspera* (Agassiz, 1829) (Teleostei, Loricariidae) no rio Paranapanema. II. Estrutura dos ovários e estádios de maturação. *Rev. Bras. Biol.*, v. 47, n. 3, p. 319-328, 1987.
- AGOSTINHO, C.A.; MOLINARI, S.L.; AGOSTINHO, A.A. et al. Ciclo reprodutivo e primeira maturação sexual de fêmeas do lambari, *Astyanax bimaculatus* (L.) (Osteichthyes, Characidae) do rio Ivaí, estado do Paraná. *Rev. Bras. Biol.*, v. 44, n. 1, p. 31-36, 1984.
- ANDERSON, E. The formation of the primary envelope during oocyte differentiation in the teleosts. *J. Cell Biol.*, v. 35, p. 193-212, 1967.
- ANDRADE, D.R.; GODINHO, H.P.; RIBEIRO, S.P. et al. Ciclo reprodutivo anual dos lambaris (*Astyanax bimaculatus* Linnaeus, 1758) em viveiros. *Arq. Bras. Med. Vet. Zoot.*, v. 37, n. 5, p. 453-447, 1985.
- ANDRIANOV, D.P. & LISOVENKO, L.A. New data on the reproduction of the Peruvian Hake, *Merluccius gayi peruanus* (Merluccidae). *J. Ichthyology*, v. 23, n. 4, p. 62-72, 1983.
- BALON, E.K. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In: POTTS, G.W. & WOOTTON, R.J. (ed.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. London: Academic Press, 1986. p. 35-54.
- BARA, G. Histological and cytological changes in the ovaries of the mackerel *Scomber scomber* L. during the annual cycle. *Rev. Fac. Sci. Istanbul Univ.*, v. 25B, n. 1-2, p. 49-91, 1960.
- BARBIERI, M.C. *Contribuição ao estudo da biologia de Gymnotus carapo (Linnaeus, 1758) na Represa do Lobo, Estado de São Paulo (Pisces, Ostariophysi, Gymnotidae)*. São Carlos, UFSCAR, 1981. 220p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal de São Carlos, 1981.
- BARBIERI, G.B. & BARBIERI, M.C. Fecundidade e tipo de desova de *Gymnotus carapo* (Linnaeus, 1758) na represa do Lobo, estado de São Paulo (Pisces, Gymnotidae). *J. Bras. Ciência*, v. 2, n. 7, p. 25-29, 1982.

- BARBIERI, M.C.; BARBIERI, G. & MARINS, M.A. Sobre a anatomia e histologia de ovário de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) na represa do Lobo, estado de São Paulo. *Rev. Bras. Zool.*, v.41, n. 1, p. 163-168, 1981.
- BAZZOLI, N. *Dinâmica da ovogênese em peixes teleósteos neotropicais de água doce*. Belo Horizonte, UFMG, 1992. 182 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal de Minas Gerais, 1992.
- BEAUMORD, A.C. *As comunidades de peixes do rio Manso, Chapada dos Guimarães, MT: uma abordagem ecológica numérica*. Rio de Janeiro, UFRJ, IBCCF, 1991. 108 p. Dissertação (Mestrado em Biofísica) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1991.
- BEGOVAC, P.C. & WALLACE, R.A. Stages of oocyte development in the pipefish *Syngnathus scovelli*. *J. Morphol.*, v. 197, p. 353-369, 1988.
- BEGOVAC, P.C. & WALLACE, R.A. Major vitelline envelope proteins in pipefish oocytes originate the follicle and are associated with the Z3 layer. *J. Exp. Zool.*, v. 251, p. 56-73, 1989.
- BENEDITO, E. *Estrutura da população, reprodução e seletividade amostral de Hypophthalmus edentatus (Spix, 1829) (Osteichthyes, Siluriformes) no reservatório de Itaipu-PR*. Curitiba, UFPr, 1989. 237 p. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Paraná, 1989.
- BENEDITO CECILIO, E. & AGOSTINHO, A.A. Biologia reprodutiva de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829)(Osteichthyes, Siluriformes) no reservatório de Itaipu-Pr.II. Estrutura dos ovários e escala de maturidade. *Rev. UNIMAR*, v. 13, n. 2, p. 211-227, 1991.
- BLAXTER, J.H.S. Pattern and variety in development. In: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J. (ed). *Fish Physiology*. London: Academic Press, v. 11, part A, 1988. p. 1-48.
- BLUMER, L.S. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 76, p. 1-22, 1982.
- BREDEN JR., C.M. & ROSEN, D.E. *Modes of reproduction in fishes*. New York: Natural History Press, 1966. 941p.
- BRUMMETT, A.R. & DUMONT, J.N. Cortical vesicle breakdown in fertilized eggs of *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Zool.*, v. 216, p. 63-79, 1981.
- BUSSON-MABILLOT, S. Un type particulier de sécrétion etócribe:cekui de l'appareil adhésif de l'oeuf d'un poisson téléostéen. *Biol. Cell.*, v. 30, p. 233-244, 1977.
- CHAVES, P.T.C. *O desenvolvimento ovocitário em representantes de dez famílias de teleósteos amazônicos: aspectos estruturais e considerações ecológicas*. Manaus, INPA, 1985. 83p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Universidade do Amazonas, 1985.
- CHAVES, P.T.C. *Aspectos convergentes da dinâmica ovariana nos peixes, com uma contribuição á biologia reprodutiva de 14 espécies do litoral de São Paulo*. São Paulo, USP, 1988. 123 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 1988.
- CHAVES, P.T.C. & VAZZOLER, A.E.A.M. 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.*, v. 44, n. 3, p. 347-359, 1984.

- CRUZ-HOFLING, M.A. & CRUZ-LANDIM, C. The ultrastructure of the developmental stages of the oocyte of *Astyanax bimaculatus* (Teleostei:Characidae). *Zool. Jb. Anat.*, v. 120, p. 163-181, 1990.
- CRUZ-LANDIM, C. & CRUZ-HOFLING, M.A. Comportamento dos nucléolos e mitocôndrias durante a ovogênese de peixes teleósteos de água doce. *Acta Amazônica*, v. 9, n. 9, p. 723-728, 1979.
- CRUZ-LANDIM, C. & CRUZ-HOFLING, M.A. Estudo ao microscópio eletrônico da deposição do envoltório do ovócito de peixes:I. *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei,Sciaenidae). *Naturalia*, v. 14, p. 97-105, 1989.
- CUSSAC, V.E. & MAGGESE, M.C. Oogeneseis in *Rhamdia sapo* (Pisces,Pimelodidae). Stages of the oocyte, egg's envelopes and effects of the human chorionic gonadotropin. *Rev. Bras. Biol.*, v. 46, n. 1, p. 139-147, 1986.
- DADZIE, S. The structure of the chorion of the eggs of the mouthbrooding cichlid fish *Tilapia massambica*. *J. Zool. Lond.*, v. 154, p. 161-163, 1968.
- De VLAMING, V.L. Oocyte development patterns and hormonal involvements among teleosts. In: RANKIN,J.C.; PITCHER,T.J. & DUGGAN,R.T. (ed.). *Control Processes in Fish Physiology*. London: Croom Helm., p. 176-199, 1983.
- DIAS, J.F. *Padrões reprodutivos em teleósteos da costa brasileira: uma síntese*. São Paulo, USP, 1989. 105 p. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica) - Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 1989.
- DODD, J.M. The structure of the ovary of nonmammalian vertebrates. In: ZUCKERMAN, L. & WEIR, B. J.(ed.). *The ovary*. New York: Academic Press, 1977. p. 219-256.
- FENERICH-VERANI, N.; GODINHO, H.M. & NARAHARA, M.Y. The size composition of the eggs of curimatá, *Prochilodus scrofa* Steindachner, 1881. Induced to spawn with human chorionic gonatropin (HCG). *Aquaculture*, v. 42, p. 37-41, 1984.
- FERREIRA, R.M.A. & GODINHO, H.P. Reproductive biology of the white-piau, *Schizodon knerii* (Steindachner, 1875) (Anostomidae) from a reservoir in southeast Brazil. *Eur. Arch. Biol.*, v. 101, p. 331-344, 1990.
- GABAEVA, N.S. & ERMOLINA, N.O. On changes in the follicular epithelium of ovum membranes during oogenesis of the sheat-fish *Arius thalassinus*. *Arkiv Anaton. Gistol. I. Embriol.*, n. 8, p. 97-106, 1972. (in russo)
- GENNARI, F. & BRAGA, F.M.S. Período reprodutivo de *Astyanax bimaculatus* e *Astyanax schubarti* (Characidae, Tetragonopterinae) na represa de Santa Maria da Serra, rio Piracicaba (SP). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 15, 1988, Curitiba. Resumos. Curitiba, UFPr, 1988. p. 284.
- GINZBURG, A.S. *Fertilization in fishes and the problem of polyspermy*. Jerusalem, Israel: Program for Scientific Translations, 1972. 366p.
- GODINHO, H.M.;BASILE-MARTINS, M.A.; FENERICH, N.A. & NAHARAHARA, M.Y. Fecundidade e tipo de desova do mandi *P.maculatus* Lac. 1803 (Pisces, Siruroidei) *Rev. Bras. Biol.*, v 37, n 4,1977. 737-744p.
- GODOY, M.P. *Peixes do Brasil: subordem Characoidei: bacia do rio Mogi Guassu. Piracicaba: Ed. Franciscana, v. 4, 1975. 177p.*
- GODOY, M.P. *Peixes do Brasil: subordem Characoidei:bacia do rio Mogi Guassu. Piracicaba. Piracicaba: Ed. Franciscana, v. 2, 1975. 219p.*

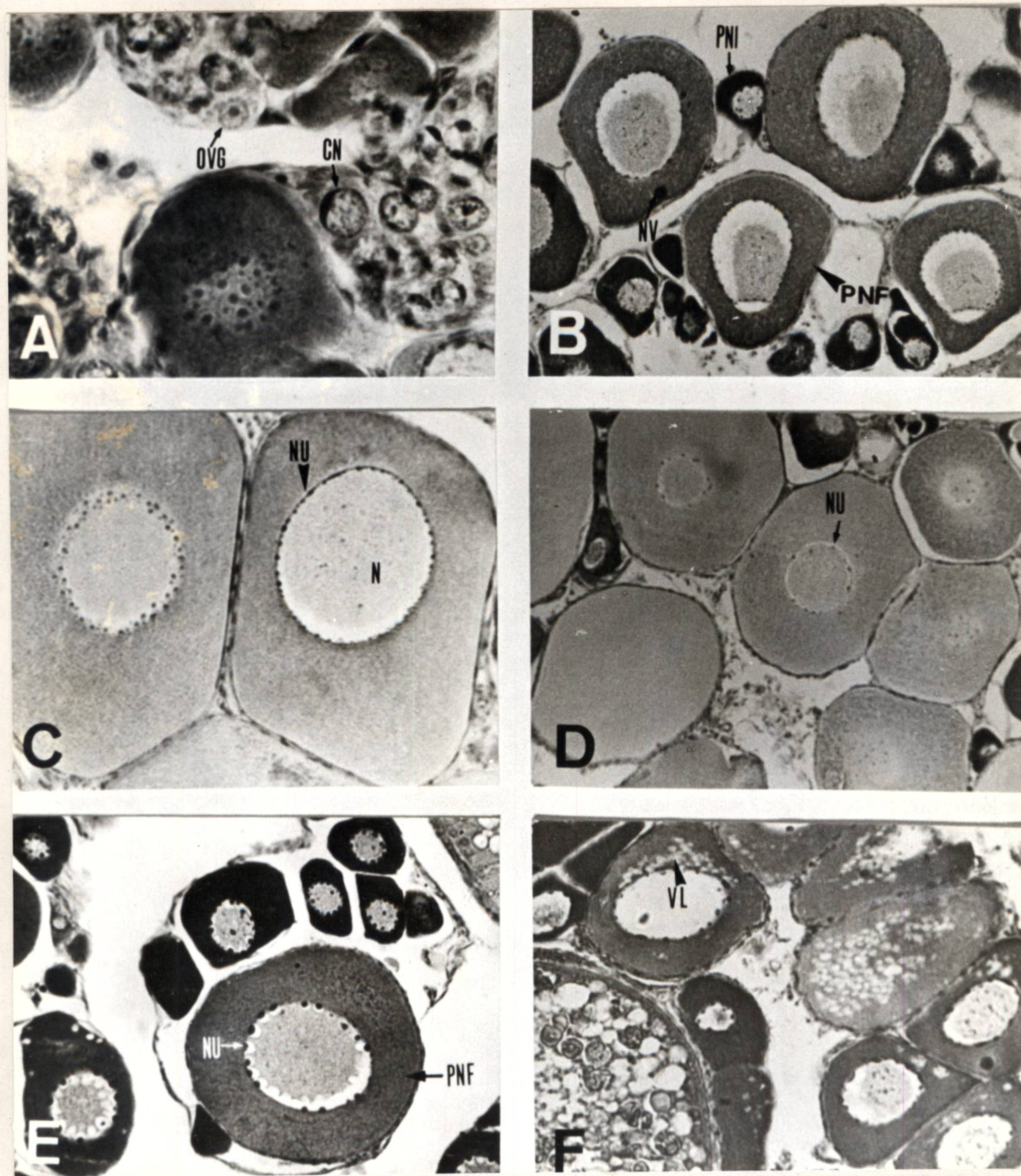
- GROSS, M.R. & SARGENT, R.C. The evolution of male and female parental care in fishes. *Amer. Zool.*, v. 25, p. 807-822, 1985.
- GURAYA, S.S. Recent advances in the morphology, cytochemistry and function of Balbian's vitelline body in animal oocytes. *Int. Rev. Cytol.*, v. 59, p. 249-321, 1979.
- HAFFEN, K. Sexual differentiation of the ovary. In: ZUCKERMAN, L. & WEIR, B. J. (ed.). *The ovary*. New York: Academic Press, 1977. p. 69-93.
- HARDER, W. *Anatomy of fishes*. Stuttgart: E.Schweizer bart'sche Verlagsbuchhandlung, Part 1, 1975. 612p.
- HARDER, W. *Anatomy of fishes*. Stuttgart: E.Schweizer bart'sche Verlagsbuchhandlung, Part 2, 1975. 132p.
- HART, N.H. & YU, S.F. Cortical granule exocytosis and cell surface reorganization in eggs of Brachydanio. *J. Exp. Zool.*, v. 213, p. 137-159, 1980.
- HIBIYA, T. Gonads. In: HIBIYA, T. (ed.). *An atlas of fish histology*. normal and pathological features. Tokyo: Kodansha, Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1982. p. 104-111.
- HILGE, V.; ABRAHAM, M. & RIEHL, R. The jelly coat of the oocytes of the european catfish. In: IDLER, D.R.; CRIM, L.W. & WALSH, J.M. (ed.). *International Symposium on Reproductive Physiology of Fish.*, 1987. p. 167-177.
- HOAR, W.S. Reproduction. In: HOAR, W.S. & RANDALL, D.J (ed.). *Fish Physiology*. London: Academic Press, v. 3, 1969. p. 1-72.
- HUNTER, J.R. & MACEWICZ, B.J. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bul.*, v. 83, n. 2, p. 119-135, 1985.
- HURLEY, D.A. & FISHER, K.C. The structure and development of the external membrane in young eggs of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Can. J. Zool.*, v. 44, p. 173-190, 1966.
- IINO, A. & INOUÉ, T. Fine structure of the zona pellucida and the attaching filaments in oocytes from the teleosts. *Okajimas Folia Anat. Jpn.*, v. 58, n. 4-6, p. 1037-1052, 1982.
- ISAAC-NAHUM, V.J. *Biologia reprodutiva de Micropogonias furnieri (Desmarest, 1823) (Teleostei, Sciaenidae)*. São Paulo, USP, 1981. 157 p. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Biológica) - Instituto Oceanográfico da Universidade de Sao Paulo, 1981.
- KOBAYASHI, W. Communications of oocyte-granulosa cells in the chum Salmon ovary detected by transmission electron microscopy. *Dev. Growth Differ.*, v. 27, n. 5, p. 553-561, 1985.
- LAALE, H.W. The perivitelline space and egg envelopes of bony fishes: A review. *Copeia*, n. 2, p. 210-226, 1980.
- LANSAC TÔHA, F.A.; LIMA, A.F.; HAHN, N. S. & ANDRIAN, I.F. Composição da dieta alimentar de *Hypophthalmus edentatus* SPIX, 1929 (Pisces, Hypophthalmidae) no reservatório de Itaipu e no rio Ocof. *Rev. UNIMAR*, v. 13, n. 2, p. 147-162, 1991.
- LOWE-McCONNEL, R.H. The fishes of the *Rupuninu savana* district of British Guiana, south America. Part 1. Ecological groupings of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *J. Linn. Soc. Lon. Zool.*, v. 45, n. 304, p. 103-144, 1964.

