

Fatores ambientais e reprodução dos peixes

Environmental factors and fish reproduction

Cristiéle da Silva Ribeiro*, **Renata Guimarães Moreira**

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Resumo. A fisiologia da reprodução de peixes é um vasto campo científico que aborda um conjunto de processos fisiológicos essenciais para a reprodução, da fertilização do ovo ao comportamento sexual e de desova. Estes processos são modulados diretamente por fatores ambientais que podem direta ou indiretamente determinar o sucesso reprodutivo de uma espécie.

Palavras-chave. *Reprodução de peixes, temperatura, fotoperíodo, mudanças climáticas.*

Abstract. Reproductive physiology of fish is a vast scientific field, which addresses a set of physiological processes essential for reproduction, from egg fertilization to sexual behavior and spawning. These processes are directly modulated by environmental factors which may directly or indirectly determine the reproductive success of a species.

Keywords. *Fish reproduction, temperature, photoperiod, climate changes.*

Os processos fisiológicos envolvidos na reprodução de peixes incluem a diferenciação das gônadas, gametogênese, liberação de gametas fertilização e eclosão dos ovos. Todos estes eventos da cascata reprodutiva são controlados por inúmeros fatores endócrinos ao longo do eixo Hipotálamo-Hipófise-Gônadas. Esses eventos também interagem com outras importantes funções fisiológicas, como nutrição, crescimento (Izquierdo e col., 2001) osmorregulação (Haffray e col., 1995; Le François e Blier, 2003) e respostas a fatores de estresse (Schreck e col., 2001). Além disso, fatores abióticos podem interferir diretamente em todas as fases do processo reprodutivo (figura 1), agindo individualmente, como por exemplo, a temperatura reduzida em fossas marinhas, ou combinados, como a mudança em parâmetros da oxigenação da água em consequência da diminuição de temperatura no mesmo ambiente (Cossins e Crawford, 2005).

Os fatores abióticos podem agir (ou agem) como desencadeadores da reprodução. Sendo assim, é possível afirmar que certas mudanças ambientais podem delimitar o período e o sucesso reprodutivo na maioria dos peixes (Vazzoler, 1996). Tecidos e órgãos específicos do sistema sensorial captam e traduzem sinais sazonais em mensagens neuronais ou neurendócrinas transmitidas ao hipotálamo (Korf, 2006).

A influência humana nos sistemas naturais tem aumentado continuamente, justificando a importância de investigar os aspectos antrópicos que causam estresse em animais em seus sistemas naturais. No ambiente aquático, as ações antrópicas são muito evidentes, levando os organismos muitas vezes a ficarem expostos a efeitos sutis que provocam consequências imprevisíveis. Neste sentido a presente revisão objetiva levantar e explorar os princi-

pais fatores abióticos e seus efeitos sobre a reprodução de peixes como forma de extrapolar estas relações para novos patamares em situações ligadas às mudanças climáticas.

Fotoperíodo

Alguns autores afirmam que o fotoperíodo é o sinal principal e mais livre de interferência para a sincronização da reprodução em teleósteos, agindo como um *zeitgeber* (ciclos ambientais; denominação amplamente utilizada em cronobiologia) claro-escuro principalmente em animais de clima temperado (Migaud e col., 2010). Esta regulação, porém, é altamente variável entre espécies e ao longo da gametogênese, fazendo com que seja necessário pelo menos 12 meses ou 2 ciclos reprodutivos de observações em condições constantes de fotoperíodo, temperatura, salinidade entre outras variáveis para que se possa afirmar algo sobre sincronização endógena (Gwinner, 1986). Isso torna os desenhos experimentais específicos no estudo da sincronização da reprodução em peixes extremamente onerosos.

Desde a década de 80 sabe-se que a temperatura e fotoperíodo afetam a secreção e capacidade de resposta de órgãos-alvo aos hormônios gonadotrópicos (hormônio luteinizante - LH e hormônio folículo-estimulante - FSH), tanto em peixes de clima temperado quanto tropical (Baggerman 1990; Fraile e col., 1994). Nas espécies de regiões temperadas que desovam na primavera ou início do verão, o crescimento gonadal é estimulado por um fotoperíodo longo, geralmente em combinação com altas temperaturas, como no caso de carpas, já nas espécies que desovam no outono ou início do inverno, o crescimento gonadal é estimulado por uma diminuição do fotoperíodo, como para a maioria dos salmonídeos (Baldisserotto, 2002).

