

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DE MINAS GERAIS

Programa de Pós-graduação em Zoologia de Vertebrados

**MORFOLOGIA COMPARATIVA DA ESTRUTURA GONADAL
RELACIONADA ÀS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM SEIS ESPÉCIES
DE PEIXES SILURIFORMES DA BACIA DO RIO SÃO FRANCISCO**

Rafael Magno Costa Melo

BELO HORIZONTE

2010

Rafael Magno Costa Melo

**MORFOLOGIA COMPARATIVA DA ESTRUTURA GONADAL
RELACIONADA ÀS ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS EM SEIS ESPÉCIES
DE PEIXES SILURIFORMES DA BACIA DO RIO SÃO FRANCISCO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós
Graduação em Zoologia de Vertebrados da
PUC Minas, como requisito parcial para
obtenção do grau de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Nilo Bazzoli

BELO HORIZONTE-MG

2010

FICHA CATALOGRÁFICA

Elaborada pela Biblioteca da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais

M528m Melo, Rafael Magno Costa
Morfologia comparativa da estrutura gonadal relacionada às estratégias reprodutivas em seis espécies de peixes siluriformes da Bacia do Rio São Francisco / Rafael Magno Costa Melo. Belo Horizonte, 2010.
55f. : il.

Orientador: Nilo Bazzoli
Dissertação (Mestrado) – Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Zoologia de Vertebrados.

1. Morfologia. 2. Bagre (Peixe) - São Francisco, Rio. 3. Gônadas. 4. Inseminação. 5. Reprodução. I. Bazzoli, Nilo. II. Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Zoologia de Vertebrados. III. Título.

CDU: 597.5

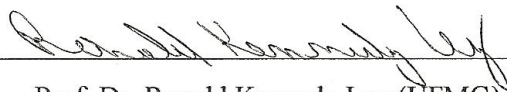
“Morfologia comparativa da estrutura gonadal relacionada às estratégias reprodutivas em seis espécies de peixes siluriformes da bacia do rio São Francisco”

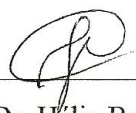
Rafael Magno Costa Melo

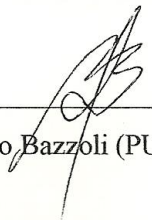
Defesa de Dissertação em 23/03/2010

Resultado: *aprovada*

Banca Examinadora:


Prof. Dr. Ronald Kennedy Luz (UFMG)


Prof. Dr. Hélio Batista Santos (UFSJ)


Prof. Dr. Nilo Bazzoli (PUC Minas - Orientador)

Essa dissertação foi desenvolvida no Laboratório de Ictiologia do Programa de Pós Graduação em Zoologia de Vertebrados da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, sob orientação do Prof. Dr. Nilo Bazzoli e com apoio das seguintes instituições:

- Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES);
- Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq);
- Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG);
- Companhia de Desenvolvimento dos Vales do São Francisco e do Parnaíba (CODEVASF).

AGRADECIMENTOS

- Ao Dr. Nilo Bazzoli, pela precisa orientação, ensinamentos, amizade e crescimento profissional proporcionado ao longo dos anos;
- Aos pesquisadores Dr. Yoshimi Sato, Dr. Fábio Pereira Arantes, Dra. Elizete Rizzo e Dr. José Enemir dos Santos, pela colaboração e contribuição ao trabalho;
- Ao Rogério, pela confecção das lâminas histológicas e companheirismo;
- Aos técnicos da CODEVASF e pescadores de Três Marias, pela coleta dos peixes;
- Aos amigos do Mestrado em Zoologia: Pedro, Alessandro, Yuri, Felipe, Paulo, Vanderlei, Lorena, Alex, Adriano, Luis Salvador, André, Rafael Zeferino, Vinícius, Bianco, Diego e demais amigos;
- Aos professores e funcionários do Mestrado em Zoologia, pela verdadeira transmissão do conhecimento;
- À Marina, pelo amor, paz e tranquilidade neste momento da minha vida;
- À minha família e amigos, pelo constante apoio e incentivo profissional;
- Aos peixes, pela permanente inquietação intelectual.

RESUMO

A relação entre a morfologia gonadal e as estratégias reprodutivas foi investigada através de análises macro e microscópicas de 151 gônadas de peixes pertencentes a seis espécies e quatro famílias da ordem Siluriformes. A morfologia reprodutiva das espécies analisadas exibiu características distintas, porém permitiu agrupamentos de acordo com as estratégias reprodutivas, como migradores, não migradores guardadores e inseminador interno. Os migradores reprodutivos de longa distância, *Pseudoplatystoma corruscans* e *Conorhynchus conirostris*, caracterizam-se pelo grande tamanho corporal, pequenas franjas testiculares filiformes, ausência de secreção testicular e estruturas acessórias, pequeno diâmetro dos ovócitos vitelogênicos, zona pelúcida delgada e células foliculares cúbicas. O migrador de curta distância, *Pimelodus maculatus*, diferencia-se morfologicamente dos demais migradores por apresentar franjas testiculares filiformes mais longas e secreção testicular. Os não migradores guardadores, *Lophiosilurus alexandri* e *Rhinelepis aspera*, apresentam tamanho corporal mediano, projeções testiculares não filiformes, secreção homogênea produzida na região caudal dos testículos, grande diâmetro dos ovócitos vitelogênicos e células foliculares prismáticas. O aparelho reprodutor mais especializado foi verificado no inseminador interno *Trachelyopterus galeatus*, que possui vesícula seminal acessória ao testículo, espermatozóides com núcleo alongado que formam compactos pacotes de espermatozeugma e epitélio lamelar ovariano com funções armazenadora e secretora. As características morfológicas do sistema reprodutor dos Siluriformes analisados apresentaram uma clara influência do tipo de inseminação e das estratégias reprodutivas das espécies.

Palavras chaves: morfologia gonadal; secreção; espermatozeugma; tipo de inseminação; estratégia reprodutiva.