- LOWE-McCONNELL, R.H. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge:Cambridge University Press, 1987. 382p.
- MAKEYEVA, A.P. & YEMELYANOVA, N.G. Periodization of oogenesis in cyprinids. *J. Ichthyology*, v. 29, n. 8, p. 55-67, 1989.
- MATKOVICK, M. & PISANÓ, A. Oogenesis and ovulation in normal conditions or induced by homologous hypophysis in *Hoplias M. malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). *Rev. Bras. Biol.*, v. 49, n. 1, p. 203-212, 1989.
- MATSUYAMA, M.; NAGAHAMA, Y. & MATSUURA, S. Observations on ovarian follicle ultrastructure in the marine teleost, *Pagrus major*, during vitellogenesis and oocyte maturation. *Aquaculture*, v. 92, p. 67-82, 1991.
- MENEZES, R.S. Incubação labial de ovos pelo macho de *Loricaria typus* Bleeker, da lagoa do Peixe, Piauí, Brasil (Actinopterygii, Loricariidae, Loricariinae). *Rev. Bras. Biol.*, v. 9, n. 3, p. 381-387, 1949.
- MIYAMOTO, C.T. *Aspectos reprodutivos das espécies de teleósteos da bacia do rio Paraná: uma revisão*. Maringá, UEM, 1990. 108p. Monografia (Especialista em Ecologia de água doce) - Universidade Estadual de Maringá.
- NAGAHAMA, Y. The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar, W.S.; Randall, D.J. & Donaldson, E.M. (ed.). *Fish Physiology*. New York: Academic Press, v. 9, Part A, 1983. p. 223-275.
- NARAHARA, M.Y. *Estrutura da população e reprodução de Ramdia hilarii (Valenciennes, 1840) (Osteichthyes, Siluriformes, Pimelodidae)*. São Paulo, USP, 1983. 226 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade de São Paulo, 1983.
- NG, T.B. & IDLER, D.R. Yolk formation and differentiation in teleost fishes. In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. & DONALDSON, E.M. (ed.). *Fish Physiology*. New York: Academic Press, v. 11, Part A, 1983. p. 373-403.
- NOMURA, H. *Ictiologia e piscicultura*. São Paulo: Nobel, 1976. 118p.
- POLDER, J.J.W. On gonads and reproductive behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Netherlands J. Zool.*, v. 21, n. 3, p. 265-365, 1971.
- RAI, B.P. Cyclical changes in the ovary of *Tor (Barbus) tor* (Ham.). *Acta Zool.*, v. 48, p. 289-307, 1967.
- RIZZO, E. & BAZZOLI, N. The zona pellucida of the Brazilian white piranha, *serrasalmus brandtii*, Reinhardt 1874 (Pisces, Characidae): A cytological and cytochemical study. *Functional and Developmental Morphology*, v. 1, n. 4, p. 21-24, 1991.
- ROMAGOSA, E. *Mudanças morfológicas (microscopia de luz e eletrônica) das gônadas de Pacu, Piaractus mesopotamicus (Holmberg, 1887) durante o ciclo reprodutivo, em condições de confinamento*. Rio Claro, UNESP, 1991. 177 p. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Estadual Paulista " Julio de Mesquita Filho", 1991.
- ROMAGOSA, E.; NARAHARA, M.Y. & GODINHO, H.M. Tipo de desova do curimatá, *Prochilodus scrofa* Steind., 1881, do rio Mogi-Guaçu, Pirassununga, São Paulo. *B. Inst. Pesca*, v. 12, n. 4, p. 1-5, 1985.
- SARGENT, R.C.; TAYLOR, P.D. & GROSS, M.R. Parental care and the evolution of egg size in fishes. *Amer. Nat.*, v. 129, n. 1, 1987.

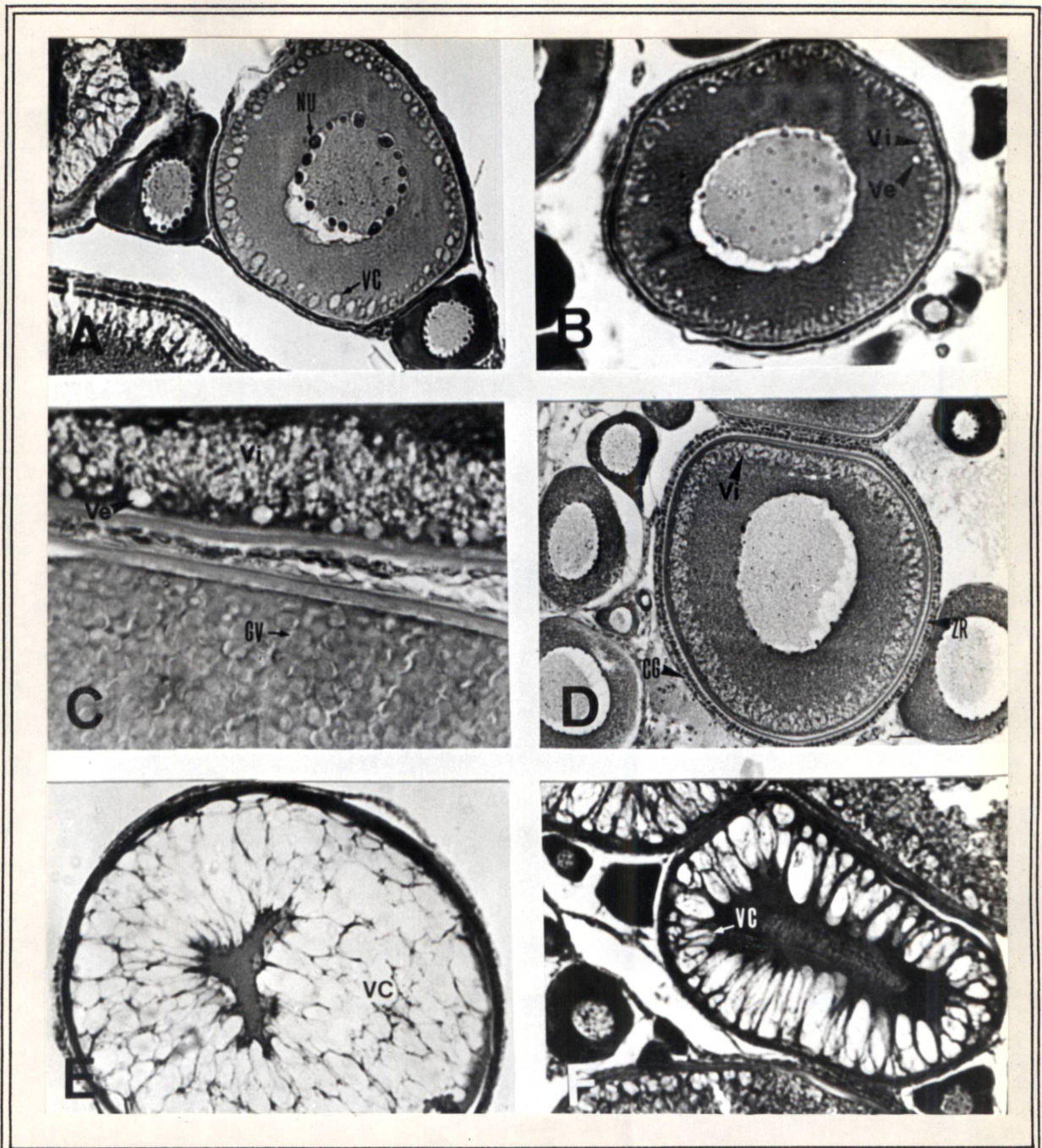
- SATO, Y. & CARDOSO, E.L. Reprodução induzida da curimatã-pioa (*Prochilodus affinis*). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988a, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988a. p.109.
- SATO, Y. & CARDOSO, E.L. Reprodução induzida da curimatã-pacu (*Prochilodus marggravii*). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988b, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988b. p.110.
- SATO, Y. & CARDOSO, E.L. Reprodução induzida do mandi-amarelo (*Pimelodus maculatus*). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988c, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988c. p.111.
- SATO, Y. & GODINHO, H.P. A questão do tamanho da primeira maturação dos peixes de Três Marias, MG. In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988, Brasília. Coletânea de resumos:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988. p. 93.
- SATO, Y.; CARDOSO, E.L. & CAPUCHINHO, S.A. Reprodução induzida do piau-verdadeiro (*Leporinus elongatus*) da bacia do São Francisco (nota preliminar). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988b, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988b. p.72.
- SATO, Y.; CARDOSO, E.L. & CAPUCHINHO, S.A. Reprodução induzida do piau-branco (*Schizodon knerii*) da bacia do São Francisco (nota preliminar). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988a, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988a. p.71.
- SATO, Y.; CARDOSO, E.L. & SALLUM, W.B. Reprodução induzida do cascudo-preto (*Rhinelepis aspera*) da bacia do São Francisco. In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988d, Belo Horizonte. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura. Belo Horizonte, CODEVASF, 1988e. p.18.
- SATO, Y.; CARDOSO, E.L. & SALLUM, W.B. Reprodução induzida do surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*) da bacia do São Francisco. In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988c, Belo Horizonte. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1988. Belo Horizonte, CODEVASF, 1988c. p.20.
- SATO, Y.; CARDOSO, E.L.; CAPUCHINHO, S.A. et al. Reprodução induzida do pacamã (*Lophiosilurus alexandri*) da bacia do São Francisco (nota preliminar). In: ASSOCIAÇÃO MINEIRA DE AQUICULTURA, 1988c, Brasília. Coletânea de resumos de encontros da Associação Mineira de Aquicultura:1982-1987. Brasília, CODEVASF, 1988c. p.73.
- SELMAN, K. & WALLACE, R.A. Gametogenesis in *Fundulus heteroclitus*. *Amer. Zool.*, v. 26, p. 173-192, 1986.
- SELMAN, K. & WALLACE, R.A. & BARR, V. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. IV. Yolk-vesicles formation. *J. Exp. Zool.*, v. 239, p. 277-288, 1986.
- SELMAN, K. & WALLACE, R.A. & BARR, V. Oogenesis in *Fundulus heteroclitus*. V. The relationship of yolk vesicles and cortical alveoli. *J. Exp. Zool.*, v. 246, p. 42-56, 1988.