Contato do autor:

cristiele@usp.br

Recebido 10abr2011

Aceito 28fev2012

Publicado 21jun2012

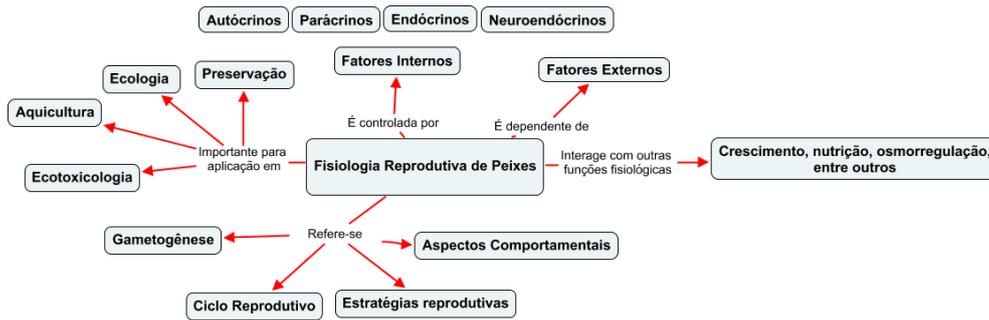


Figura 1- Representação esquemática dos principais componentes de estudos da fisiologia reprodutiva de peixes, modificado de Jalabert, (2008).

O órgão da pineal é o principal órgão responsivo às mudanças de luminosidade atuando como um tradutor fotoendócrino, complementando as funções da retina e outros sistemas sensoriais. Esta glândula contém fotorreceptores extraoculares que funcionam como detectores de luminosidade gerando ciclo circadiano, síntese de prolactina, hormônio de crescimento, pigmentação e outros aspectos endócrinos (Korf, 2006).

Na reprodução a melatonina é reportada como atenuante do desenvolvimento ovariano em condições de dias longos, porém estes efeitos podem ser muito variáveis conforme a espécie e as condições ambientais (Falcon e col., 2003). No desenvolvimento ontogênico observou-se que, em muitas espécies de teleosteos, o órgão da pineal se desenvolve precocemente à retina e outros órgãos sensoriais, sendo então um dos primeiros órgãos de interface dos animais com o ambiente externo (Ekström e Meissl, 1997).

Temperatura

Como ectotérmicos os peixes são geralmente mais ativos quando as temperaturas são mais altas e se encontram dentro dos limites de tolerância da espécie (Lucas e Baras, 2001). Este fator pode modular a ação de hormônios em todos os níveis de controle reprodutivo, especialmente na ovulação e desova (Prötner, 2002).

Algumas espécies de peixes de clima temperado e com alto valor econômico foram, desde a década de 70, testadas nas mais diversas condições de temperatura com o intuito de se estabelecer locais apropriados para a manutenção dos reprodutores adultos. Estes estudos consistiam basicamente na manutenção dos animais e verificações quantitativas e qualitativas do sucesso da gametogênese (taxa de crescimento ovariano e perfil hormonal) e ovulação (número de ovos, taxa de fertilização), processos intimamente relacionados ao sucesso reprodutivo de uma espécie.

Dentre os estudos elucidados acima o salmão, *Salmo salar*, truta *Oncorhynchus mykiss* e a tenca *Tinca tinca* mostraram diferentes estratégias reprodutivas quando os animais foram expostos a temperaturas consideradas fora do limiar de conforto para as espécies em questão. O salmão apresentou queda de cerca de 41% na taxa de ovulação em temperaturas acima de 13°C em comparação

com animais aclimatados a 7°C (Taranger e Hansen, 1993) e uma diminuição significativa dos níveis de vitelogenina em temperaturas abaixo do normal para a espécie (Olin e Decken, 1989). No caso da truta os pesquisadores evidenciaram uma queda significativa na ovulação dos animais em temperaturas abaixo dos 15°C (Pankhurst e col., 1996). Enquanto que para *Tinca tinca* houve um retardado e ausência de crescimento ovariano quando a média da temperatura diária foi inferior a 10 °C (Breton e col., 1980).