ABSTRACT

The relationship among the morphology of the reproductive apparatus and the reproductive strategies of six Neotropical catfishes was studied through macro and microscopic analyses of 151 gonads. The reproductive apparatus of the examined Siluriformes showed diversified characteristics, but allowed their grouping according to the reproductive strategies as migratory, non-migratory keepers and internal inseminating. The great reproductive migratory *Pseudoplatystoma corruscans* and *Conorhynchus conirostris* are characterised by small filiform testicular fringes, absence of testicular secretion, small diameter of the vitellogenic oocytes, thin zona radiata and cubic follicular cells. The short distance migratory *Pimelodus maculatus* is morphologically distinct from the other migratory catfishes due to the presence of longer filiform testicular fringes and testicular secretion. The non-migratory keepers *Lophiosilurus alexandri* and *Rhinelepis aspera* present non-filiform testicular projections, homogeneous testicular secretion, large diameter of the vitellogenic oocytes and prismatic follicular cells. The most specialized reproductive apparatus was observed in the internal inseminating *Trachelyopterus galeatus* which presents a seminal vesicle accessory to the testes, spermatozoa with elongated nuclei that form spermatozeugmata and ovarian lamellar epithelium with storage and secretory functions. The morphology of the reproductive apparatus of the Neotropical catfishes studied presented a clear influence of the insemination type and of the reproductive strategies of the species.

Keywords: gonad morphology; secretion; spermatozeugmata; insemination type; reproductive strategy.

LISTA DE FIGURAS

Página

Figura 1: Características macroscópicas de testículos maduros dos Siluriformes capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.....	36-37
Figura 2: Secções transversais de testículos dos Siluriformes corados com hematoxilina-eosina capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.....	38-39
Figura 3: Características macroscópicas de ovários maduros dos Siluriformes capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.	40-41
Figura 4: Secções transversais de ovários dos Siluriformes corados com hematoxilina-eosina e tricrômico de Gomori capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.	42-43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Sexo e número de espécimes, amplitude de comprimento total e peso corporal, e as principais estratégias reprodutivas dos Siluriformes capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.	45
Tabela 2: Características histométricas e histoquímicas dos ovócitos vitelogênicos dos Siluriformes capturados na bacia do rio São Francisco entre agosto de 2004 e julho de 2008.	46

<u>SUMÁRIO</u>	Página
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	11
1.1. Bacia do rio São Francisco.....	11
1.2. Ordem Siluriformes.....	11
1.3. Características biológicas das espécies.....	12
1.4. Morfologia dos testículos.....	15
1.5. Morfologia dos ovários.....	16
1.6. Estratégias reprodutivas.....	17
2. JUSTIFICATIVA.....	19
3. OBJETIVOS.....	20
3.1. Objetivo geral.....	20
3.2. Objetivos específicos.....	20
4. ARTIGO SUBMETIDO.....	21
4.1. Abstract.....	23
4.2. Introduction.....	24
4.3. Material and Methods.....	25
4.4. Results.....	26
4.5. Discussion.....	29
4.6. Acknowledgements.....	34
5. CONCLUSÕES.....	47
REFERÊNCIAS.....	49

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Bacia do rio São Francisco

A ictiofauna da bacia do rio São Francisco é representada por cerca de 185 espécies de água doce (Britski et al., 1988; Sato & Godinho, 1999; Alves & Pompeu, 2001), incluindo 18 espécies ameaçadas de extinção, diversas espécies endêmicas e grande número de espécies de importância econômica e ecológica (Godinho & Godinho, 2003). Essa ictiofauna encontra-se bastante ameaçada em várias regiões da bacia, principalmente no trecho a jusante da barragem de Sobradinho até o Oceano Atlântico, a montante da barragem de Três Marias e nos rios Paraopeba e das Velhas, devido principalmente, ao desmatamento ciliar, à construção de barragens, às poluições industriais e domésticas, ao garimpo, à pesca predatória e à destruição de várzeas e lagoas marginais (Sato & Godinho, 1999).

O reservatório de Três Marias, localizado no rio São Francisco, Minas Gerais (18-20° S, 44-46° W), foi formado em 1960 e apresenta 2.700 metros de extensão e altura máxima de 75 metros. O reservatório foi construído com objetivo de geração de energia elétrica, controle de cheia e irrigação (Britski et al., 1988). A literatura científica relata que a alteração do ambiente lótico em lântico altera a dinâmica da água, a qualidade do habitat, o processo de produção primária e a estrutura e composição da ictiofauna (Godinho & Godinho, 2003; Agostinho et al., 2007).

1.2. Ordem Siluriformes

A ordem Siluriformes é representada por 36 famílias e 3088 espécies reconhecidamente válidas, sendo a maioria das famílias restritas a água doce. As

espécies desta ordem são caracterizadas pela ausência de escamas e comumente denominadas peixes de couro (Ferraris, 2007). Os Siluriformes possuem ampla distribuição geográfica e são encontrados em toda a América, África, Europa e Sudeste da Ásia (Teugels, 1996). As seis espécies de Siluriformes analisadas no presente trabalho *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus, 1766), *Pimelodus maculatus* La cépède, 1803, *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix and Agassiz, 1829), *Lophiosilurus alexandri* Steindachner, 1877, *Rhinelepis aspera* Spix and Agassiz, 1829 e *Conorhynchus conirostris* (Valenciennes, 1840) estão distribuídas originalmente nas bacias hidrográficas Neotropicais e ocorrem na bacia do rio São Francisco (Reis et al., 2003).

1.3. Características biológicas das espécies

Trachelyopterus galeatus

O cangati pertence à família Auchenipteridae e distribui-se por toda América do Sul, sendo anteriormente denominado *Parauchenipterus galeatus* (Ferraris, 2007). Há alguns trabalhos na literatura sobre a reprodução do cangati, com ênfase em sua viviparidade, modificação da nadadeira anal dos machos em órgão copulador para inseminar os ovários com espermatozóides, presença de vesículas seminais e morfologia diferenciada do espermatozóide (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Burns et al., 2002; Parreira et al., 2009). Porém há poucos trabalhos comparando a morfologia gonadal desta espécie com outros Siluriformes.

Pimelodus maculatus

Conhecido como mandi-amarelo ou mandi-pintado, é um Siluriformes pertencente à família Pimelodidae, amplamente distribuído nas bacias dos rios Paraná e São Francisco (Lundenberg & Littmann, 2003; Ferraris, 2007). Vive e alimenta-se principalmente no fundo dos rios, possuindo dieta variada constituída de larvas de insetos, algas, moluscos, peixes e fragmentos de vegetais (Bennemann et al., 2000). Esta espécie pode alcançar 40 cm de comprimento total e 1,5 a 2,0 kg de peso corporal e apresenta ferrões cobertos por muco tóxico nas nadadeiras peitorais e dorsal (Lundenberg & Littmann, 2003). O mandi-amarelo, espécie de porte médio, é de interesse na pesca esportiva e profissional no rio São Francisco, sendo também importante para alimentação da população ribeirinha (Sato et al., 2003).