- SELMAN, K. & WALLACE, R.A. Review celular aspects of oocyte growth in teleosts. *Zool. Sci.*, v. 6, p. 211-231, 1989.
- SHAHI, R.N.P.; MISHRA, A.P. & SINGH, B.R. Studies on the formation of compound yolk in the developing oocytes of an air-breathing fish *Channa punctatus* (Bloch). *Cytologia*, v. 44, p. 397-408, 1979.
- SHELTON, W.L. Fate of the follicular epithelium in *Dorosoma petenense* (Pisces, Clupeidae). *Copeia*, n. 2, p. 237-244, 1978.
- STAHL, A. & LERAY, C. L'ovogenese chez les poissons téléostéens. I. Origine et signification de la zona radiata et de ses annexes. *Arch. Anat. Microsc.*, v. 50, p. 251-268, 1961.
- STEHR, C.M. & HAWKES, W. The comparative ultrastructure of the eggs membrane and associated pore structures in the starry flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Cell Tissue Res.*, v. 202, p. 347-356, 1979.
- TESORIERO, J.V. Formation of the chorion (zona pellucida) in the teleost, *Oryzias latipes*. I. Morphology of early oogenesis. *J. Ultrastruct. Res.*, v. 59, p. 282-291, 1977.
- TOKARZ, R.R. Oogonial proliferation, oogenesis, and folliculogenesis in nonmammalian vertebrates. In: JONES, R.E. (ed.). *The vertebrate ovary*. Plenum Press, New York, p. 145-180, 1978.
- VAZZOLER, A.E.A.M. *Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes: reprodução e crescimento*. Brasilia, CNPq. Programa Nacional de Zoologia, 1981. 108p.
- Von IHERING, R. Notas ecológicas referentes a peixes d'água doce do estado de São Paulo e descrição de 4 espécies novas. *Arch. Inst. Biol.*, v. 3, p. 93-104, 1930.
- Von IHERING, R.; BARROS, J.C. & PLANET, N. Os óvulos e a desova dos peixes d'água doce do Brasil. *Bol. Biólogo*, n. 4, p. 97-109, 1828.
- WALLACE, R.A. & SELMAN, K. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Amer. Zool.*, v. 21, p. 325-343, 1981.
- WALLACE, R.A.; SELMAN, K.; GREELEY, M.S.Jr. et al. Current status of oocyte growth. In: IDLER, D.R.; CRIM, L.W. & WALSH, J.M. (ed.). *Internacional Symposium on Reproductive Physiology of Fish*, 1987. p. 167-177.
- WELCOMME, R.L. *Fisheries of ecology of floodplain rivers*. London: Longman Group Limited, 1979. 317p.
- WEST, G. Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, v. 41, p. 199-222, 1990.
- WOOTTON, R.J. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. In: POTTS, G.W. & WOOTTON, R.J. (ed.). *Fish reproduction: strategies and tactics*. London, Academic Press, 1984. p. 1-12.
- WOOTTON, R.J. *Ecology of teleost fishes*, London: Chapman and Hall, 1990. 404p.
- WOURMS, J.P. & SHELDON, H. Annual fish oogenesis. II. Formation of the secondary egg envelope. *Dev. Biol.*, v. 50, p. 355-366, 1976.

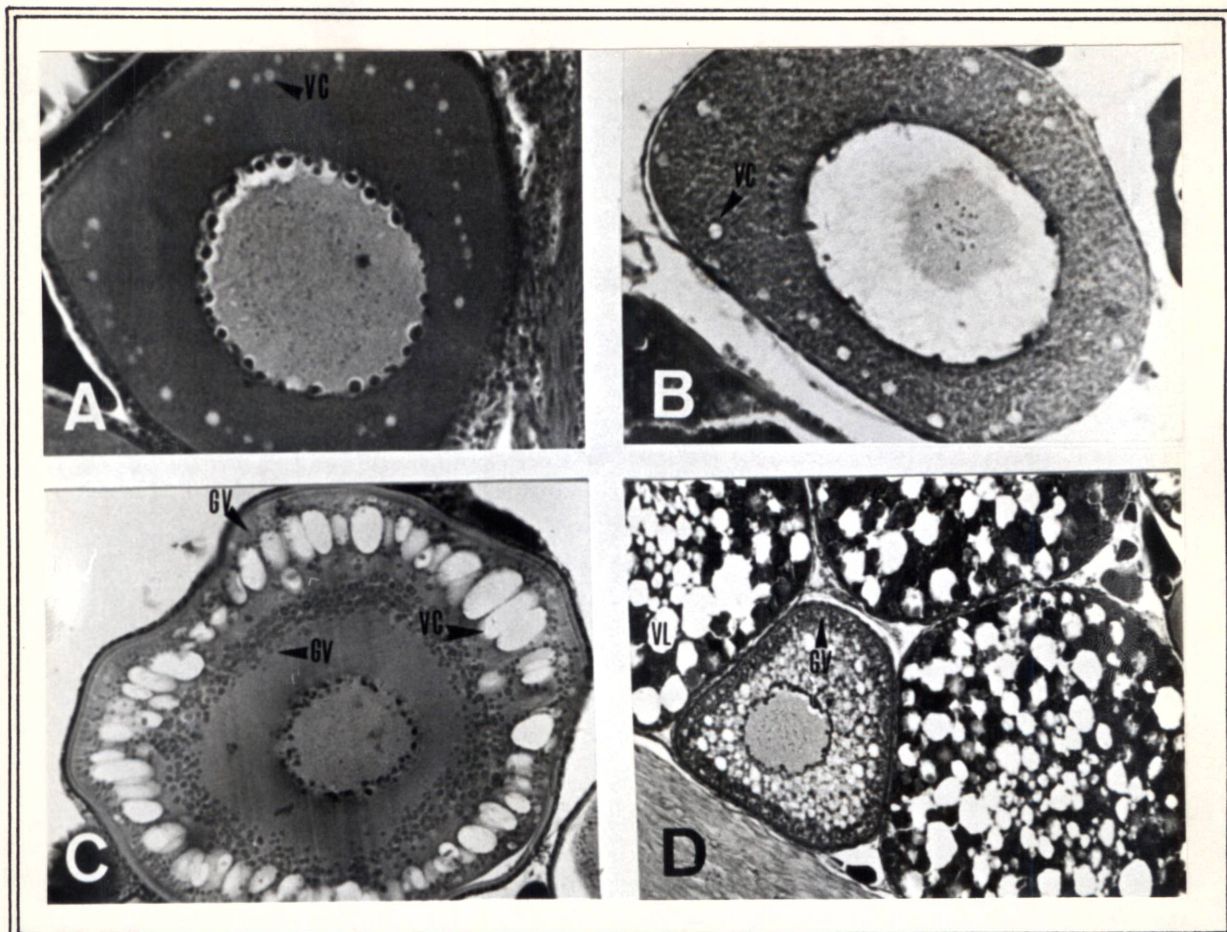
Planchas



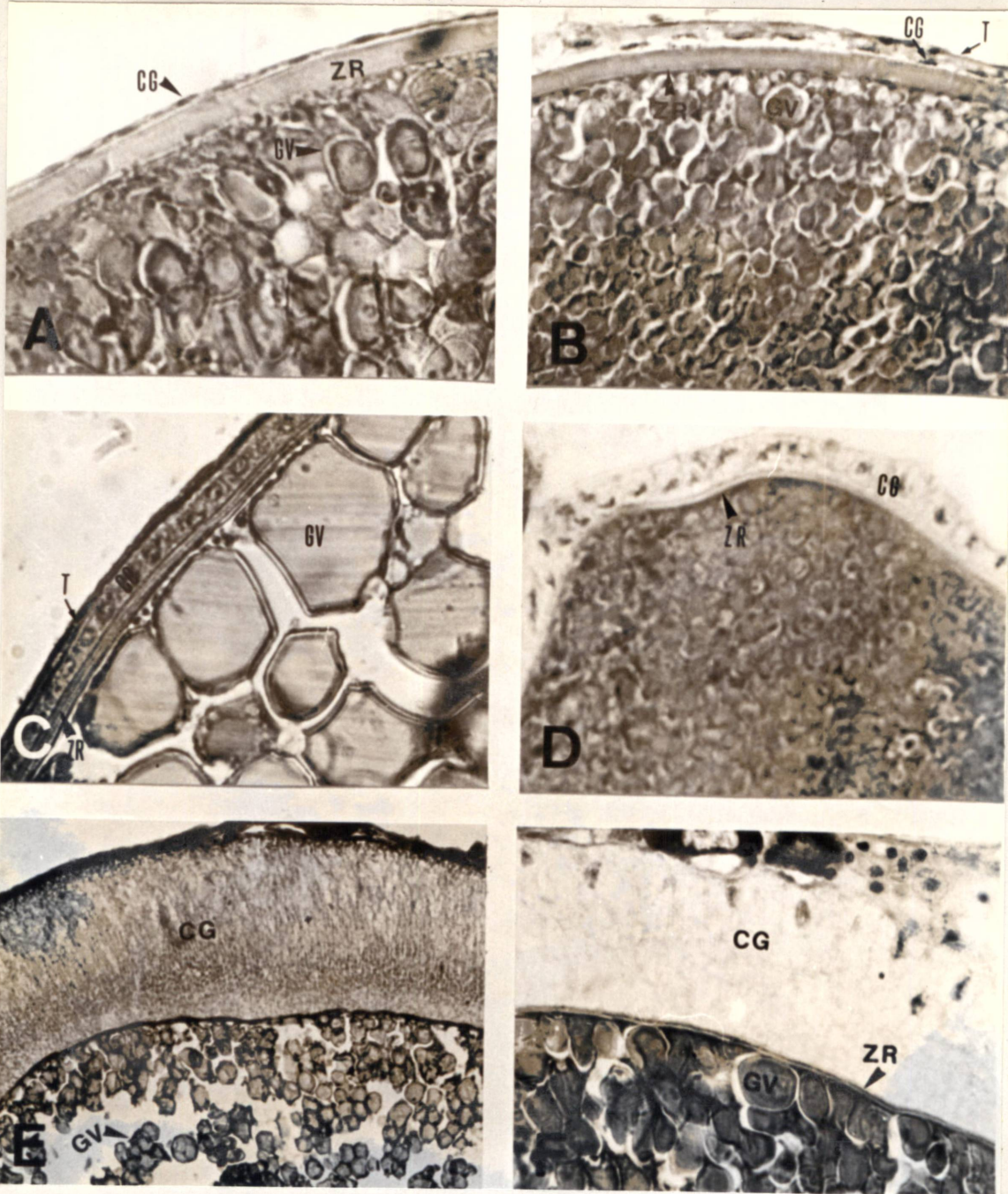
Plancha I. Corte transversal de ovários de teleósteos do rio Paraná. A - ovogônias (OVG) e ovócitos na fase cromatina nucleolar (CN) de *S.marginatus* - 400X; B - Ovócitos na fase perinucleolar inicial (PNI) e final (PNF) de *T. paraguayensis* (NV = núcleo vitelínico) - 100X; C a E - Núcleos com nucléolos (NU) em diferentes números e tamanhos em ovócitos na fase perinucleolar final de *G.carapo*, *C.nierdeleinii* e *S.marginatus*, respectivamente - 100X; F - início de deposição de vesículas lipídicas (VL) nos ovócitos de *P.squamosissimus* - 100X.



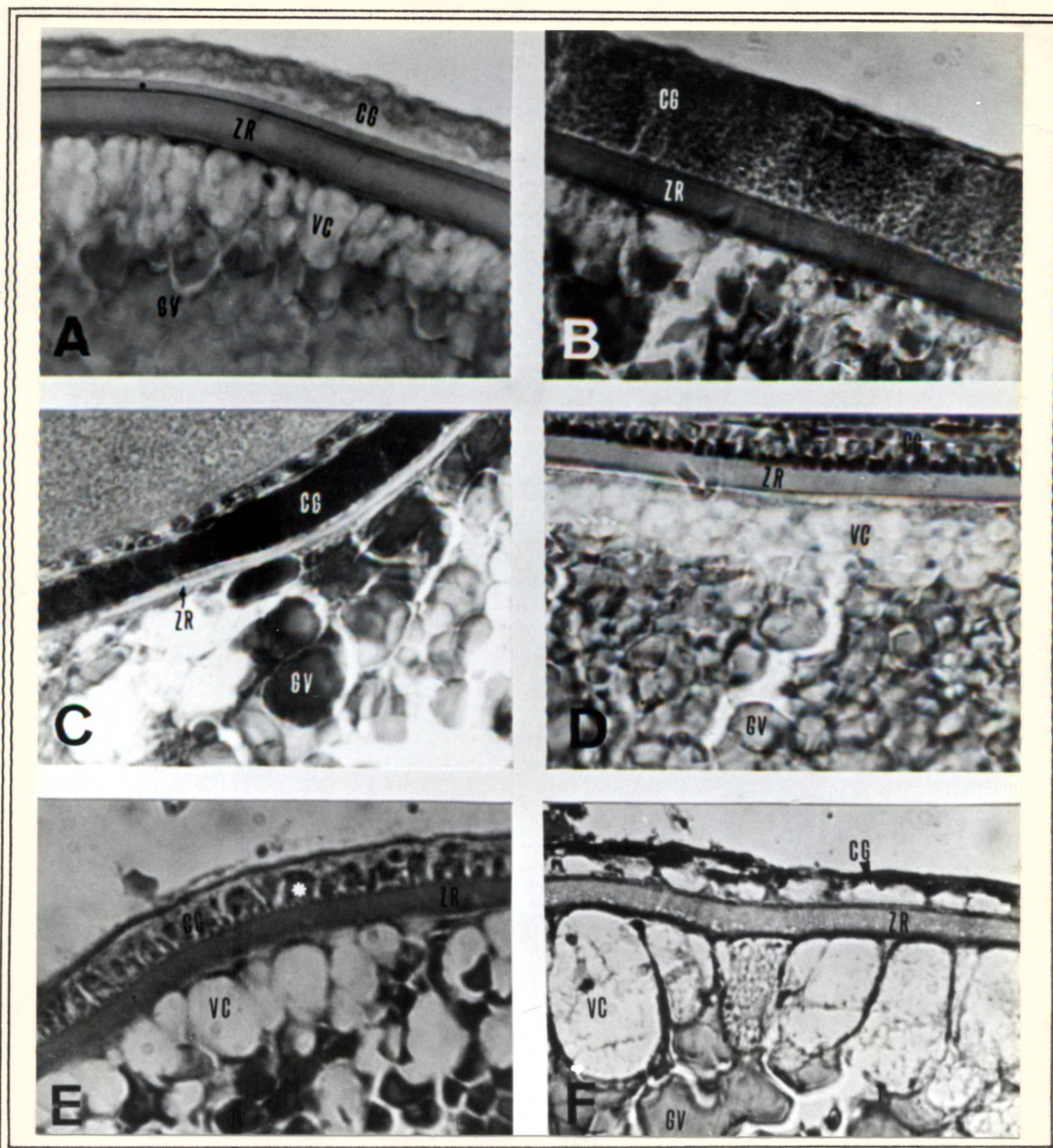
Plancha II. Corte transversal de ovários de teleosteos do rio Paraná. A - vesículas corticais (VC) esféricas sendo depositadas no citoplasma periférico de ovócito de *S. marginatus* - 100X; B - vesículas esféricas (Ve) + pequenas e irregulares (Vi) sendo depositadas no citoplasma periférico de *L. friderici* - 100X; C - (Ve) + (Vi) em maior detalhe em ovócitos de *A. affinis* - 400X; D - (Vi) sendo depositadas no citoplasma periférico de ovócitos de *T. paraguayensis*; E - (VC) globosas de contorno irregular ocupando todo o citoplasma de *Aptereronotus* sp - 100X; F - (VC) elíptica de ovócitos de *A. lacustris* - 100X.