Estes resultados demonstram que o sucesso reprodutivo é significativamente prejudicado por fatores abióticos agindo de forma individual, já que todos os outros parâmetros foram isolados nos testes descritos e os autores afirmam que as estritas “janelas de temperatura” ótimas para a reprodução dos animais pode estar intimamente relacionadas à sobrevivência larval.

Para algumas espécies variações do fotoperíodo não alteram o início da primeira maturação sexual e desova, como demonstrado em tilápias. Aparentemente para esta espécie, o fator mais importante para que este processo ocorra é a manutenção de temperaturas entre 28 e 31°C (Baldisserotto, 2002). Além disso, a determinação sexual em peixes tem a temperatura, além da determinação cromossômica, como principal fator desencadeador, sendo que para algumas espécies consideradas como mais sensíveis (Atherinídeos, Poecilídeos, Ciclídeos, *goldfish* e alguns Siluriformes) a razão entre machos e fêmeas diminui com a diminuição da temperatura como consequência da diferenciação ovariana por baixas temperaturas. Na espécie *Paralichthys olivaceus* foram encontradas populações de machos monosexos em temperaturas extremas, enquanto que nas temperaturas intermediárias (ideais para a espécie) observou-se uma razão 1:1 entre machos e fêmeas. A explicação para este processo seria a alta sensibilidade das enzimas do complexo citocromo P450 que convertem andrógenos (testosterona) em estrógenos (estradiol) na via dos hormônios sexuais, hormônios estes de grande importância no desenvolvimento gonadal (Baroiller e D’Cotta, 2001).

Aquecimento Global

A temperatura da superfície terrestre aumentou aproximadamente 0,6°C no último século e as duas décadas passadas foram as mais quentes desde 1891 (Hou-

ghton e col., 2001). O aquecimento da superfície é acelerado pela atividade humana e pode ter consequências drásticas nos processos fisiológicos, afetando, por exemplo, o crescimento, e a reprodução (Prötner, 2002). Neste contexto, vários trabalhos estão sendo realizados com o intuito de elucidar os efeitos do aumento da temperatura sobre a reprodução de peixes nos mais diversos habitats.

Com observações realizadas em *Pomacentrus amboinensis* verificou-se que animais adultos não apresentavam taxas consideráveis de mortalidade a 34°C, porém a 31°C a reprodução era significativamente reduzida e a sobrevivência das larvas praticamente inexistente, sendo este padrão explicado pela reduzida capacidade alostática de gametas e embriões perante mudanças sutis de temperatura de manutenção (Gagliano e col., 2007). Zieba e col., (2010) descrevem desova precoce e maior taxa de sobrevivência da prole em *Lepomis gibbosus* mantidos em temperaturas altas, o que poderia levar ocasionalmente a um processo de explosão demográfica e consequente desequilíbrio ecológico no ambiente natural.

A revisão de Pankhurst e King (2010) descreve os diversos efeitos da elevação da temperatura sobre os mais diversos aspectos reprodutivos de salmonídeos, listando o efeito deletério sobre a produção de esteróides, atraso no processo vitelogênico e consequente diminuição da prole em salmão (*Salmo salar*) além da inibição da espermição em truta (*O. mykiss*), e *Salmo salar* em animais mantidos em cativeiro. Para as populações selvagens os autores discutem que as mudanças ambientais podem causar primariamente uma série de ajustes comportamentais, com consequente mudanças nas distribuições geográficas e extinções locais.

Outros fatores

Peixes tropicais tendem a desovar continuamente ao longo do ano ou apresentam picos associados à estação chuvosa. Por exemplo, em tucunaré, *Eigenmannia virescens*, uma combinação de simulação de chuva, aumento do nível da água e diminuição da condutividade induzem a uma completa gametogênese e desova, fato que não ocorre caso os parâmetros sejam testados individualmente. Para outras espécies tropicais como *Pimelodus maculatus*, *Piaractus mesopotamicus*, *P. macropomum*, *Colossoma macropomum* dentre outras espécies tropicais, a chuva parece ter papel decisivo na maturação final e desova (Baldissarotto, 2002).