Trata-se de uma espécie cujo tipo de desova é ponto de controvérsias na literatura, sendo admitida desova parcelada (Godinho et al., 1974) e desova total (Sato & Godinho, 1988; Carvalho et al., 1995). Possui ovos livres com pequeno espaço perivitelino e altos valores de fecundidade (Rizzo et al., 2002; Sato et al., 2003).

Pseudoplatystoma corruscans

O surubim pertence à família Pimelodidae e é a espécie com maior valor comercial e recreativo da bacia do rio São Francisco (Godinho et al., 2007). *P. corruscans* é piscívoro, atinge grande peso corporal (até 120 Kg) e ocorre nas bacias dos rios São Francisco e Paraná (Reis et al., 2003; Sato et al., 2003). A pesca do surubim no rio São Francisco encontra-se em declínio, uma vez que em 1987 representava 86,3% do pescado, enquanto em 1999 sua participação na produção estava reduzida a 26,6% (Godinho & Godinho, 2003).

O surubim reproduz no período chuvoso, possui desova total, ovos não-adesivos e altos valores de fecundidade (Brito & Bazzoli, 2003; Sato et al., 2003). Esta espécie realiza migrações reprodutivas de grande distância no rio São Francisco, podendo migrar por, aproximadamente, 100 Km para desovar (Sato & Godinho, 2004; Godinho et al., 2007).

Lophiosilurus alexandri

O pacamã, pertence à família Pseudopimelodidae, é endêmico da bacia do rio São Francisco e possui corpo achatado dorso-ventralmente com acúleo da nadadeira dorsal curto e forte (Shibatta, 2003). *L. alexandri* não realiza migrações, vive preferencialmente em águas lânticas e apresenta hábito noturno. A espécie reproduz-se naturalmente em cativeiro, constrói ninhos em fundos de areia ou terra e tem potencial econômico para aquicultura (Sato et al., 2003).

O pacamã pode atingir comprimento máximo de 72 cm, peso corporal de 8 Kg, apresenta ovários com desenvolvimento assincrônico dos ovócitos, os quais são esféricos e com coloração amarelada (Bazzoli & Godinho, 1997). Possui ovos adesivos, não necessita efetuar migração reprodutiva e os machos realizam cuidado parental (Sato et al., 2003; Barros et al., 2007).

Rhinelepis aspera

O cascudo-preto pertence à família Loricariidae, é importante peixe comercial e atualmente raro na bacia do rio São Francisco, ocorrendo com maior abundância no rio Paracatu. Entre as espécies de Loricariidae da bacia do São Francisco, *R. aspera* é a que

alcança maior porte podendo alcançar 4 Kg de peso corporal (Sato, 1999; Reis et al. 2003).

O cascudo-preto da bacia do rio Paraná, atinge a maturação sexual aos 24 e 23 cm, respectivamente para machos e fêmeas (cerca de 2,7 anos de idade) e o período reprodutivo estende-se de novembro a julho (Agostinho, 1985). Possui ovos adesivos com pequeno espaço perivitelino e córion espesso. No rio São Francisco, *R. aspera* não necessita efetuar migração reprodutiva, possivelmente apresenta cuidado parental e reproduz-se em locais de rochas e cascalhos (Rizzo et al., 2002; Sato et al., 2003).

Conorhynchos conirostris

Considerada espécie símbolo do rio São Francisco é endêmica da bacia e conhecida popularmente como pirá. Anteriormente pertencia à família Pimelodidae e atualmente encontra-se no grupo *incertae sedis* na ordem Siluriformes (Ferraris, 2007). Pode alcançar até 100 cm de comprimento total e 13 kg de peso corporal (Sato, 1999).

A espécie é reofílica, realiza migrações durante o período reprodutivo (Sato & Godinho, 2004), possui ovos não-adesivos e desova total (Rizzo et al., 2002; Sato et al. 2003). É peixe de interesse comercial e está incluído nas listas das espécies ameaçadas de extinção, na categoria vulnerável, em Minas Gerais e no Brasil (Rosa & Lima, 2008).

1.4. Morfologia dos testículos

Os testículos dos Siluriformes têm ampla variabilidade morfológica, uma vez que muitas espécies apresentam testículo com projeções digitiformes ou franjas de aspecto variado (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Santos et al., 2001; Guimarães-Cruz & Santos, 2004; Lopes et al., 2004; Mazzoldi et al., 2007). Em algumas famílias, a

região caudal dos testículos contém vesículas seminais conectadas ao ducto espermático, sem atividade espermatogênica, possuindo função secretora e/ou armazenadora (Loir et al., 1989; Legendre et al., 1996; Meisner et al., 2000; Mazzoldi et al., 2007). Algumas espécies de Siluriformes, notadamente da família Auchenipteridae, possuem inseminação interna, apresentando modificações morfofuncionais do espermatozóide e do sistema reprodutor, como o órgão copulador originado de modificação da nadadeira anal (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Burns et al., 2002; Parreira et al., 2009).

1.5. Morfologia dos ovários

Os ovários da maioria dos Siluriformes são do tipo cistovarianos, nos quais o lúmen ovariano tem continuidade com o oviduto, através do qual ovócitos são liberados diretamente no meio externo (Bazzoli, 2003; Santos et al., 2006; Barros et al., 2007).

Durante o desenvolvimento ovariano, ovócitos de teleósteos passam por duas fases distintas: crescimento primário, independente de gonadotrofinas, caracterizado por alterações nucleares e multiplicação dos nucléolos nos ovócitos perinucleolares, e crescimento secundário, sob influência de gonadotrofinas, caracterizado pela formação dos alvéolos corticais nos ovócitos pré-vitelogênicos e glóbulos de vitelo nos ovócitos vitelogênicos (Tyler & Sumpter, 1996; Patiño & Sullivan, 2002).