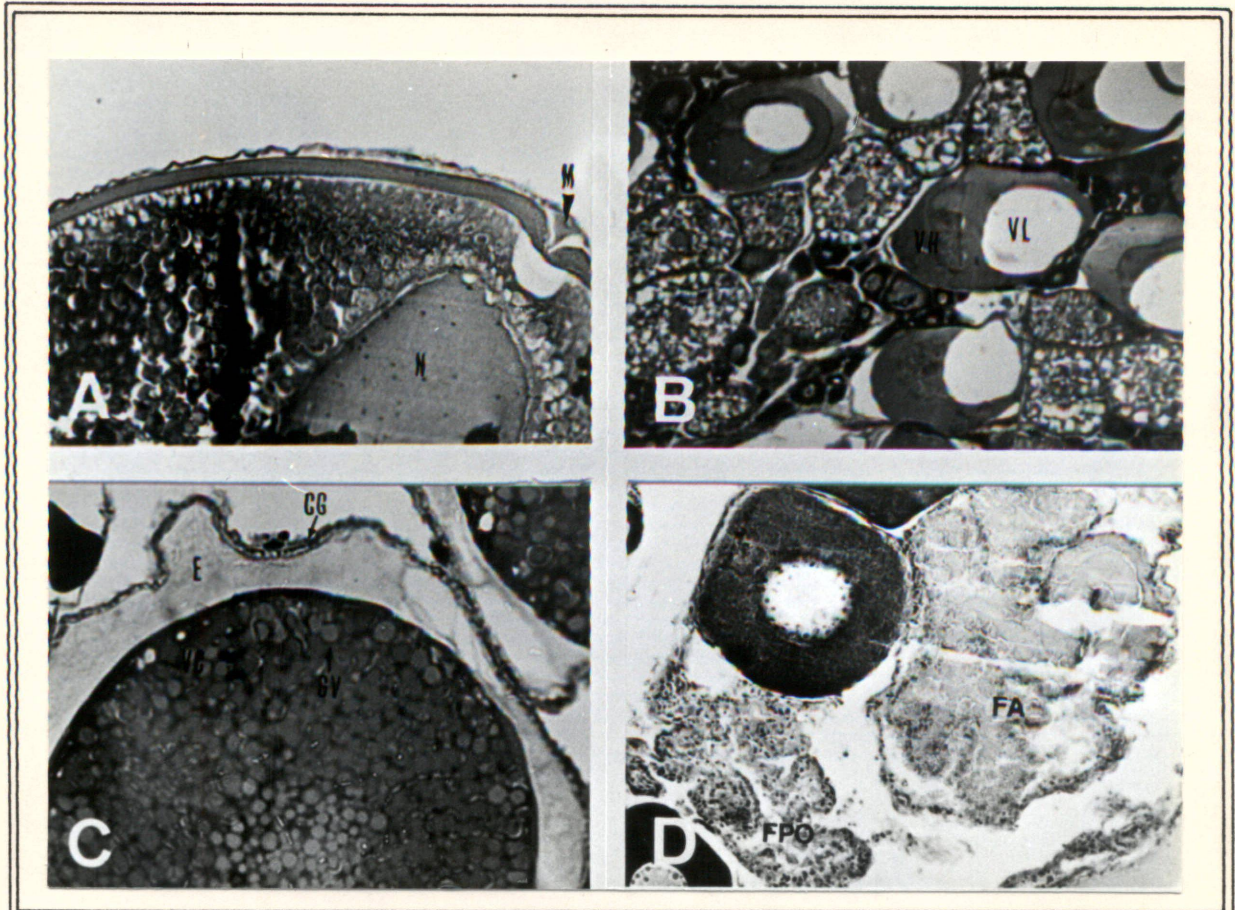
Plancha III. Corte transversal de ovários de teleósteos do rio Paraná. A - deposição inicial de vesículas corticais (VC) no citoplasma intermediário de ovócitos de *Apteronotus* sp - 100X; B - deposição inicial de (VC) no citoplasma cortical de *R. paranensis* - 100X; C - início da deposição de grânulos de vitelo (GV) no citoplasma periférico e abaixo da camada de (VC) em ovócitos de *L. ambliorhynchus* - 100X; D - início da deposição de grânulos de vitelo (GV) em ovócitos de *P. squamosissimus*; VL=vesícula lipídica - 100X.



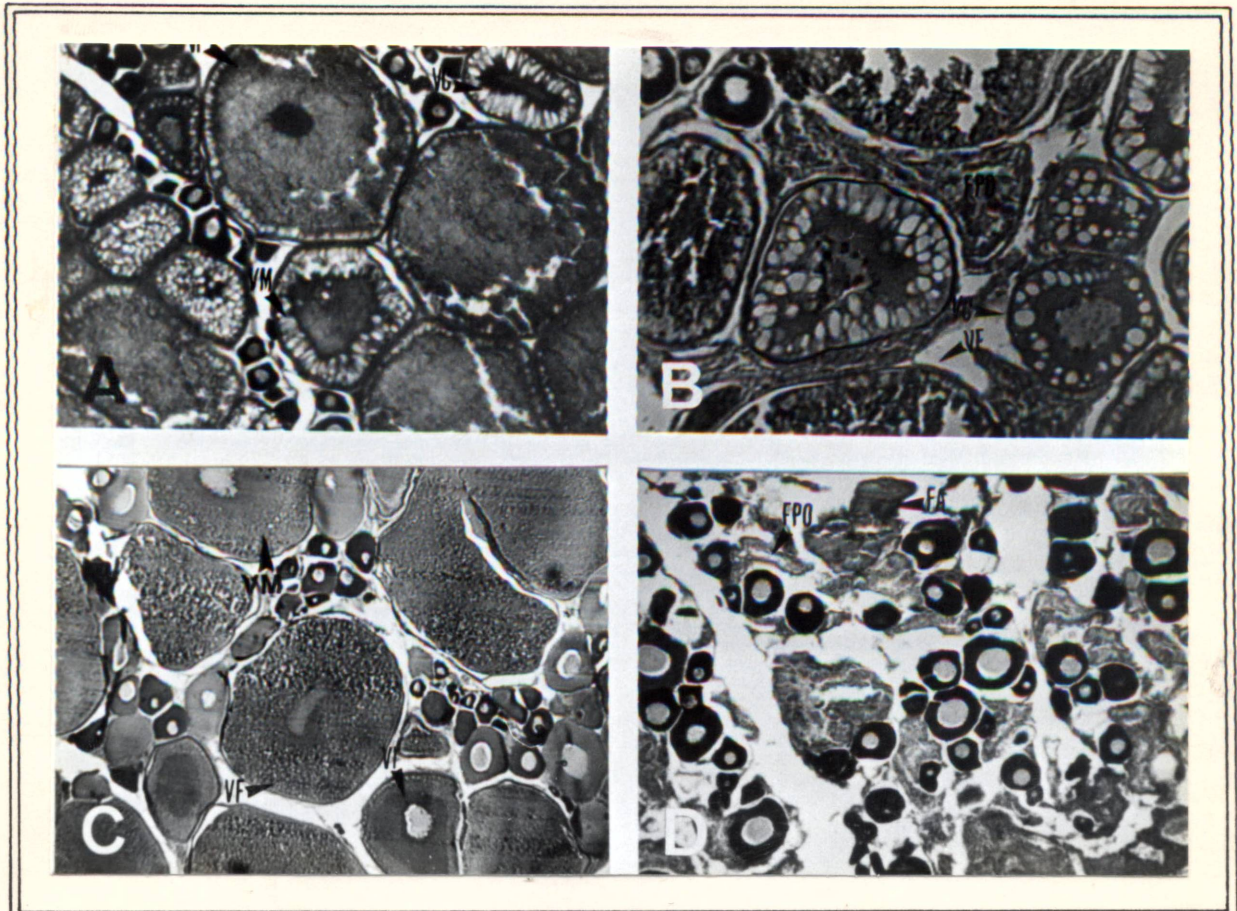
Plancha IV. Detalhe da camada granulosa (CG) da zona radiata (ZR) e dos grânulos de vitelo (GV) em ovócitos na fase vitelogênese final em diferentes espécies do rio Paraná. A - *P.scrofa* - CG muito delgada, ZR espessa e GV fino - 400X; B - *A.affinis* - CG muito delgada, ZR delgada e GV fino (T=teca) - 400X; C - *G.pappaterra* - CG média, ZR delgada e GV grosseiro - 400X; D - *P. maculatus* - camada granulosa espessa, ZR muito delgada e GV fino - 400X; E - *P.galeatus* - CG muito espessa - 100X; F - *T.paraguayensis* - CG muito espessa, ZR muito delgada e GV fino - 400X.



Plancha V. Detalhe da camada granulosa (CG), da zona radiata (ZR) e do diâmetro dos grânulos de vitelo (GV) em ovócitos na fase vitelogênese final em diferentes espécies do rio Paraná. A - *A. piracicabae* - CG espessa, ZR espessa e GV fino (*) zona radiata externa - 100X; B - *L. platymetopon* - CG muito espessa, ZR espessa e GV médio - 100X; C - *H. littorale* - CG espessa, ZR delgada e GV médio - 100X; D - *R. rostratus* - CG, ZR e GV médios - 100X; E - *E. virescens* - CG, ZR e GV médio (* = grânulo) - 100X e F - *Aptereronotus* sp - CG delgada, ZR média e GV grosseiro - 400X. Nota-se diferentes tipos de granulações nas células da granulosa e vesículas corticais (VC).



Plancha VI. Corte transversal de ovários de teleosteos do rio Paraná relacionados com as fases finais de desenvolvimento do folículo ovariano: A - *B. orbignyana* - posicionamento do núcleo (N) abaixo da micrúpila (M) - 100X; B - *P. squamosissimus* - formação de uma única vesícula lipídica (VL) e homogeneização dos grânulos vitelo (VH) - 100X; C - *P. maculatus* - diminuição do volume das células da granulosa e formação de espaço (E) entre estas e o ovócito - 100X; D - *P. scrofa* - folículo pós-ovulatório (FPO) e folículo atrésico em ovário desovado - 100X.



Plancha VII. Corte transversal de ovários em diferentes estádios de desenvolvimento de teleosteos da bacia do rio Paraná. A - *A. lacustris* - ovário no estádio de maturação avançada - 30X; B - *A. lacustris* - ovário semi-desovado - 60X; C - *P. scrofa* - ovário no estádio maturação - 30X; D - ovário desovado - 30X (VC = ovócito na fase vesícula cortical; VI = fase vitelogênese inicial; VM = fase vitelogênese média; VF = vitelogênese final; FPO = folículo pós-ovulatório e FA = folículo atrésico).

Tabelas

Tabela 1. Número e diâmetro médio de nucléolos em ovócitos na fase perinucleolar final de diferentes espécies de teleosteos do rio Paraná. (n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão; ESP=espécie, ver anexo I para o nome das espécies).

ESP	NÚMERO			DIÂMETRO			ESP	NÚMERO			DIÂMETRO		
	n	x	sx	n	x	sx		n	x	sx	n	x	sx
ABIM	5	30,00	0,5656	9	3,84	0,1330	APTE	6	39,50	1,3839	12	3,39	0,2488
AFAS	5	26,40	1,5035	5	3,52	0,0900	RROR	9	33,22	2,1523	11	3,81	0,1196
MINT	8	21,00	1,1490	14	4,48	0,3084	PGRA	15	36,53	2,2954	9	3,20	0,2192
GKNE	8	30,88	1,6631	13	5,76	0,3134	RDOR	25	32,32	0,9996	13	4,33	0,3145
ALAC	12	16,41	0,8830	14	5,92	0,3653	TPAR	24	28,37	0,7040	17	3,71	0,1705
SMAX	11	35,45	2,1588	13	4,16	0,2696	ANUC	14	30,93	1,1359	11	3,99	0,1987
RPAR	10	18,00	0,7304	9	5,62	0,3293	PGAL	12	37,25	1,3539	18	3,59	0,0926
SMAR	14	18,50	0,6601	10	9,34	0,4091	AUCA	14	30,43	1,4093	15	5,14	0,2690
SSPI	19	18,42	0,6331	18	8,52	0,3181	AVAL	5	32,60	0,6798	6	3,31	0,1947
SNAT	9	18,00	1,0061	13	7,29	0,3133	PMAC	11	34,00	1,3538	10	4,19	0,3117
LFRI	8	17,88	0,7167	13	6,47	0,3249	PIME	4	28,25	0,7395	14	5,53	0,3108
LOBT	12	33,08	0,7014	8	5,76	0,5200	ILAI	10	27,30	1,0119	18	4,66	0,2541
LVIT	4	34,50	0,8650	8	3,84	0,3199	ILAP	18	31,44	1,1120	18	4,37	0,2133
SBOL	10	17,40	0,9075	9	5,26	0,3930	HPLA	12	21,50	0,7130	12	5,44	0,2587
SNAB	13	25,46	1,1066	11	3,90	0,1221	PCOR	11	26,18	0,8400	15	5,21	0,2706
LOCT	4	23,25	1,7500	9	5,72	0,3036	SLIM	11	25,73	1,2784	13	4,70	0,2815
LAMB	5	26,60	1,7572	11	4,71	0,3926	HEDE	11	28,09	1,2814	14	4,02	0,2775
LLAC	6	21,00	2,0167	10	5,50	0,2744	HLIT	5	30,40	1,1672	12	4,61	0,2457
CINS	16	27,06	1,4350	15	4,99	0,2538	HYPO	6	40,17	2,4005	13	3,47	0,1387
CNAG	6	27,67	0,8713	15	3,63	0,1268	MACU	8	43,75	3,0052	9	3,27	0,1100
PSCR	10	40,90	2,2736	11	3,81	0,2483	RASP	5	21,60	1,7111	15	5,06	0,2881
HMAL	11	21,27	0,5577	12	5,92	0,4274	LORI	9	23,89	1,0866	12	3,68	0,0800
RVUL	7	29,29	1,3357	14	4,32	0,2601	LPLA	13	26,92	0,7294	8	4,32	0,3046
AAFI	13	34,92	1,1953	12	3,63	0,0785	LOCH	12	19,83	1,0854	8	4,48	0,3250
APIR	5	32,40	2,3791	10	4,67	0,2400	GPAP	13	17,31	0,9430	10	3,23	0,0955
PTOR	8	26,88	0,8555	12	3,39	0,1620	CNIE	6	11,50	0,9573	9	4,30	0,3699
GCAR	3	48,67	3,0307	10	3,62	0,0790	PSQU	10	17,10	0,7811	9	3,70	0,1432
EVIR	3	34,67	4,3800	8	3,92	0,2756	CJEN	10	18,30	0,7218	17	3,16	0,1245
ETRI				12	3,95	0,3089							