Para a ictiofauna marinha a temperatura e a salinidade são dois fatores que agem juntos e têm papel fundamental no período de incubação e eclosão de ovos de muitas espécies. O efeito é mais pronunciado nas espécies que vivem em locais rasos e propensos a mudanças ambientais constantes, já que as mudanças na temperatura podem ampliar ou reduzir a faixa de salinidade de um determinado local (Nissling e col., 2006). Mihelakakis e Kitajima (1994) testaram em laboratório o efeito de 12 salinidades e 6 temperaturas nas mais diversas combinações, sobre vários aspectos de incubação e eclosão de ovos de *Sparus sabra* e encontraram condições ideais de eclosão dos ovos na combinação de temperatura entre 18 e 22°C e

salinidade na faixa de 24 a 38‰.

Uma consequência importante decorrente do aumento da temperatura atmosférica é a mudança de solubilidade dos gases na água, principalmente o oxigênio, que apresenta naturalmente uma redução na sua capacidade de solubilização com a elevação da temperatura (Schmidt-Nielsen, 2002). O trabalho de Wu e col. (2003) demonstra que a exposição à hipóxia pode ser considerada um disruptor endócrino à reprodução em peixes por diminuir a concentração de testosterona, estradiol e hormônio estimulador da tireóide (TSH) em *Cyprinus carpio*, com consequente redução de liberação de gametas, taxa de fertilização e sobrevivência larval.

Os peixes são considerados ótimos modelos para estudos fisiológicos por estarem, na sua maioria, restritos à água e sujeitos às mais diversas alterações que este meio pode oferecer. Além disso, dentre todos os processos fisiológicos, a reprodução, por ser considerada um processo altamente custoso energeticamente e ocorrer somente quando os animais estão situados na zona de conforto, tanto ambiental quanto metabólica, revela-se como um importante modelo de estudo para a compreensão da influência dos fatores ambientais sobre os sistemas biológicos.

Conclusões

Os peixes são considerados ótimos modelos para estudos fisiológicos por estarem, na sua maioria, restritos à água e sujeitos às mais diversas alterações que este meio pode oferecer. Este grupo de animais tem, portanto, problemas fisiológicos específicos ligados às mudanças nas condições da água (incluindo níveis de oxigênio, salinidade, temperatura, poluentes e outros) que podem ter um impacto direto e inevitável em células suscetíveis, tecidos e inevitavelmente em todo animal, já que a água está em contato direto com os fluídos internos dos animais através das brânquias e trato gastrointestinal. Os peixes são também um grupo taxonômico extremamente diverso em termos de número de espécies, formas corporais, estratégias de vida, fisiologia e se encontram distribuídos na maioria dos habitats. Por conta de todas estas particularidades oferecem um grande número de modelos de adaptação, aclimatização e aclimação em exposições a situações naturais e antropogênicas. Além disso, dentre todos os processos fisiológicos, a reprodução, por ser considerada um processo altamente custoso energeticamente, e ocorrer somente quando os animais estão situados na zona de conforto, tanto ambiental quanto metabólica, pode ser um importante modelo de estudo para a compreensão da influência dos fatores ambientais sobre os sistemas biológicos neste e em outros grupos animais.

Agradecimentos

Revista da Biologia pela oportunidade de apresentar esse trabalho, a revisora científica Renata Brandt Nunes pelos comentários e a Fundação de Amparo à pesquisa do estado de São Paulo - FAPESP.

Contribuição dos autores

Ambos os autores contribuíram igualmente para a concepção e redação do artigo.