As mudanças morfológicas no núcleo, ooplasma e camadas circundantes dos ovócitos caracterizam os diferentes estádios do desenvolvimento ovocitário (Bazzoli, 2003). A morfologia dos folículos ovarianos dos Siluriformes pode variar de acordo com as diferentes estratégias reprodutivas, sendo similar entre espécies de mesmo grupo taxonômico (Suzuki et al., 2000; Rizzo et al., 2002; Santos et al., 2006).

1.6. Estratégias reprodutivas

Os peixes representam o maior e mais diversificado grupo entre os vertebrados e as variações na história evolutiva e na morfologia gonadal resultaram em padrões reprodutivos variados (Balon, 1984; Loir et al., 1989; Sato et al., 2003). Segundo Wootton (1984), o sucesso alcançado pelos peixes em ambientes distintos deve-se às variadas estratégias reprodutivas desenvolvidas pelo grupo, que englobam táticas extremas que podem variar em função do ambiente, mas algumas são conservativas.

Entre os Siluriformes da bacia do rio São Francisco, Sato et al. (2003) reconheceram três padrões reprodutivos: espécies migradoras, espécies não migradoras e espécies não migradoras que apresentam cuidado parental. As espécies migradoras normalmente se reproduzem no leito dos rios durante a estação chuvosa e apresentam período reprodutivo curto, ausência de cuidado parental, alta fecundidade absoluta, ovos livres e embriogênese rápida (Rizzo et al. 2002; Brito & Bazzoli, 2003; Sato & Godinho, 2004; Godinho et al. 2007). As espécies não migradoras que não apresentam cuidado parental, possuem período reprodutivo intermediário, fecundidade absoluta intermediária, ovos livres e embriogênese rápida (Rizzo et al. 2002; Sato et al., 2003). As espécies não migradoras que apresentam cuidado parental, normalmente se reproduzem em substratos específicos e possuem período reprodutivo de intermediário a longo, baixa fecundidade absoluta, ovos adesivos e desenvolvimento embrionário longo (Rizzo et al., 2002; Sato et al., 2003; Barros et al., 2007).

Recentemente, Godinho et al. (2009) corroboraram a hipótese que peixes teleósteos ovíparos de água doce do Brasil podem ser divididos em dois grupos: peixes de ambiente lótico e de ambiente lêntico. Os peixes lóticos apresentam migração reprodutiva, curto período de desova, ausência de cuidado parental, ovos livres, alta

fecundidade relativa, embriogênese rápida e grande tamanho corporal. Em contraste, peixes lênticos não realizam migração reprodutiva e apresentam longo período de desova, cuidado parental, ovos adesivos, baixa fecundidade relativa, embriogênese longa e pequeno a médio tamanho corporal.

2. JUSTIFICATIVA

Estudos agrupando características morfológicas reprodutivas de peixes permitem comparar os padrões de história de vida das diferentes espécies. Estes estudos também possibilitam analisar as adaptações morfológicas do aparelho reprodutor de cada espécie frente às estratégias adotadas para alcançar o sucesso reprodutivo. As características morfológicas do aparelho reprodutor, associadas às adaptações para a reprodução, definem padrões reprodutivos como os tipos de migração, fertilização, ovo, desova e cuidado parental, dentre outros.

Pelo fato dos Siluriformes apresentarem muitas famílias e espécies, eles constituem excelente grupo para estudos comparativos. Apesar da abundância e da diversidade, não existem estudos comparativos sobre a morfologia gonadal de Siluriformes brasileiros relacionados com as diferentes estratégias reprodutivas do grupo. Portanto, o presente estudo analisa comparativamente as características morfológicas de testículos e de ovários de seis espécies de Siluriformes, de importância comercial e ecológica da bacia do rio São Francisco, com o intuito de fornecer subsídios para análises da reprodução e da filogenia das espécies, bem como para administração racional da pesca e conservação dos estoques naturais.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Comparar as características morfológicas do aparelho reprodutor de machos e fêmeas de seis espécies de peixes Siluriformes da bacia do rio São Francisco, em Minas Gerais.

3.2. Objetivos específicos

- Verificar relações anatômicas, forma, volume, coloração e presença de estruturas acessórias ao aparelho reprodutor de testículos e ovários em atividade reprodutiva;
- Descrever a histologia dos testículos maduros quanto ao padrão de distribuição das células espermatogênicas e da secreção testicular;
- Analisar a histologia dos ovários maduros quanto a morfologia dos ovócitos vitelogênicos e camadas envoltórias;
- Realizar a morfometria do diâmetro dos ovócitos vitelogênico e da espessura da zona radiata e das células foliculares,
- Verificar o conteúdo histoquímico da secreção testicular e dos folículos ovarianos dos ovócitos vitelogênicos;
- Comparar as características anatômicas, histológicas, histométricas e histoquímicas das gônadas de machos e de fêmeas das espécies em estudo;
- Relacionar as características morfológicas reprodutivas das espécies com as diferentes estratégias reprodutivas do grupo.

4. ARTIGO SUBMETIDO

Comparative morphology of the gonadal structure related to reproductive strategies in six species of Neotropical catfishes (Teleostei: Siluriformes)

Rafael Magno Costa Melo¹, Fábio Pereira Arantes², Yoshimi Sato³, José Enemir dos Santos¹, Elizete Rizzo² and Nilo Bazzoli¹.

¹Graduate Program on Zoology of Vertebrates, Pontifical Catholic University of Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. ²Institute of Biological Sciences, Morphology Department, Federal University of Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil. ³Hydrobiology and Fishculture Station of Três Marias, Três Marias, Minas Gerais, Brazil.