Tabela II. Número e diâmetro médio dos nucléolos em ovócitos de diferentes grupos de teleosteos da bacia do rio Paraná (s=número de espécie; n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão da média; min=menor valor; max=maior valor)

Grupo Taxonômico	NÚMERO						DIÂMETRO				
	s	n	x	sx	min	max	s	x	sx	min	max
CHARACOIDEI	26	239	25,31	0,4515	16,4	40,9	303	5,24	0,0876	3,39	9,34
Characidae	7	59	24,81	0,9543	16,4	35,5	82	4,94	0,0950	3,52	5,92
Serrasalminidae	3	42	18,36	0,0062	18,0	18,5	41	8,33	0,1234	7,29	9,34
Anostomidae	8	62	24,76	0,7709	17,4	33,1	79	5,18	0,1013	3,84	6,47
Curimatidae	2	22	27,23	0,0597	27,1	27,7	30	4,31	0,1260	3,63	4,99
Prochilodontidae	1	10	40,90	2,2737			11	3,81	0,2472		
Erythrinidae	1	11	21,27	0,5578			12	5,92	0,4272		
Cynodontidae	1	7	29,29	2,0901			14	4,32	0,2592		
Parodontidae	3	26	31,96	0,7021	16,9	34,9	34	3,84	0,0942	3,39	4,67
GYMNOTOIDEI	4	21	37,43	0,9645	33,2	48,7	53	3,73	0,0302	3,39	3,95
Gymnotidae	1	3	48,67	3,0311			10	3,62	0,0791		
Sternopygidae	1	3	34,67	4,3821			20	3,94	0,0029	3,92	3,95
Apteronotidae	1	6	39,50	1,3840			12	3,39	0,2338		
Rhamphichthyidae	1	9	33,22	2,1533			11	3,81	0,1206		
SILUROIDEI	22	255	29,90	0,3350	19,8	43,8	280	4,34	0,0406	3,20	5,53
Doradidae	3	64	31,82	0,3938	28,4	36,5	39	3,80	0,0689	3,20	4,33
Auchenipteridae	2	26	33,85	0,6295	31,0	37,3	29	3,74	0,0353	3,59	3,89
Ageneiosidae	2	19	31,00	0,2248	30,4	32,6	21	4,62	0,1855	3,31	5,14
Pimelodidae	7	77	27,99	0,4558	21,5	34,0	100	4,86	0,0470	4,19	5,44
Hypophthalmidae	1	11	28,09	1,2814			14	4,02	0,2780		
Callichthyidae	1	5	30,40	1,1672			12	4,61	0,2454		
Loricariidae	6	53	28,34	1,2101	19,8	43,8	65	4,07	0,0775	3,27	5,06
PERCOIDEI	3	29	16,04	0,4382	11,5	17,3	28	3,72	0,0850	3,23	4,30
Cichlidae	2	19	15,48	0,6355	11,5	17,3	19	3,72	0,1262	3,23	4,30
Sciaenidae	1	10	17,10	0,7811			9	3,70	0,1433		
SOLEIOIDEI											
Soleidae	1	10	18,30	0,7210			17	3,16	0,1237		

Tab. III. Diâmetro médio das vesículas no final da fase de vesícula cortical, sua região de deposição inicial (d), forma (f) e abundância (a) em ovócitos de teleosteos do rio Paraná. (n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão da média; ESP=espécie, ver anexo 1 para nome das espécies).

ESP	n	x	sx	d	f	a	ESP	n	x	sx	d	f	a
ABIM	8	6,45	0,4848	1	3	1	APTE	9	35,55	2,1740	3	2	3
AFAS	6	4,05	0,5041				RROB	12	23,60	1,0390	2	1	3
MINT	6	6,72	0,1687	1	3	2	PGRA		4,00		1	4	2
GKNE	16	11,06	0,7065	2	1	2	RDOR		4,00		1	4	1
ALAC	9	35,87	1,7530	2	5	3	TPAR		4,00		1	4	2
BORB		4,00		1	1	1	ANUC	10	25,44	0,6176	1	1	1
SMAx	8	5,48	0,4324	1	4	1	PGAL	16	26,22	1,4185	1	1	1
RPAR	14	19,61	0,9700	2	1	2	AUCA	6	9,23	0,4486	1	1	1
SMAR	12	21,04	0,8081	1	1	2	AVAL	9	6,89	0,4180	1	1	1
SSPI	11	18,79	0,6506	1	1	2	PMAC		4,00		1	4	1
SNAT	7	17,60	0,4288	5	1	2	PIME		4,00		1	4	1
LFRI	10	7,36	0,5951	1	3	1	PZUN				1	1	1
LVIT	7	5,85	0,7805	1	1	1	ILAI	12	6,05	0,2277	1	4	1
SBOL	14	7,01	0,3993	1	3	1	ILAp	10	6,75	0,1147	1	4	1
SNAB	8	9,24	0,5105	2	1	1	HPLA	7	6,72	0,4660	1	4	1
LOCT	8	14,88	0,7462	1	1	1	PCOR	11	6,19	0,1658	1	4	1
LAMB	12	23,92	1,2274	2	1	1	SLIM	6	5,39	0,4229	1	3	1
LLAC	12	12,90	0,3504	2	1	1	HEDE		4,00		1	4	1
CINS	13	5,49	0,2646	1	3	2	HLIT	9	33,06	1,2570	2	5	3
CNAG	9	5,16	0,4367	1	3	1	HYPO	12	17,25	1,3351	1	1	1
CMOD	9	8,25	0,3837	1	3	1	MACU	9	9,52	0,5220	1	3	2
PSCR		4,00		1	4	1	RASP	9	8,53	0,5576	1	1	1
HMAL	13	14,32	0,9386	1	1	2	LORI	10	22,91	0,9484	1	1	3
RVUL	11	10,12	0,5554	1	1	1	LPLA	13	14,17	0,3327	1	1	3
AAFI	10	6,52	0,2226	1	3	2	LOCH	6	17,65	0,9032	1	1	3
APIR	11	9,60	0,5581	1	1	1	GPAP	8	10,20	0,5697	1	1	1
PTOR	7	6,26	0,2881	1	3	2	CNIE	6	12,32	1,1108	5	1	1
GCAR	10	28,92	1,0547	1	2	3	PSQU	14	11,42	0,4980	4	1	3
ETRI	7	37,02	2,1056	3	2	3	CJEN	12	9,12	0,4191	4	1	3
EVIR	6	33,33	3,3819	3	2	3	LOLI	8	6,48	0,3826	2	1	2

deposição inicial: 1=periférica; 2=cortical; 3=intermediária; 4=interna; 5=dispersa

forma: 1=esférica; 2=grande e irregular; 3=esférica+irregular; 4=irregular pequena; 5=elíptica

abundância: 1=escassa; 2=moderada; 3=abundante

Tabela IV. Número de espécies por grupo taxonômico nas diversas modalidades de deposição, forma e abundância de vesículas em ovócitos na fase de vesícula cortical e diâmetro médio destas vesículas (s=número de espécies analisadas; n=tamanho da amostra; sx=erro padrão da média; min=menor valor, max=maior valor)

Grupo Taxonômico	deposição inicial					forma					abundância			diâmetro						
	s	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	s	n	x	sx	min	max
CLUPEOIDEI																				
Engraulidae	1		1			1						1			1	8	6,48	0,3818		
CHARACOIDEI	26	19	6		1	14	9	2	1	15	10	1		26	259	12,02	0,4507	4,00	35,87	
Characidae	7	4	3			3	2	1	1	3	3	1		7	67	13,94	1,2431	4,00	35,87	
Serrasalminidae	3	2			1	3						3		3	30	19,41	0,2604	17,60	21,04	
Anostomidae	7	4	3			5	2			7				8	79	11,31	0,6469	5,76	23,92	
Curimatidae	3	3							3		2	1		3	31	6,19	0,2412	5,16	8,25	
Prochilodontidae	1	1							1		1			1		4,00				
Erythrinidae	1	1				1						1		1	13	14,33	0,9374			
Cynodontidae	1	1				1						1		1	11	10,12	0,5548			
Parodontidae	3	3				1	2				1	2		3	28	7,66	0,2997	6,26	9,60	
GYMNOTOIDEI	5	1	1	3		1	4						5	5	44	30,72	0,7865	23,6	37,03	
Gymnotidae	1	1					1						1	1	10	28,93	1,0878			
Sternopygidae	2			2			2						2	2	13	35,32	0,5317	33,33	37,03	
Apterodontidae	1			1			1						1	1	9	35,57	2,1733			
Rhamphichthyidae	1		1			1							1	1	12	23,60	1,0392			
SILUROIDEI	23	22	1			10	2	10	1	16	3	4		17	162	14,31	0,6801	4,00	33,07	
Doradidae	3	3							3	1	2			3		4,00		4,00	4,00	
Auchenipteridae	2	2				2					2			2	26	25,92	0,757	25,44	26,22	
Ageneiosidae	2	2				2					2			2	15	7,83	0,3054	6,90	9,23	
Pimelodidae	8	8				1	1	6		8				5	44	6,25	0,0674	4,00	6,75	
Hypophthalmidae	1	1							1		1			1		4,00				
Callichthyidae	1		1							1			1	1	9	33,07	1,2567			
Loricariidae	6	6				5	1			2	1	3		6	59	15,06	0,6358	8,53	22,91	
PERCOIDEI	3	1			1	1	3				2		1	3	28	11,26	0,1455	10,20	12,32	
Cichlidae	2	1			1	2					2			2	14	10,69	0,1948	10,20	12,32	
Sciaenidae	1				1	1							1	1	14	11,43	0,4971			
SOLEOIDEI																				
Soleidae	1				1	1							1	1	12	9,12	0,4186			

deposição inicial: 1=periférica; 2=cortical; 3=intermediária; 4=interna; 5=dispersa

forma: 1=esférica; 2=grande e irregular; 3=esférica+irregular; 4=irregular pequena; 5=elíptica

abundância: 1=escassa; 2=moderada; 3=abundante

Tabela V. Diâmetro médio dos maiores grânulos de vitelo na fase vitelogênese final e seu local de deposição inicial nos ovócitos de teleósteos do rio Paraná. (n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão; l/d=início de deposição; ESP=espécie, ver anexo I para o nome das espécies).

ESP	n	x	sx	l/d	ESP	n	x	sx	l/d
LOLI	10	22,30	1,0056		EVIR	14	26,11	1,5349	3
ABIM	20	10,88	0,3766	1	APTE	9	31,64	1,4827	3
AFAB	14	14,40	0,5030	1	RROB	8	20,48	0,8178	3
MINT	8	15,52	0,6741	4	PGRA	11	12,86	0,4951	1
GKNE	14	16,03	0,6471	4	RDOR	18	13,64	0,7551	1
ALAC	11	22,55	1,6386	3	TPAR	7	13,44	1,3233	4
BORB	12	23,55	0,9031	1	ANUC	8	21,44	2,0991	3
SMAX	10	12,80	0,6620	1	PGAL	9	24,68	1,1635	3
RPAR	16	30,66	1,6683	3	AUCA	6	22,03	1,5612	4
SMAR	11	41,12	2,6582	2	AVAL	12	17,28	0,9230	3
SSPI	17	32,41	0,8152	2	PMAC	12	8,03	0,5107	1
SNAT	13	31,88	1,0064	2	PIME	12	17,33	0,6222	1
LFRI	13	7,80	0,5400	1	PZUN	13	15,54	0,5630	1
LOBT	10	9,18	0,2701		ILA1	12	10,05	1,0255	1
LVIT	9	12,52	0,7516		ILAD	11	9,25	0,4342	1
SBOL	11	11,37	0,4495	4	HPLA	7	10,29	0,4260	1
SNAB	11	12,68	0,5431	4	PCOR	9	8,96	0,5003	1
LOCT	11	15,50	0,8087	1	SLIM	12	11,14	0,3975	1
LAMB	39	23,29	0,6261	1	HEDE	7	10,29	0,6315	1
LLAC	14	17,16	0,5824	4	HLIT	6	28,80	0,6532	3
CINS	9	10,95	0,4684	1	HYPO	17	29,72	1,4213	4
CNAG	7	7,88	0,7355	1	MACU	12	34,91	1,1778	4
CMOD	12	14,85	0,8110	1	RASP	13	14,99	0,4133	1
PSCR	12	12,45	0,6948	1	LORI	11	33,28	2,0877	4
HMAL	9	22,83	0,8810	2	LPLA	12	26,53	2,1371	4
RVUL	8	13,92	0,7589	4	LOCH	14	23,73	0,9517	4
AAFI	8	7,60	0,4891	4	GPAP	11	34,24	1,2342	1
APIR	8	10,12	0,3663	2	CNIE	16	27,68	1,5482	1
PTOR	7	9,23	0,4384		PSQU	8	14,76	0,5641	1
GCAR	12	30,57	0,7449	3	CJEN	8	17,32	0,5073	1
ETRI	10	20,16	1,1635	3					

deposição inicial: 1=periférica; 2=intermediária; 3=interna e 4=irregular

Tabela VI. Diâmetro médio dos grânulos de vitelo em diferentes grupos taxonômicos de teleosteos do rio Paraná, frequência de espécies nas diferentes categorias de diâmetros, de local de deposição inicial e forma destes grânulos (s=número de espécies; n=tamanho da amostra; x=média; sx= erro padrão da média; min=menor valor; max=maior valor).