Referências

- Baggerman, B. (1990). Sticklebacks. In Munro, A. D., Scott, A. P. e Lam, T. J. Reproductive seasonality in Teleosts: Environmental Influences. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Baldisserotto, B. (2002). Fisiologia de Peixes Aplicada à Piscicultura. Santa Maria: UFSM.
- Baroiller, J.F. e D’Cotta, H. (2001). Environmental and sex determination in farmed fish. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 130, 399-409.
- Breton, B., Horoszewic, L., Billard, R. e Bienariz, K., (1980). Temperature and reproduction in tench: Effect a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning II. In: the female. *Reproduction Nutrition Development* 20, 1011-1024.
- Cossins, A.R. e Crawford, D.L. (2005). Fish as models for environmental genomics. *Nature* 6, 324-331.
- Ekström, P. e Meissl, H. (1997). The pineal organ of teleost fishes. *Reviews Fish Biology and Fisheries* 7, 199-284
- Falcon, J., Golthiilf, Y., Coon, S.L. (2003). Genetic, temporal and developmental differences between melatonin rhythm generating systems in the teleost fish pineal organ and retina. *Journal of Neuroendocrinology* 15, 378-382.
- Fraile, B., Sáez, F.J, Vicentini, C.A., Gonzáles, A., De Miguel, M.P. e Paniagua R. (1994). Effects of temperature and photoperiod on the *Gambusia affinis holbrooki* testis during the spermatogenesis period. *Copeia* 1, 216-221.
- Gagliano, M., McCormick, M.I. e Meekan, M.G. (2007). Temperature-induced shifts in selective pressure at a critical developmental transition. *Oecologia* 152, 219-225.
- Gwinner, E. (1986). *Circannual rhythms*. Berlin: Springer Verlag.
- Haffray P., Fostier A., Normant Y., Faure A., Loir M., Jalabert B. e Maisse G. (1995). Impact of sea water rearing or freshwater transfer on final maturation and gamete quality in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquatic Living Resources* 8, 135-145.
- Houghton, J.E.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguier, M., Van-Der-Linden, P.J., Maskell, K. e Johnson, C.A. (2001). *Climate change: The scientific basis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Izquierdo M.S., Fernandez-Palacios, H. e Tacon, A.G.J. (2001). - Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture* 197, 25-42.
- Jalabert, B. (2008). An overview of 30 years of international research in some selected fields of the *reproductive physiology of fish*. *Cybio* 32, 7-13.
- Korf, H.M. (2006). The pineal organ. In: Reinecke, M., Zaccane, G., Kapoor, B.G. (eds). *Fish Endocrinology*. Vol 2. USA: Science Publishers.
- Le François, N.R. e Blier, P.U. (2003). Reproductive events and associated reduction in the seawater adaptability of brook charr (*Salvelinus fontinalis*): Evaluation of gill metabolic adjustments. *Aquatic Living Resources* 16, 69-76.
- Lucas, M.C., Baras, E. (2001). *Migration of freshwater fishes*. Malden: Blackwell Science.
- Migaud, H., Davie, A. e Taylor, J.F. (2010). Current knowledge on the photoneuroendocrine regulation of reproduction in temperate fish species. *Journal of Fish Biology* 76, 27-68.
- Mihelakakis, A. e Kitajima, C. (1994). Effects of salinity and temperature on incubation period, hatching rate and morphogenesis of the silver seabream *Sparus sarba* (Forsk., 1775). *Aquaculture* 126, 361-371.
- Nissling, A., Johansson, U. e Jacobsson, M. (2006). Effects of salinity and temperature conditions on the reproductive success of turbot (*Scophthalmus maximus*) in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 80, 230-238.
- Olin, T. e Decken V.D. (1989). Vitellogenin synthesis in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) at different acclimation temperatures. *Aquaculture* 79, 397-402.
- Pankhurst, N.W. e King, H.R. (2010). Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture. *Journal of Fish Biology* 76, 69-85.
- Pankhurst, N. W., Purser, G. J., Van Der Kraak, G., Thomas, P. M. e Forteach, G. N. R. (1996). Effect of holding temperature on ovulation, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and *in vitro* ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 146, 277-290.
- Prötner, H.O. (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 132, 739-761.
- Schimdt-Nielsen, K. (2002). *Fisiologia Animal, Adaptação e Meio ambiente*. Editora Santos.
- Schreck, C.B., Contreras-Sanchez, W. e Fitzpatrick, M.S. (2001). Effects of stress on fish reproduction, gamete quality and progeny. *Aquaculture* 197, 3-24.
- Taranger, G. L., Vikingstad, E., Klenke, U., Mayer, I., Stefansson, S. O., Norberg, B., Hansen, T., Zohar, Y. e Andersson, E. (2003). Effects of photoperiod, temperature and GnRH treatment on the reproductive physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) broodstock. *Fish Physiology and Biochemistry A* 28, 403-406.
- Vazzoler, A.E.A.M (1996). *Biologia da Reprodução de Peixes Teleosteos: teoria a prática*. Maringá: EDUEM.
- Wu, R.S.S., B.S. Zhou, D.J. Randall, N.Y.S. Woo and P.K.S e Lam 2003. Aquatic Hypoxia is an endocrine disruptor and impairs fish reproduction. *Environmental Science Technology* 37, 1137-1147.
- Zieba, G., Fox, M.G. e Copp, G.H. (2010). The effect of elevated temperature on spawning of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Europe. *Journal of Fish Biology* 77, 1850-1855.