Running title: Gonad morphology of Neotropical catfishes

Author to whom correspondence: Nilo Bazzoli, Programa de Pós-Graduação em Zoologia de Vertebrados, PUC Minas - Av. Dom José Gaspar, nº 500 - 30535-610, Belo Horizonte - MG, Brazil. E-mail: bazzoli@pucminas.br

4.1. Abstract

The relationship among the morphology of the reproductive apparatus and the reproductive strategies of six Neotropical catfishes was studied through macro and microscopic analyses of 151 gonads. The reproductive apparatus of the examined Siluriformes showed diversified characteristics, but allowed their grouping according to the reproductive strategies as migratory, non-migratory keepers and internal inseminating. The great reproductive migratory *Pseudoplatystoma corruscans* and *Conorhynchus conirostris* are characterised by small filiform testicular fringes, absence of testicular secretion, small diameter of the vitellogenic oocytes, thin zona radiata and cubic follicular cells. The short distance migratory *Pimelodus maculatus* is morphologically distinct from the other migratory catfishes due to the presence of longer filiform testicular fringes and testicular secretion. The non-migratory keepers *Lophiosilurus alexandri* and *Rhinelepis aspera* present non-filiform testicular projections, homogeneous testicular secretion, large diameter of the vitellogenic oocytes and prismatic follicular cells. The most specialized reproductive apparatus was observed in the internal inseminating *Trachelyopterus galeatus* which presents a seminal vesicle accessory to the testes, spermatozoa with elongated nuclei that form spermatozeugmata and ovarian lamellar epithelium with storage and secretory functions. The morphology of the reproductive apparatus of the Neotropical catfishes studied presented a clear influence of the insemination type and of the reproductive strategies of the species.

Keywords: fishes; gonad morphology; secretion; spermatozeugmata; insemination type; reproductive strategy.

4.2. Introduction

The Siluriformes are represented by 36 families and 3088 valid known species, and have a wide geographical distribution with representation on every continent (Ferraris, 2007). With relation to the distribution of the world's freshwater catfishes, nearly 64% are found in South and Central America, 19% of the species occur in Africa, 15% are present in Europe and Southeast Asia while only 2% of the species are found in North America (Teugels, 1996; Ferraris, 2007). The South American siluriforms developed a great adaptive radiation that started during the isolation of South America in the Tertiary period (Lowe-McConnell, 1987). The success achieved by these catfishes in different environments is partially related to the diverse reproductive strategies developed by the group (Suzuki et al., 2000; Sato et al., 2003; Sato & Godinho, 2004; Godinho et al., 2009). Several studies have demonstrated the relation of the insemination modalities and the reproductive strategies on the morphological characteristics of the reproductive apparatus of Siluriformes (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Rizzo et al., 2002; Mazzoldi et al., 2007; Spadella et al., 2008).

The morphology of the reproductive apparatus of siluriform males is very diversified; many siluriform families present testes with digitiform projections or fringes (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Santos et al., 2001; Guimarães-Cruz & Santos, 2004; Lopes et al., 2004), while others present compact testes without projections (Loir et al., 1989; Mazzoldi et al., 2007). In some catfish families the testes present spermatogonia distributed along the entire extension of the seminiferous tubules (Guimarães-Cruz & Santos, 2004; Lopes et al., 2004), and in others the caudal region of the testes contains seminal vesicles or secretory cells without spermatogenic activity, having secretory and/or storage functions (Legendre et al., 1996; Meisner et al., 2000;

Santos et al., 2001). Some species of the Auchenipteridae and Scoloplacidae families have internal insemination, presenting morphofunctional modifications to the spermatozoon and in the reproductive apparatus (Burns et al., 2002; Spadella et al., 2008; Parreira et al., 2009).

Catfish females also have reproductive apparatus with varied morphology (Suzuki et al., 2000; Bazzoli, 2003). In general, the vitellogenic oocytes of Neotropical Siluriformes, when compared to those from other teleost orders, present common characteristics such as thin zona radiata, high follicular cells and a jelly coat surrounding the released eggs (Rizzo et al., 2002; Bazzoli, 2003). The histological, histometrical and histochemical variations of the ovarian follicles can be associated with the different reproductive strategies used by catfishes (Suzuki et al., 2000; Santos et al., 2006; Barros et al., 2007).

Considering the importance of South American Siluriformes for the understanding of this order's, the present study compares the morphological characteristics of the testes and ovaries of six Neotropical catfishes in relation to some reproductive strategies of the species.

4.3. Materials and Methods

A total of 151 specimens from six species belonging to four families of Siluriformes were captured using gillnets between August 2004 and July 2008, at the Três Marias Reservoir (18-20° S; 44-46° W) and at the São Francisco River (17°20'45" S; 44°56'55" W), in the São Francisco River basin, southeastern Brazil. The fishes were processed according to procedures indicated in the Guidelines for Animal Experimental established by the Brazilian College for Animal Experimentation (COBEA). Were

selected for this study fishes sexually mature or in reproductive activity. For each specimen, the total length (L_T) and body mass (M_B) were determined (Table 1). The data on reproductive strategies of the species are summarized on the table 1, with the respective references.

After dissection, the fresh testes and ovaries were photographed and macroscopically analysed regarding their shape, colouration and presence of accessory structures. For the microscopic analysis, fragments of the cranial and caudal regions of 77 testes and 74 ovaries were fixed in Bouin's solution for 8 to 12 hours, embedded in paraffin, cut into 3-5 μ m thick sections and stained with haematoxylin-eosin and Gomori's trichromic. In histological slides, the diameters of 50 vitellogenic oocytes from mature ovaries of each species and the thickness of their surrounding layers (zona radiata and follicular cells) were measured using a micrometric ruler attached to the ocular light microscope.

To determine the histochemical content of proteins and carbohydrates in the testicular secretions and in the zona radiata and the follicular cells of the vitellogenic oocytes from mature ovaries the following histochemical techniques were used (Pearse, 1985): periodic acid Schiff (PAS), Alcian blue (AB) pH 2.5 and pH 0.5, and hydrolysis with HCl 0.1M (8h at 60°C) for the extraction of sialic acid followed by PAS and AB pH 2.5.

4.4. Results

Male reproductive apparatus

In the species analysed remarkable morphophysiological differences were observed mainly in the mature testes, which presented a continuous central portion from

where projections of varied morphology originated (Fig. 1). Testicular projections in the form of long filiform fringes were found in *Trachelyopterus galeatus* and *Pimelodus maculatus* (Fig. 1a). Short filiform fringes were observed in *Pseudoplatystoma corruscans* and *Conorhynchus conirostris* (Fig. 1b). In *Lophiosilurus alexandri* the testicular fringes were rounded (Fig. 1c) and in *Rhinelepis aspera* the testicular projections presented folds, not forming fringes (Fig. 1d). In *T. galeatus*, in the cranial region of the testes were observed longer and thinner fringes of whitish colouration, whilst in the caudal region occurred seminal vesicles with thicker and shorter fringes of pink colouration (Fig. 1a).