Grupo Taxonômico	DIÂMETROS						DEPOSIÇÃO INICIAL							
			média (um)		min	max	fr./classes			s	1	2	3	4
	s	n	x	sx			1	2	3					
CLUPEOIDEI														
Engraulidae	1	10	22,30	1,0056					1					
CHARACOIDEI	28	344	18,11	0,4594	7,60	41,12	16	8	4	25	11	5	2	7
Characidae	8	105	18,25	0,6578	10,88	30,66	3	4	1	8	4		2	2
Serrasalminidae	3	41	34,58	0,6270	31,88	41,12			3	3	3			
Anostomidae	8	118	16,01	0,5312	7,80	23,29	5	3		6	3			3
Curimatidae	3	28	11,86	0,5465	7,88	14,85	3			3	3			
Prochilodontidae	1	12	12,45	0,6957			1			1	1			
Erythrinidae	1	9	22,83	0,8800				1		1	1			
Cynodontidae	1	8	13,92	0,7601			1			1				1
Parodontidae	3	23	8,97	0,2269	7,60	10,12	3			2	1			1
GYMNOTOIDEI	5	53	26,09	0,6380	20,16	31,64		3	2	5			5	
Gymnotidae	1	12	30,57	0,7448					1	1			1	
Sternopygidae	2	24	23,63	0,6118	20,16	26,11		2		2			2	
Apteronotidae	1	9	31,64	1,4833					1	1			1	
Rhamphichthyidae	1	8	20,48	0,8167				1		1			1	
SILUROIDEI	23	251	18,36	0,5180	8,03	34,91	10	11	2	22	12		4	6
Doradidae	3	36	13,36	0,0576	12,86	13,64	3			3	2			1
Auchenipteridae	2	17	23,15	0,4036	21,44	24,68		2		2			2	
Ageneiosidae	2	18	18,86	0,5426	17,28	22,03		2		2			1	1
Pimelodidae	8	88	11,54	0,3454	8,03	17,33	6	2		8	8			
Hypophthalmidae	1	7	10,29	0,6312			1			1	1			
Callichthyidae	1	6	28,80	0,6532				1		1			1	
Loricariidae	6	79	27,03	0,7359	14,99	34,91		4	2	5	1			4
PERCOIDEI	3	35	26,79	1,2233	14,76	34,24	1	1	1	3	3			
Cichlidae	2	27	30,35	0,6321	27,68	34,24		1	1	2	2			
Sciaenidae	1	8	14,76	0,5657			1			1	1			
SOLEOIDEI														
Soleidae	1	8	17,32	0,5056				1		1	1			

Classe de diâmetros: 1= menores que 15,0 um; 2= 15,0 a 30 um; 3= maiores que 30,0 um
 Deposição inicial: 1=periférica; 2=intermediária; 3=interna; 4=irregular

Tabela VII. Espessura média da zona radiata em ovócitos de teleósteos do rio Paraná, em vitelogênese final e seu aspecto em microscopia óptica e coloração HE (n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão; a=aspecto; ESP=espécie, ver anexo I para nome das espécies).

ESP	n	x	sx	a	ESP	n	x	sx	a
ABIM	22	2,98	0,0725	2	EVIR	3	7,47	0,7448	2
AFAS	9	3,63	0,1333	2	APTE	8	7,04	0,2758	2
MINT	10	3,14	0,0601	1	RROB	8	6,60	0,4172	2
GNNE	13	6,15	0,2080	1	PGRA	18	2,19	0,2333	1
ALAC	12	4,05	0,2021	2	RDOR	17	0,68	0,0752	1
BORB	20	11,78	0,4003	2	TPAR	16	2,18	0,1275	1
SMAX	31	9,89	0,3071	1	ANUC	15	1,96	0,1627	1
RPAR	16	4,06	0,1225	2	PGAL	16	1,90	0,1475	1
SMAR	18	9,69	0,3418	2	AUCA	6	0,69	0,0490	1
SSPI	23	10,16	0,2440	2	AVAL	15	1,92	0,1291	1
SNAT	6	8,64	0,3103	2	PMAC	13	2,90	0,0638	1
LFRI	19	7,28	0,1973	1	PIME	5	1,09	0,1163	1
LOBT	7	3,75	0,2873	2	ILAI	18	1,60	0,0566	1
LVIT	9	7,08	0,4267	1	ILAP	13	3,89	0,1941	1
SBOL	19	3,10	0,1560	1	HPLA	11	2,73	0,0633	1
SNAB	16	18,86	0,6400	2	PCOR	22	2,41	0,1151	1
LOCT	5	6,91	0,2817	2	SLIM	8	2,68	0,1131	2
LAMB	7	15,77	0,4687	2	HEDE	15	1,51	0,1214	1
LLAC	22	8,33	0,2580	2	HLIT	13	3,30	0,0888	2
CINS	13	3,74	0,0804	1	HYPO	10	3,97	0,3479	2
CNAG	12	3,33	0,1905	1	MACU	5	4,80	0,3130	2
CMOD	9	5,97	0,3000	2	RASP	14	5,10	0,2459	2
PBCR	23	9,31	0,2335	1	LORI	12	9,95	0,2540	2
HMAL	13	4,78	0,3106	2	LPLA	19	9,87	0,3762	2
RVUL	8	3,36	0,1131	2	LOCH	14	9,10	0,5666	2
AAFI	15	5,01	0,2350	2	GPAP	13	3,67	0,1137	2
APIR	9	16,14	0,6533	2	PSQU	22	1,58	0,0831	1
PTOR	7	5,80	0,3175	1	CJEN	11	2,76	0,0633	1
GCAR	6	3,52	0,1674	1	LOLI				1
ETRI	15	6,27	0,2943	2					

Aspecto: 1 = estriação não evidenciável; 2 = estriação evidenciável

Tabela VIII. Valores médios (x), máximos (max) e mínimos (min) da espessura da zona radiata de ovócitos em vitelogênese final nas diferentes Famílias e Ordens de teleósteos do rio Paraná e distribuição das espécies por classe de espessura e aspecto dentro de cada grupo taxonômico (N=total de espécies; n=tamanho da amostra; sx=erro padrão).

Grupo taxonômico			espessuras				classes de espessura				aspecto		
	N	n	x	sx	min	max	1	2	3	4	1	2	
CLUPEOIDEI													
Engraulidae	1											1	
CHARACOIDEI	28	393	7,5	0,2048	3,00	18,9		13	7	8		11	17
Characidae	8	133	6,06	0,2966	3,00	11,8		5	1	2		3	5
Serrasalminidae	3	47	9,79	0,0715	8,60	10,2			1	2			3
Anostomidae	8	104	8,82	0,5158	3,10	18,9		2	4	2		4	4
Curimatidae	3	34	4,18	0,1886	3,30	6		2	1			2	1
Prochilodontidae	1	23	9,31	0,2335						1		1	
Erythrinidae	1	13	4,78	0,3106				1					1
Cynodontidae	1	8	3,36	0,1131				1					1
Parodontidae	3	31	8,42	0,9034	5,00	16,1		2		1		1	2
GYMNOTOIDEI	5	40	6,17	0,1882	3,50	7,5		1	4			1	4
Gymnotidae	1	6	3,52	0,1674				1				1	
Sternopygidae	2	18	6,47	0,1084	6,30	7,5			2				2
Apteronotidae	1	8	7,04	0,2758					1				1
Rhamphichthyidae	1	8	6,6	0,4172					1				1
SILUROIDEI	22	295	3,53	0,1630	0,70	10	14	5		3		14	8
Doradidae	3	51	1,68	0,1008	0,70	2,2	3					3	
Auchenipteridae	2	31	1,93	0,0539	1,90	2	2					2	
Ageneiosidae	2	21	1,57	0,1244	0,70	1,9	2					2	
Pimelodidae	7	90	2,52	0,0812	1,10	3,9	6	1				6	1
Hypophthalmidae	1	15	1,51	0,1214			1					1	
Callichthyidae	1	13	3,3	0,0888				1					1
Loricariidae	6	74	7,7	0,2906	3,30	10		3		3			6
PERCOIDEI	2	35	2,36	0,1724	1,60	3,7	1	1				1	1
Ciclidae	1	13	3,67	0,1137				1					1
Sciaenidae	1	22	1,58	0,0831			1					1	
SOLEOIDEI							1						
Soleidae	1	11	2,76	0,0633			1					1	

classes de espessuras: 1 = < 2,9 um; 2 = 2,9 - 5,8 um; 3 = 5,8 - 8,7 um e 4 = > 8,7 um).

aspecto: 1 = estriações não evidenciáveis; 2 = estriações evidenciáveis.

Tabela IX. Espessura média (x) da camada granulosa de ovócitos em vitelogênese final de teleósteos do rio Paraná e posição do núcleo (nuc) e aspecto da granulação (gra) desta camada (n=tamanho da amostra; x=diâmetro médio; sx=erro padrão da média; ESP=espécie, ver anexo I para nome das espécies).

ESP	n	x	sx	nuc	gra	ESP	n	x	sx	nuc	gra
ABIM	22	2,30	0,1002	1	1	KVIR	3	8,53	0,3118	2	5
AFAS	9	2,49	0,1800	1	1	APTE	8	4,68	0,6824	2	4
MINT	10	1,09	0,1297	1	1	RROS	8	7,52	0,4031	2	4
GKNE	13	2,02	0,1165	1	1	PGRA	19	33,68	1,6954	2	6
ALAC	11	4,13	0,3075	1	1	RDOR	17	26,80	1,3776	2	6
BORB	19	2,41	0,1354	1	1	TPAR	16	33,62	1,6300	2	6
SMAZ	31	2,54	0,1365	1	1	ANUC	16	66,30	2,5125	2	6
RPAR	12	4,83	0,4388	2	2	PGAL	18	130,67	11,0921	2	6
SMAR	18	4,55	0,2828	1	1	AUCA	6	50,93	4,1601	2	6
SSPI	22	4,13	0,2345	1	1	AVAL	15	48,96	3,2275	2	6
SNAT	6	3,57	0,0898	1	2	PMAC	13	13,00	0,6379	1	6
LFRI	18	2,38	0,1791	1	1	PIME	5	22,91	2,7459	2	6
LOBT	7	1,60	0,0907	1	1	ILAI	20	13,12	1,1896	2	6
LVIT	9	2,31	0,1200	1	1	ILAP	13	20,41	1,3618	2	6
SBOL	19	2,19	0,1354	1	1	HPLA	11	14,14	0,8895	2	6
SNAB	7	18,51	0,9071	2	6	PCOR	23	15,13	0,9654	2	6
LOCT	5	1,22	0,1655	1	1	SLIM	8	11,84	0,3147	2	6
LAMB	5	3,26	0,1073	1	1	HEDE	15	62,29	3,5967	2	6
LLAC	22	1,85	0,1748	1	1	HLIT	13	13,05	0,9485	3	3
CINS	13	1,99	0,2413	1	1	HYPO	10	40,96	3,7726	2	3
CNAG	12	2,03	0,0577	1	1	MACU	5	75,52	3,7700	2	4
CMOD	9	2,92	0,7667	1	1	RASP	13	20,96	2,3630	2	6
PSCR	22	1,77	0,1215	1	1	LORI	12	35,47	2,1651	2	4
HMAL	13	2,41	0,1831	1	1	LPLA	19	26,44	0,8305	2	3
RVUL	7	2,42	0,3326	1	1	LOCH	14	21,48	1,6463	2	4
AAFI	9	2,24	0,2133	1	1	GPAP	13	6,42	0,4438	1	2
APIR	15	11,77	0,8133	2	6	PSQU	21	2,35	0,1287	1	1
PTOR	7	1,87	0,2684	1	1	CJEN	11	8,35	0,6151	2	6
GCAR	6	1,55	0,0898	1	1	LOLI				1	2
ETRI	15	2,64	0,1807	2	3						

nuc: 1=central; 2=basal; 3=não evidenciável

gra: 1=não evidenciável; 2=muito fina; 3=fina; 4=média; 5=grosseira; 6=vacuolada

Tabela X. Espessura média da camada granulosa em ovócitos em vitelogênese final de diferentes grupos de teleósteos do rio Paraná e distribuição de espécies por classe de espessura (s=número de espécies; n=tamanho da amostra; x=média; sx= erro padrão da média; min=menor valor, max=maior valor).