Histologically, the seminiferous tubules from the mature testes of the species examined showed compartments that communicate with each other, forming a continuous anastomosed tubular apparatus (Fig. 2a,g,h). The testes of *P. corruscans* and *C. conirostris* exhibited spermatogenic activity throughout their entire extension (Fig. 2a,b), while in *T. galeatus*, *P. maculatus*, *L. alexandri* and *R. aspera* spermatogenic activity was observed only in the cranial region and secretory activity in the caudal region (Fig. 2c,d). In *T. galeatus*, *P. maculatus*, *L. alexandri* and *R. aspera* was not observed spermatogenic activity in the caudal region of the testes. Globular acidophilic secretion associated with spermatozoa was detected in the lumen of the secretory tubules and in the spermatic duct of the caudal region of testes in *P. maculatus* (Fig. 2c,d,e). This secretion reacted positively to the PAS and AB pH 2.5 and 0.5 techniques, indicating the presence of neutral glycoproteins and carboxylic and sulphated acid glycoconjugates. Homogeneous acidophilic secretion associated with spermatozoa was detected in the secretory tubules of the caudal region of testes in *T. galeatus*, *L. alexandri* and *R. aspera* (Fig. 2f), which reacted positively to the PAS technique,

indicating the presence of neutral glycoproteins. In the testes of *P. corruscans* and *C. conirostris* no type of secretion was observed. In the species *P. maculatus*, *P. corruscans*, *L. alexandri*, *R. aspera* and *C. conirostris* the heads of the spermatozoa were rounded (Fig. 2g), while in *T. galeatus* the head of the spermatozoon was elongated (Fig. 2h).

Female reproductive apparatus

The mature ovaries of the catfishes analysed showed yellowish colouration with different hues (Fig. 3) and were sacciform in shape (Fig. 3a,b,c,d). A digitiform protuberance was observed in the cranial region of the ovary of *C. conirostris* (Fig. 3d). In the ovaries of the females in reproductive activity, the vitellogenic oocytes presented distinct morphologic and histometric characteristics, with the largest diameter in *L. alexandri* and the smallest in *P. corruscans* (Table 2). Vitellogenic oocytes with cubic follicular cells were observed in *P. maculatus*, *P. corruscans* and *C. conirostris* (Fig. 4b) and prismatic follicular cells in the rest of the species (Fig. 4a,c). Elliptical yolk globules were found in the vitellogenic oocytes of *R. aspera* (Fig. 4c), while in the other species these globules were spherical (Fig. 4a,b). The thickest zona radiata was observed in *R. aspera* (Fig. 4c) and the tallest follicular cells were found in *T. galeatus* (Table 2 and Fig. 4a). The histochemical content of the zona radiata and of the follicular cells varied among the siluriforms studied (Table 2). In the ovaries of the catfishes analysed no remarkable morphophysiological differences were detected among the cranial and caudal regions.

In the lumen of the mature and partially spawned ovaries of *T. galeatus*, folds of the cubic epithelium from the ovarian lamellae were observed containing packed

spermatozoa (Fig. 4d). These spermatozoa were found arranged in parallel with strongly associated nuclei and inserted in the apical portion of the epithelial cells, characterising the spermatzeugmata (Fig. 4d,e). The spermatzeugmata were always found in compact packages stored in the epithelial folds (Fig. 4d,e). Free and dissociated spermatozoa found inside the female reproductive tract were always surrounded by a strongly PAS positive acidophilic secretion, that contained neutral glycoproteins (Fig. 4e,f).

4.5. Discussion

Morphology of the testes

Fringes of varied morphology or folded projections were recorded in the testes of the siluriforms examined. Testicular fringes were also registered in catfishes from the families Ictaluridae (Sneed & Clemens, 1963), Clariidae (Siscar, 1970), Bagridae (Loir et al., 1989), Auchenipteridae (Meisner et al., 2000; Mazzoldi et al., 2007), Pimelodidae (Santos et al., 2001; Lopes et al., 2004) and Pseudopimelodidae (Barros et al., 2007). Some families of catfishes are characterised by the absence of testicular fringes, presenting lobe-like elongated testes, as in the Ariidae, Helogeneidae and Callichthyidae families (Loir et al., 1989; Mazzoldi et al., 2007) or testicular projections with folded aspect, like in the loricarid *R. aspera* (present study). The seminal vesicles observed in the caudal region of the testes in *T. galeatus* have also been reported in catfishes from the Clariidae, Heteropneustidae, Auchenipteridae and Callichthyidae families (Siscar, 1970; Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Mazzoldi et al., 2007), and in teleosts of the Blenniidae, Batrachoididae and Gobiidae families (Richtarski & Patzner, 2000; Barni et al., 2001; Mazzoldi et al., 2005).

In the catfishes studied, the testes have tubular anastomosed seminiferous tubules, characteristic of the order Siluriformes and from more primitive teleosts (Grier, 1993). In this type of anastomosis, the seminiferous tubules are strongly connected along the full extension of the testis. In contrast, neoteleosts present anastomoses only among the seminiferous tubules located in the central region of the testes (Parenti & Grier, 2004).

The secretory activity of the testes in siluriforms has been attributed to specialized structures or to specific testicular regions (Meisner et al., 2000; Santos et al., 2001; Guimarães-Cruz & Santos, 2004; Mazzoldi et al., 2007). In the present study, during the reproductive period and immediately after spermiation, an acidophilic secretion associated with the spermatozoa was observed in the secretory tubules of the caudal region of the testes of *T. galeatus*, *P. maculatus*, *L. alexandri* and *R. aspera*. In *T. galeatus*, this secretion originated in the seminal vesicles which have secretory and storage functions (Meisner et al., 2000; Parreira et al., 2009). In the species *P. maculatus*, *L. alexandri* and *R. aspera*, that do not present seminal vesicles, the origin of the secretion can be attributed to secretory cells located in the epithelium of the testes' caudal region, as has also been observed in catfishes *Iheringichthys labrosus*, *P. maculatus* and *L. alexandri* (Santos et al., 2001; Guimarães-Cruz & Santos, 2004; Barros et al., 2007). Through histochemical reactions, glycoproteins and glycoconjugates were detected in the testicular secretions of the studied catfishes. The presence of these compounds suggests that these secretions can have similar functions to the secretions produced by the seminal vesicles of some teleosts, being involved in the maturation and nutrition of the spermatozoa and playing a role in fertilization (Lahnsteiner et al., 1990; Mazzoldi et al., 2005; Chowdhury & Joy, 2007).