Grupo taxonômico	medias						classes				
	s	n	x	sx	min	max	1	2	3	4	5
CHARACOIDEI	28	372	3,11	0,1410	1,1	18,5	19	7			2
Characidae	8	127	2,66	0,0852	1,1	4,8	6	2			
Serrasalminidae	3	46	4,22	0,0472	3,6	4,6		3			
Anostomidae	8	92	3,60	0,4577	1,2	18,5	6	1			1
Curimatidae	3	34	2,25	0,0703	2,0	2,9	2	1			
Prochilodontidae	1	22	1,77	0,1215			1				
Erythrinidae	1	13	2,41	0,1831			1				
Cynodontidae	1	7	2,42	0,3326			1				
Parodontidae	3	31	4,92	0,7992	1,9	11,8	2				1
GYMNOTOIDEI	5	40	4,30	0,3795	1,6	8,5	1	2	2		
Gymnotidae	1	6	1,55	0,0898			1				
Sternopygidae	2	18	3,62	0,5327	2,6	8,5		1	1		
Apteronotidae	1	8	4,68	0,6824				1			
Rhamphichthyidae	1	8	7,52	0,4031						1	
SILUROIDEI	22	301	36,17	1,6830	11,8	130,7					5 17
Doradidae	3	52	31,41	0,4507	26,8	33,7					3
Auchenipteridae	2	34	100,37	5,5930	66,3	130,7					2
Ageneiosidae	2	21	49,52	0,1986	49,0	50,9					2
Pimelodidae	7	93	15,16	0,3247	11,8	22,9					4 3
Hypophthalmidae	1	15	62,29	3,5970							1
Callichthyidae	1	13	13,05	0,9485							1
Loricariidae	6	73	31,35	1,6390	13,1	75,5					6
PERCOIDEI	2	34	3,91	0,3447	2,4	6,4	1			1	
Cichlidae	1	13	6,42	0,4438						1	
Sciaenidae	1	21	2,35	0,1287			1				
SOLEOIDEI										1	
Soleidae	1	11	8,35	0,6151						1	

classe de espessura: 1 = < 2,5 um; 2 = 2,6 a 5,0 um; 3 = 5,1 a 10 um; 4 = 10,1 a 20,0 um e 5 = > 20,0 um.

Tabela XI. Distribuição das espécies conforme a posição do núcleo nas células da camada granulosa e o aspecto de suas granulações em ovócitos em vitelogênese final de diferentes grupos de teleósteos do rio Paraná.

Grupo Taxonômico	Posição do núcleo			Granulação						
	N	1	2	3	1	2	3	4	5	6
CLUPEOIDEI	0									
Engraulidae	1	1				1				
CHARACOIDEI	28	25	3		24	2				2
Characidae	8	7	1		7	1				
Serrasalminidae	3	3			2	1				
Anostomidae	8	7	1		7					1
Curimatidae	3	3			3					
Prochilodontidae	1	1			1					
Erythrinidae	1	1			1					
Cynodontidae	1	1			1					
Parodontidae	3	2	1		2					1
GYMNOTOIDEI	5	1	4		1		1	2	1	
Gymnotidae	1	1			1					
Sternopygidae	2		2				1		1	
Apteronotidae	1		1					1		
Rhamphichthyidae	1		1					1		
SILUROIDEI	23	1	21	1			3	3		17
Doradidae	3		3							3
Auchenipteridae	2		2							2
Ageneiosidae	2		2							2
Pimelodidae	8	1	7							8
Hypophthalmidae	1		1							1
Callichthyidae	0			1			1			
Loricariidae	6		6				2	3		1
PERCOIDEI	2	2			1	1				
Cichlidae	1	1				1				
Sciaenidae	1	1			1					
SOLEOIDEI	0									
Soleidae	1		1							1

posição do núcleo nas células da granulosa: 1 = central; 2 = basal; 3 = não evidenciável.
granulação: 1=não evidenciável; 2=muito fina; 3=fina; 4=média; 5=grosseira 6=vacuolada.

Tabela XII. Valores médios do diâmetro dos ovócitos em fase final de vitelogênese de teleósteos do rio Paraná (n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão; ESP=ver anexo I para nome das espécies).

ESP	n	x	sx	ESP	n	x	sx
ABIM	289	775,5	2,8547	ETRI	194	1467,3	6,6799
AFAS	205	785,3	3,0801	EVIR	200	1947,6	8,2675
MINT	234	731,2	3,3255	APTE	204	1956,1	7,1519
GKNE	202	1106,6	4,1393	RR08	199	2073,6	6,3041
ALAC	211	1036,8	4,2641	PGRA	214	1056,1	4,3476
BORB	172	1545,9	7,6989	RDOR	205	845,1	3,3692
SMAX	215	1350,6	5,0870	TPAR	204	805,4	1,9989
RPAR	214	917,1	6,8946	ANUC	208	1315,9	4,3204
SMAR	182	1816,3	7,9366	PGAL	205	1615,3	8,7122
SSPI	215	2031,5	5,1948	AUCA	192	1849,5	11,3363
SNAT	200	1675,5	6,2020	AVAL	214	1743,2	6,9411
LFRI	225	1059,9	4,5040	PMAC	212	770,3	2,4608
LOBT	274	1005,1	3,5921	PIME	197	636,2	2,7858
LVIT		1211,9		ILA1	209	869,6	3,5193
SBOL	612	896,2	2,4541	ILAP	210	1075,0	2,0792
SNAS	269	1232,3	4,2088	HPLA	201	987,6	2,1428
LOCT	305	1358,7	6,9187	PCOR	200	911,0	3,1219
LAMB	214	1822,0	5,6348	BLIM	206	1142,9	2,1592
LLAC	208	1259,2	4,6179	HEDE	203	753,5	1,7518
CINS	204	823,7	1,8043	HLIT	219	1582,1	4,9964
CNAG		806,1		HYPO	205	5009,5	6,2880
CMOD	222	1114,2	5,8122	MACU	202	4789,3	15,4032
PSCR	208	1450,1	6,0109	RASP	345	1338,5	3,1985
HMAL	200	2445,2	10,4093	LORI	200	2964,4	6,8816
RVUL	382	1138,4	3,7058	LPLA	209	3197,1	10,6109
APIR		1051,4		LOCH	154	2812,0	10,5023
AAFI	291	971,0	3,6826	GPAP	229	2032,0	6,5897
PTOR	203	766,1	4,1059	PSQU	212	521,6	5,1757
GCAR	208	2785,5	14,2010	CJEN	204	427,4	4,6643

Tabela XIII. Diâmetro médio de ovócitos em vitelogênese final e freqüência de espécie por classe de diâmetro para teleósteos do rio Paraná (N=número de espécies, n=tamanho da amostra; x=média; sx=erro padrão; min=menor valor; max=maior valor).

Grupo taxonômico	diâmetro médio						classes / diâmetro			
	N	n	x	sx	min	max	1	2	3	4
CHARACOIDEI	28	6156	1200,9	15,3059	731,2	2445,2	9	13	4	2
Characidae	8	1742	1005,2	24,0840	731,2	1545,9	4	3	1	
Serrasalminidae	3	597	1846,6	75,5763	1675,5	2031,5			2	1
Anostomidae	8	2107	1167,6	25,4368	896,2	1822,0	1	6	1	
Curimatidae	3	426	975,1	472437	823,7	1114,2	2	1		
Prochilodontidae	1	208	1450,1	100,5463				1		
Erythrinidae	1	200	2445,2	172,9018						1
Cynodontidae	1	382	1138,4	58,2456				1		
Parodontidae	3	494	886,8	39,8990	766,1	971,0	2	1		
GYMNOTOIDEI	5	1005	2055,0	64,8230	1467,3	2785,5		1	2	2
Gymnotidae	1	208	2785,5	193,1397						1
Sternopygidae	2	394	1712,0	86,2493	1467,3	1947,6		1	1	
Apteronotidae	1	204	1956,1	136,9544					1	
Rhanphichthyidae	1	199	2073,6	146,9936						1
SILUROIDEI	22	4614	1703,2	25,0742	636,2	5009,5	8	5	4	5
Doradidae	3	623	904,6	36,2420	805,4	1056,1	2	1		
Auchenipteridae	2	413	1464,5	72,0633	1315,9	1615,3		1	1	
Ageneiosidae	2	406	1793,5	89,0099	1743,2	1849,5			2	
Pimelodidae	7	1435	914,5	24,1411	636,2	1142,9	5	2		
Hypophthalmidae	1	203	753,5	52,8853			1			
Callichthyidae	1	219	1582,1	106,9084					1	
Loricariidae	6	1315	3156,1	87,0338	1338,5	5009,5		1		5
PERCOIDEI	2	411	1305,9	64,4153	521,6	2032,0	1			1
Cichlidae	1	229	2032,0	134,2783						1
Sciaenidae	1	212	521,6	35,8236			1			
SOLEOIDEI										
Soleidae	1	204	427,4	29,9240			1			

classes de diâmetros: 1 = <1000 um; 2 = 1000 a 1500 um; 3 = 1500 a 2000 um; 4 = >2000 um.

Tabela XIV. Análise de covariância aplicada às variáveis quali e quantitativas aferidas durante o desenvolvimento do folículo ovariano (variável dependente = diâmetro dos ovócitos).

variável	Estatística F	Nível de significância
Abundância de vesículas	9,014	0,000
Espessura da camada granulosa	0,248	0,623
Deposição inicial de vesículas	11,373	0,000
Estriação	0,367	0,550
Forma das vesículas	5,440	0,003
Granulação da cls. da granulosa	15,588	0,000
Diâmetro dos grânulos de vitelo	6,580	0,016
Deposição inicial de grânulos de vitelo	0,427	0,736
Diâmetro do nucléolo	0,031	0,862
Posição do núcleo das cls. da granulosa	14,734	0,000
Número de nucléolos	0,016	0,901
Diâmetro das vesículas	0,031	0,861
Espessura da radiata	0,301	0,588

Tabela XV. Análise de regressão múltipla aplicada às variáveis quantitativas aferidas durante o desenvolvimento do folículo ovariano (variável dependente = diâmetro dos ovócitos).

variável	coeficiente	erro padrão	estatística t	nível de significância
constante	-480,748	598,384	-0,803	0,426
Espessura da camada granulosa	4,470	3,802	1,176	0,245
Diâmetro dos grânulos de vitelo	80,448	12,684	6,353	0,000
Diâmetro do nucléolo	-108,383	76,728	-1,413	0,164
Número de nucléolos	30,623	12,627	2,425	0,019
Diâmetro das vesículas	-14,922	10,441	-1,429	0,159
Espessura da radiata	39,543	21,351	1,852	0,070

Análise de variância

Fonte	S.Q.	G.L.	Q.M	F	P
regressão	0,290791.10 ⁸	6	4846524.483	14,348	0,000
resíduo	0,168888.10 ⁸	50	337776.896		

Tabela XVI. Matriz de correlação de Pearson aplicada às variáveis quantitativas aferidas durante o desenvolvimento do folículo ovariano.

	CG	DN	NUM	OV	DV	ZR	GV
CG	1,000						
DN	-0,267	1,000					
NUM	0,319	-0,520	1,000				
OV	0,314	-0,121	0,332	1,000			
DV	0,048	0,123	0,065	0,386	1,000		
ZR	-0,276	0,153	-0,067	0,221	0,183	1,000	
GV	0,173	0,241	-0,017	0,674	0,645	0,179	1,000

CG = Espessura da camada granulosa; DN = Diâmetro do nucléolo;

NUM = Número de nucléolos; OV = Diâmetro dos ovócitos;

DV = Diâmetro das vesículas; ZR = Espessura da radiata;

GV = Diâmetro dos grânulos de vitelo

no. de observações = 57

$r_c = \pm 0,26$

Tabela XVII. Tipo de desenvolvimento ovocitário e tipo provável de desova de espécies de teleosteos do rio Paraná.

ESPÉCIE	Desenvolvimento ovocitário	Tipo de desova
<i>A. bimaculatus</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>A. fasciatus</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>M. intermedia</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>A. lacustris</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>B. orbignyana</i>	assincrônico acumulativo	total
<i>S. maxillosus</i>	assincrônico acumulativo	total
<i>R. paranensis</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>S. marginatus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>S. spilopleura</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>L. friderici</i>	assincrônico acumulativo	total
<i>S. borelli</i>	assincrônico acumulativo	total
<i>L. ambliorhynchus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>C. insculpta</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>C. nagelli</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>P. scrofa</i>	assincrônico acumulativo	total
<i>H. malabaricus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>A. piracicabae</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>G. carapo</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>E. virescens</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>Apteronotus</i> sp	sincrônico em grupos	parcelada
<i>R. rostratus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>P. granulatus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>R. d'orbignyi</i>	assincrônico acumulativo	?
<i>T. paraguayensis</i>	assincrônico acumulativo	parcelada
<i>A. nuchalis</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>P. galeatus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>A. ucayalensis</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>P. maculatus</i>	sincrônico em grupos	parcelada ¹
<i>I. labrosus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>H. edentatus</i>	sincrônico em grupos	parcelada ²
<i>H. littorale</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>Hypostomus</i> sp	sincrônico em grupos	total
<i>R. aspera</i>	assincrônico acumulativo	total ³
<i>Loricaria</i> sp	sincrônico em grupos	parcelada
<i>M. aculeatus</i>	sincrônico em grupos	total
<i>L. platymetopon</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>Loricarichthys</i> sp	sincrônico em grupos	parcelada
<i>G. pappaterra</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>P. squamosissimus</i>	sincrônico em grupos	parcelada
<i>C. jenynsii</i>	sincrônico em grupos	parcelada

1. GODINHO et al. (1977)

2. BENEDITO-CECILIO (1989)

3. AGOSTINHO (1987)

Tabela XVIII. Variações dos componentes do folículo ovariano, abordados neste estudo para 57 espécies de teleosteos do rio Paraná (*=variáveis quantitativas transformadas em qualitativas; ESP=ver anexo I).