In general, fishes with external insemination have aquatic spermatozoa with spherical or ovoid head, considered evolutionarily primitive (Jamieson, 1991), while fishes with internal insemination have spermatozoa with elongated head, as observed in catfishes of the Auchenipteridae family (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000; Parreira et al., 2009). Our observations confirmed such relationships, where spermatozoa with rounded head occurred in the external inseminating *P. maculatus*, *P. corruscans*, *L. alexandri*, *R. aspera* and *C. conirostris*. In *T. galeatus*, a species with internal insemination, were observed spermatozoa with elongated head, which form compact packages of spermatzeugmata. In teleosts with internal insemination the nuclear elongation of the spermatozoa frequently occurs to facilitate the passage of these through the lobular gonopodium of the males and through the labyrinthic structures of the females, besides easing the packing for the formation of the spermatzeugmata (Jamieson, 1991; Burns & Weitzman, 2005). The spermatzeugmata in *Trachelyopterus lucenai* and *Auchenipterus nuchalis* are associated with the secretion from the epithelial cells in the seminal vesicles, whose function is to integrate and maintain the compact packages of this structure (Burns et al., 2002; Mazzoldi et al., 2007).

Morphology of the ovaries

In all the species analysed the female reproductive apparatus exhibited an anatomical organization found in most teleosts, with paired ovaries of the cystovarian type, in which the ovarian lumen is continuous with the oviduct where the oocytes reach the external environment (Nagahama, 1983; Bazzoli, 2003). The colouration of the vitellogenic oocytes from the studied catfishes is yellowish with their hue varying among the species. The same colouration pattern was observed in eight siluriform

species, except in *Pseudopimelodus charus* that have green oocytes (Sato et al., 2003). The yellow colouration of the oocytes is probably due to the presence of carotenoid pigments, which include endogenous oxygen sources to be used when the respiratory apparatus is inefficient in obtaining exogenous oxygen (McElman & Balon, 1980).

Variations in the egg diameter can be related to the different reproductive strategies of the fishes (Suzuki et al., 2000; Kolm & Ahnesjö, 2005). The diameter of the vitellogenic oocytes varied among the siluriforms analysed, being largest in *L. alexandri* and smallest in *P. corruscans*. The migratory species *P. corruscans*, *P. maculatus* and *C. conirostris*, with smaller vitellogenic oocytes, have high absolute fecundity, non-adhesive eggs and do not display parental care, while the non-migratory species *L. alexandri* and *R. aspera*, with larger vitellogenic oocytes, have low fecundity, adhesive eggs and exhibit parental care (Rizzo et al., 2002; Sato et al., 2003; Godinho et al., 2009).

The thickness of the zona radiata in teleosts can reflect adaptations to different ecological conditions (Fausto et al., 2004; Santos et al., 2006), since demersal eggs tend to have a thicker zona radiata than pelagic eggs to avoid injury to the developing embryo (Stehr & Hawkes, 1979; Riehl, 1996). *Rhinelepis aspera* have demersal eggs and spawns in rocky substrates (Sato et al., 2003), where the eggs suffer more abrasion, therefore this species presents vitellogenic oocyte with thick zona radiata, as has also been observed in some loricariid catfishes (Suzuki et al., 2000). *Lophiosilurus alexandri* also have demersal eggs but since it spawns in sandy substrates (Sato et al., 2003; Barros et al., 2007), and hence subject to a less physical damage, it presents thinner zona radiata. The species *P. maculatus*, *P. corruscans* and *C. conirostris* spawns on the

surface of the water and their pelagic eggs disperse freely downstream (Sato & Godinho, 2004; Godinho et al., 2007), therefore they also present thin zona radiata.

The morphology of the follicular cells is variable depending on the species and the stage of oocyte development (Suzuki et al., 2000; Bazzoli, 2003). Normally, high follicular cells of the vitellogenic oocytes have greater synthesizing capacity (Fávaro et al., 2005; Santos et al., 2006), which probably are able to synthesise mucosubstances that are transferred to the surface of the zona radiata, aiding in the egg's adhesiveness and facilitating parental care, as has been observed in the catfishes *Silurus glanis* and *L. alexandri* (Abraham et al., 1993; Barros et al., 2007). In fact, during this study the highest follicular cells were registered in the vitellogenic oocytes of *T. galeatus*, *L. alexandri* and *R. aspera*, which have adhesive eggs and parental care. Regarding to *T. galeatus* the results of this study and the information available in literature are not enough to state that the species has parental care.

In the mature ovaries of the catfishes examined, the histochemical analyses of the zona radiata and the follicular cells showed differences in content between migratory and non-migratory catfishes. The neutral glycoproteins associated with the carboxylic acid glycoconjugates found in the follicular cells of the non-migratory *L. alexandri* and *R. aspera* can form mucosubstances that are transferred to the zona radiata, conferring adhesiveness to the eggs, as observed in other Neotropical catfishes (Fávaro et al., 2005; Santos et al., 2006; Barros et al., 2007).

In the present study, spermatzeugmata packages were observed stored in narrow and tortuous folds of cubic lamellar epithelium in *T. galeatus* females. In siluriforms, the insemination of spermatozoa inside the ovaries was registered only in the Auchenipteridae and Scoloplacidae families (Loir et al., 1989; Meisner et al., 2000;

Burns et al., 2002; Mazzoldi et al., 2007; Spadella et al., 2008; Parreira et al., 2009). The spermatzeugmata stored in the epithelial cells from the ovarian lamellae of the mature and partially spawned ovaries of *T. galeatus* can represent an important strategy to maintain the viability of the spermatozoa for long periods. Meisner et al. (2000) state that these spermatozoa can remain in the ovaries for six months in *T. lucenai*. The abundant acidophilic secretion observed in the ovarian lumen of *T. galeatus*, during the reproductive period, appears to be secreted by ovarian lamellar epithelium, as reported in the teleosts *Syngnathus scovelli* and *Alcichthys alcicornis* (Begovac & Wallace, 1987; Koya et al., 1995). This secretion was always detected associated with free spermatozoa inside the female reproductive tract of *T. galeatus*. Histochemical analyses revealed the presence of neutral glycoproteins in this secretion, which due to their chemical nature, can possibly act as an energy source for the spermatozoa (Chowdhury & Joy, 2007).