ESP	OVD*	NUM*	NUD*	VED*	VEP	VEF	VEA	CGE*	CGN	CGG	ZRE*	ZRS	GVD*	GVP
ABIM	1	3	1	1	1	3	1	1	1	1	1	2	1	1
AFAS	1	2	1	1	1	3	1	2	1	1	2	2	1	1
MINT	1	2	2	1	1	3	2	1	1	1	2	1	2	4
GKNE	2	3	3	2	2	1	2	1	1	1	3	1	2	4
ALAC	2	1	3	3	2	1	3	2	1	1	2	2	2	3
SMAX	2	3	2	1	1	4	1	2	1	1	4	1	1	1
RPAR	1	1	3	2	2	1	2	2	2	2	2	2	3	3
SMAR	3	1	4	3	1	1	2	2	1	1	4	2	3	2
SSPI	4	1	4	2	1	1	2	2	1	1	4	2	3	2
SNAT	3	1	4	2	5	1	2	2	1	2	3	2	3	2
LFRI	2	1	4	1	1	3	1	1	1	1	3	1	1	1
LOBT	2	3	3	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
LVIT	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1
SBOL	1	1	3	1	1	3	1	1	1	1	2	1	1	4
SNAB	2	2	1	1	2	1	1	4	2	6	4	1	1	4
LOCT	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	3	2	2	1
LAMB	3	2	2	3	2	1	1	2	1	1	4	2	2	1
LLAC	2	2	3	2	2	1	1	1	1	1	3	2	2	4
SINS	1	2	2	1	1	3	2	1	1	1	2	1	1	1
CNAG	1	2	1	1	1	3	1	1	1	1	2	1	1	1
CMOD	2	2	1	1	1	3	1	2	1	1	3	2	1	1
PSCR	2	3	1	1	1	4	1	1	1	1	4	1	1	1
HMAL	4	2	3	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2
RVUL	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	4
AAF1	1	3	1	1	1	3	2	1	1	1	2	2	1	4
AAFp	2	3	2	1	1	1	1	4	2	6	4	2	1	2
PTOR	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	3	1	1	4
GCAR	4	3	1	3	1	2	3	1	1	1	2	1	3	3
ETRI	2	3	1	3	3	2	3	2	2	3	3	2	2	3
EVIR	3	3	1	3	3	2	3	3	2	5	3	2	2	3
APTE	3	3	1	3	3	2	3	2	2	4	3	2	3	3
RROS	4	3	1	3	2	1	3	3	2	4	3	2	2	3
PGRA	2	3	1	1	1	4	2	5	2	6	1	1	1	1
RDOR	1	3	2	1	1	4	1	5	2	6	1	1	1	1
TPAR	1	2	1	1	1	4	2	5	2	6	1	1	1	4
ANUC	2	3	1	3	1	1	1	5	2	6	1	1	2	3
PGAL	3	3	1	3	1	1	2	5	2	6	1	1	2	3
AUCA	3	3	3	1	1	1	1	5	2	6	1	1	2	4
AVAL	3	3	1	1	1	1	1	5	2	6	1	1	2	3
PMAC	1	3	2	1	1	4	1	4	1	6	1	1	1	1
PIME	1	2	3	1	1	4	1	5	2	6	1	1	2	1

continua

Tabela XVIII (continuação)

ESP	OVD*	NUM*	NUD*	VED*	VEP	VEF	VEA	CGE*	CGN	CGG	ZRE*	ZRS	GVD*	GVP
ILA1	1	2	2	1	1	4	1	4	2	6	1	1	1	1
ILAp	2	3	2	1	1	4	1	4	2	6	2	1	1	1
HPLA	1	2	3	1	1	4	1	4	2	6	1	1	1	1
PCOR	1	2	3	1	1	4	1	4	2	6	1	1	1	1
SLIM	2	2	2	1	1	3	1	4	2	6	1	2	1	1
HEDE	1	2	2	1	1	4	1	5	2	6	1	1	1	1
HLIT	3	3	2	3	2	1	3	4	3	3	2	2	2	3
HYPO	4	3	1	2	1	1	1	5	2	3	2	2	2	4
MACU	4	3	1	1	1	3	2	5	2	4	2	2	3	4
RASP	2	2	3	1	1	1	1	5	2	6	2	2	1	1
LORI	4	2	1	3	1	1	3	5	2	4	4	2	3	4
LPLA	4	2	2	2	1	1	3	5	2	3	4	2	2	4
LOCH	4	1	2	2	1	1	3	5	2	4	4	2	2	4
GPAP	4	1	1	2	1	1	1	3	1	2	2	2	3	1
PSQU	1	1	1	2	4	1	3	1	1	1	1	1	1	1
CJEN	1	1	1	1	4	1	3	3	2	6	1	1	2	1

OVD* = diâmetro médio de ovócitos, onde 1 = < 1000 um (pequenos); 2 = 1000 a 1500 um (médios); 3 = 1500 a 2000 um e 4 = > 2000 (grandes); NUN* = número médio de nucléolos, onde 1 = < 20 (reduzido); 2 = 20 a 30 (moderado) e 3 = > 30 (abundante); NUD* = diâmetro médio de nucléolos, onde 1 = < 4 (muito pequeno); 2 = 4 a 5 (pequeno); 3 = 5 a 6 (intermediário) e 4 = > 6 (grande); VED* = diâmetro médio de vesículas, onde 1 = > 10 um (pequeno); 2 = 10 a 20 um (intermediário) e 3 = > 20 um (grande); VEP = local de início de deposição de vesículas; VEF = forma das vesículas; VEA = abundância das vesículas; CGE* = espessura média da camada granulosa, onde 1 = < 2,5 um (muito delgada); 2 = 2,5 a 5,0 um (delgada); 3 = 5,0 a 10 um (média); 4 = 10 a 20 um (espessa) e 5 = > 20 um (muito espessa); CGN = posição do núcleo das células da granulosa; CGG = tipo de granulação das células da granulosa; ZRE* = espessura média da zona radiata, onde 1 = > 2,9 um (muito delgada); 2 = 2,9 a 5,8 (delgada); 3 = 5,8 a 8,7 (média) e 4 = > 8,7 (espessa); ZRS = estriações evidentes ou não da zona radiata; GVD* = diâmetro médio de grânulos de vitelo, onde 1 = < 15 um (finos); 2 = 15 a 30 um (médios) e 3 = > 30 um (grosseiros); GVP = local de deposição inicial de grânulos de vitelo.

Anexo

ANEXO 1

CÓDIGO	ESPECIFICAÇÃO	NOME POPULAR
CLASSE OSTEICHTHYES		
Sub-classe ACTINOPTERYGII		
Ordem CLUPEIFORMES		
CLUPE	Sub-Ordem CLUPEOIDEI	
Engr	Família ENGRAULIDAE	
LOLI	<i>Lycengraulis olidus</i> (GUENTHER, 1874)	"manjubinha"
Ordem CHARACIFORMES		
CHARAC	Sub-ordem CHARACOIDEI	
Char	Família CHARACIDAE	
Sub-família TETRAGONOPTERINAE		
ABIM	<i>Astyanax bimaculatus</i> (LINNAEUS, 1758)	"tambú"
AFAS	<i>Astyanax fasciatus</i> (CUVIER, 1819)	"lambari-do-rabo-vermelho"
MINT	<i>Moenkhausia intermedia</i> EIGENMANN, 1908	"pequi"
Sub-família ACESTORRHYNCHINAE		
ALAC	<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (REINHARDT, 1874)	"peixe-cachorro"
Sub-família CYNOPOTAMINAE		
GKNE	<i>Galeocharax knerii</i> (STEINDACHNER, 1879)	"peixe-cadela"
Sub-família CHARACINAE		
RPAR	<i>Roeboides paranensis</i> PIGNALBERI, 1975	"dentudo"
Sub-família SALMININAE		
SMAX	<i>Salminus maxillosus</i> VALENCIENNES, 1840	"dourado"
Sub-família BRYCONINAE		
BORB	<i>Brycon orbignyanus</i> (VALENCIENNES, 1849)	"piracanjuba"
Serr	Família SERRASALMIDAE	
Sub-família SERRASALMINAE		
SMAR	<i>Serrasalmus marginatus</i> VALENCIENNES, 1847	"piranha"
SNAT	<i>Serrasalmus nattereri</i> (KNER, 1860)	"piranha"
SSPI	<i>Serrasalmus spilopleura</i> KNER, 1860	"piranha"
Anos	Família ANOSTOMIDAE	
LVIT	<i>Leporellus vittatus</i> (VALENCIENNES, 1849)	"solteira"
LAMB	<i>Leporinus amblyrhynchus</i> BRITSKI & GARAVELLO, 1987	"canivete"
LFRI	<i>Leporinus friderici</i> (BLOCH, 1794)	"piauí"
LLAC	<i>Leporinus lacustris</i> CAMPOS, 1945	"corró"
LOBT	<i>Leporinus obtusidens</i> (VALENCIENNES, 1847)	"piauí"
LOCT	<i>Leporinus octofasciatus</i> STEINDACHNER, 1917	"ferreirinha"
SBOL	<i>Schizodon borellii</i> (BOULENGER, 1895)	"piava"
SNAS	<i>Schizodon nasutus</i> KNER, 1859	"ximborê"
Cur	Família CURIMATIDAE	
CINS	<i>Curimata insculpta</i> (FERNANDES-YEPEZ, 1948)	"saguiú"
CMOD	<i>Curimata cf modesta</i> (CAMPOS & FERNANDEZ-YEPEZ, 1948)	"saguiú"
CNAG	<i>Curimata nagelii</i> (STEINDACHNER, 1881)	"saguiú"
Proc	Família PROCHILODONTIDAE	
PSCR	<i>Prochilodus scrofa</i> STEINDACHNER, 1882	"curimba"
Eryt	Família ERYTHRINIDAE	
HMAL	<i>Hoplias malabaricus</i> (BLOCH, 1794)	"traíra"
Cyno	Família CYNODONTIDAE	
RVUL	<i>Rhaphiodon vulpinus</i> AGASSIZ, 1829	"dourado-cachorro"

continua

continuação

Paro	Família PARODONTIDAE	
AAFI	<i>Apareiodon affinis</i> (STEINDACHNER, 1879)	"canivete"
APIR	<i>Apareiodon piracicabae</i> (EIGENMANN, 1907)	"canivete"
PTOR	<i>Parodon tortuosus</i> EIGENMANN & NORRIS, 1900	"canivete"
Ordem SILURIFORMES		
GYMNOT	Sub-ordem GYMNOTOIDEI	
Gymn	Família GYMNOTIDAE	
GCAR	<i>Gymnotus carapo</i> LINNAEUS, 1758	"morenita"
Ster	Família STERNOPYGIDAE	
ETRI	<i>Eigenmannia trilineata</i> (LOPEZ & CASTELLO, 1966)	"tuvira"
EVIR	<i>Eigenmannia virescens</i> (VALENCIENNES, 1847)	"tuvira"
Apte	Família APTERONOTIDAE	
APTE	<i>Apteronotus</i> sp	"itui-cavalo"
Rham	Família RHAMPHICHTHYIDAE	
RROS	<i>Rhamphichthys rostratus</i> (LINNAEUS, 1766)	"peixe-espada"
SILUR	Sub-ordem SILUROIDEI	
Dora	Família DORADIDAE	
PGRA	<i>Pterodoras granulosus</i> (VALENCIENNES, 1833)	"armado"
RDOR	<i>Rhinodoras d'orbignyi</i> KROEYER, 1855	"armado"
TPAR	<i>Trachydoras paraguayensis</i> (EIGENMANN & WARD, 1907)	"armadinho"
Auch	Família AUCHENIPTERIDAE	
ANUC	<i>Auchenipterus nuchalis</i> (SPIX, 1829)	"surumanha"
PGAL	<i>Parauchenipterus galeatus</i> (LINNAEUS, 1766)	"cangati"
Agen	Família AGENEIOSIDAE	
AUCA	<i>Ageneiosus ucayalensis</i> CASTELNAU, 1855	"manduvê"
AVAL	<i>Ageneiosus valenciennesi</i> BLEEKER, 1864	"manduvê"
Pime	Família PIMELODIDAE	
Sub-família PIMELODINAE		
ILAB	<i>Iheringichthys labrosus</i> (KROEYER, 1874)	"mandi"
PIME	<i>Pimelodella</i> sp	"chorão"
PMAC	<i>Pimelodus maculatus</i> LACÉPEDE, 1803	"mandi"
PZUN	<i>Pseudopimelodus zungaro</i> (HUMBOLD, 1833)	"bagre-sapo"
Sub-família SORUBIMINAE		
HPLA	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (VALENCIENNES, 1840)	"jurupoca"
PCOR	<i>Pseudoplatystoma coruscans</i> (AGASSIZ, 1829)	"pintado"
SLIM	<i>Sorubim cf lima</i> (SCHNEIDER, 1801)	"chinelo"
Hypo	Família HYPOPHthalmIDAE	
HEDE	<i>Hypophthalmus edentatus</i> SPIX, 1829	"mapará"
Call	Família CALLICHTHYIDAE	
HLIT	<i>Hoplosternum littorale</i> (HANCOCK, 1828)	"tamboatá"
Lori	Família LORICARIIDAE	
Sub-família PLECOSTOMINAE		
HYPO	<i>Hypostomus</i> sp	"cascudo"
MACU	<i>Megalancistrus aculeatus</i> (PERUGIA, 1891)	"cascudo-abacaxi"
Sub-família NEOPLECOSTOMINAE		
RASP	<i>Rhinelepis aspera</i> AGASSIZ, 1829	"cascudo-preto"
Sub-família LORICARIINAE		
LORI	<i>Loricaria</i> sp	"cascudo-chinelo"
LOCH	<i>Loricariichthys</i> sp	"cascudo-chinelo"
LPLA	<i>Loricariichthys platymetopon</i> ISBRUCKER & NIJSSEM, 1979	"cascudo-chinelo"

continua

continuação

Super-Ordem ACANTHOPTERYGII		
Ordem PERCIFORMES		
PERC	Sub-Ordem PERCOIDEI	
Scia	Família SCIAENIDAE	
PSQU	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (HECKEL, 1840)	"curvina"
Cich	Família CICHLIDAE	
CNIE	<i>Crenicichla niederteinii</i> (HOLMBERG, 1891)	"joaninha"
GPAP	<i>Geophagus pappaterra</i> HECKEL, 1840	"cará"
Ordem PLEURONECTIFORMES		
SOLE	Sub-Ordem SOLEOIDEI	
Sole	Família SOLEIDAE	
CJEN	<i>Catathyridium jenynsii</i>	"linguado"