When comparing the reproductive characteristics of the analysed siluriforms a clear influence of the insemination type and of the reproductive strategies are observed on the morphological specializations of the reproductive apparatus of both males and females.

4.6. Acknowledgements

The authors wish to thank the technicians at the Três Marias Hydrobiology and Pisciculture Station (CODEVASF) for their assistance during the collection of biological material, to CNPq, FAPEMIG and FIP PUC Minas for financial support and to the laboratory technician Rogério Silva Matos for the preparation of the histological slides.

FIGURES

Figure 1. Macroscopic characteristics of mature testes of Siluriformes: **(a)** Long filiform fringes and seminal vesicle in the testis of *Trachelyopterus galeatus*. **(b)** Short filiform fringes in the testis of *Pseudoplatystoma corruscans*. **(c)** Rounded fringes in the testis of *Lophiosilurus alexandri*. **(d)** Folded projections in the testis of *Rhinelepis aspera*. Fi, testicular fringes; Sv, seminal vesicle; Sd, spermatic duct; Fo, testicular folds; Cr, cranial and Cd, caudal regions.

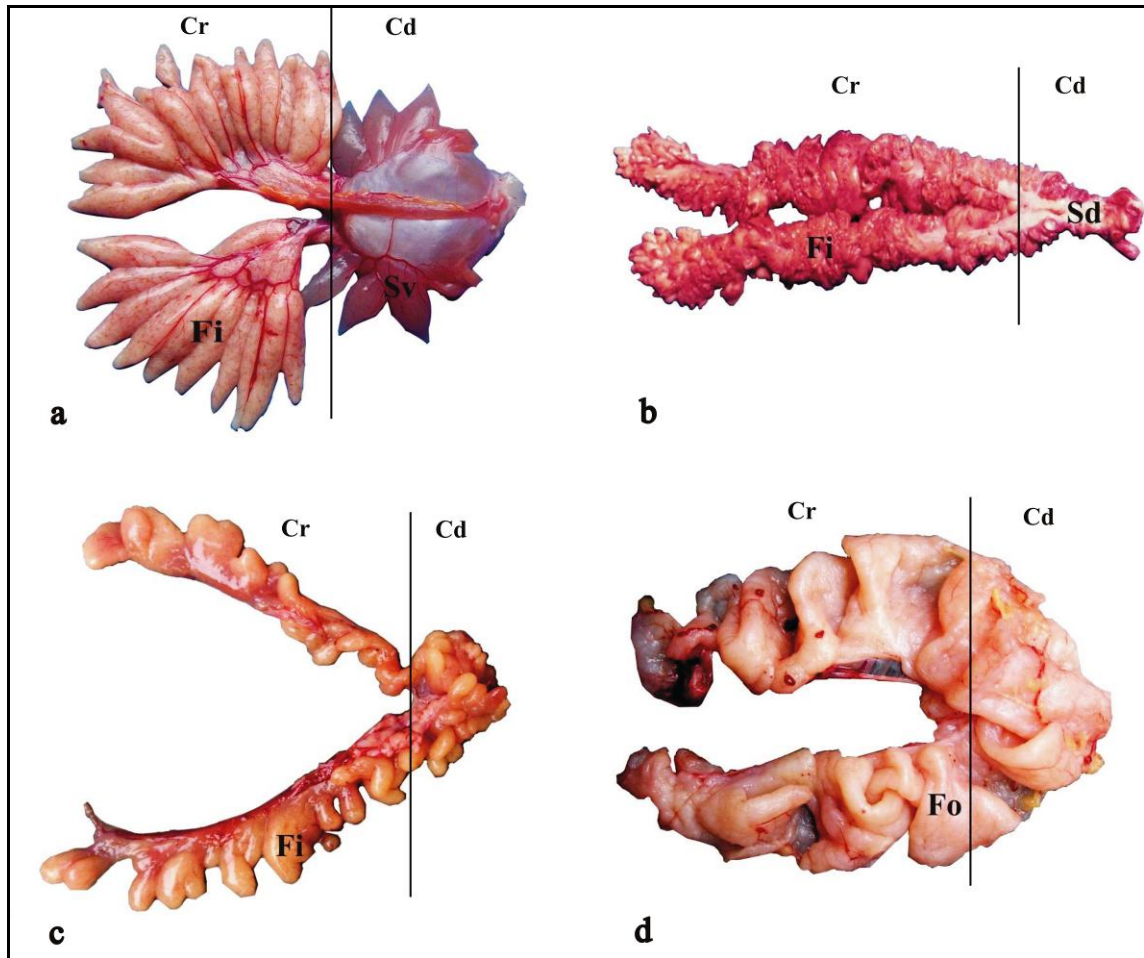


Figure 2. Transversal sections of Siluriformes testes stained with haematoxylin-eosin (a-h): **(a)** Fringes and spermatid duct full of spermatozoa in the mature testis of *Conorhynchus conirostris*. **(b)** Detail of spermatogenic cells in the germinal epithelium of the seminiferous tubules of *C. conirostris*. **(c)** Acidophilic globular secretion associated to spermatozoa in the lumen of the secretory tubules of the caudal region of partially spent testis of *Pimelodus maculatus*. **(d)** Detail of the secretory cells in the epithelium of the secretory tubules of *P. maculatus*. **(e)** Detail of globular secretion in the spermatid duct of the caudal region of testis of *P. maculatus*. **(f)** Homogeneous acidophilic secretion associated with spermatozoa in the lumen of the secretory tubules of the caudal region of partially spent testis of *Rhinelepis aspera*. **(g)** Lumen of the seminiferous tubules full of rounded-head spermatozoa (inset 1) in the cranial region of the mature testis of *Lophiosilurus alexandri*. **(h)** Lumen of the seminiferous tubules full of elongated-head spermatozoa (inset 2) in the cranial region of the mature testis of *Trachelyopterus galeatus*. Fi, fringes; Sd, spermatid duct; Spc, spermatogenic cells; Sz, spermatozoa; S, secretion; Sc, secretory cells. Scale bar (a, b, c, e, f, g, h) = 100 μ m; Scale bar (d) and Inset (1, 2) = 500 μ m.

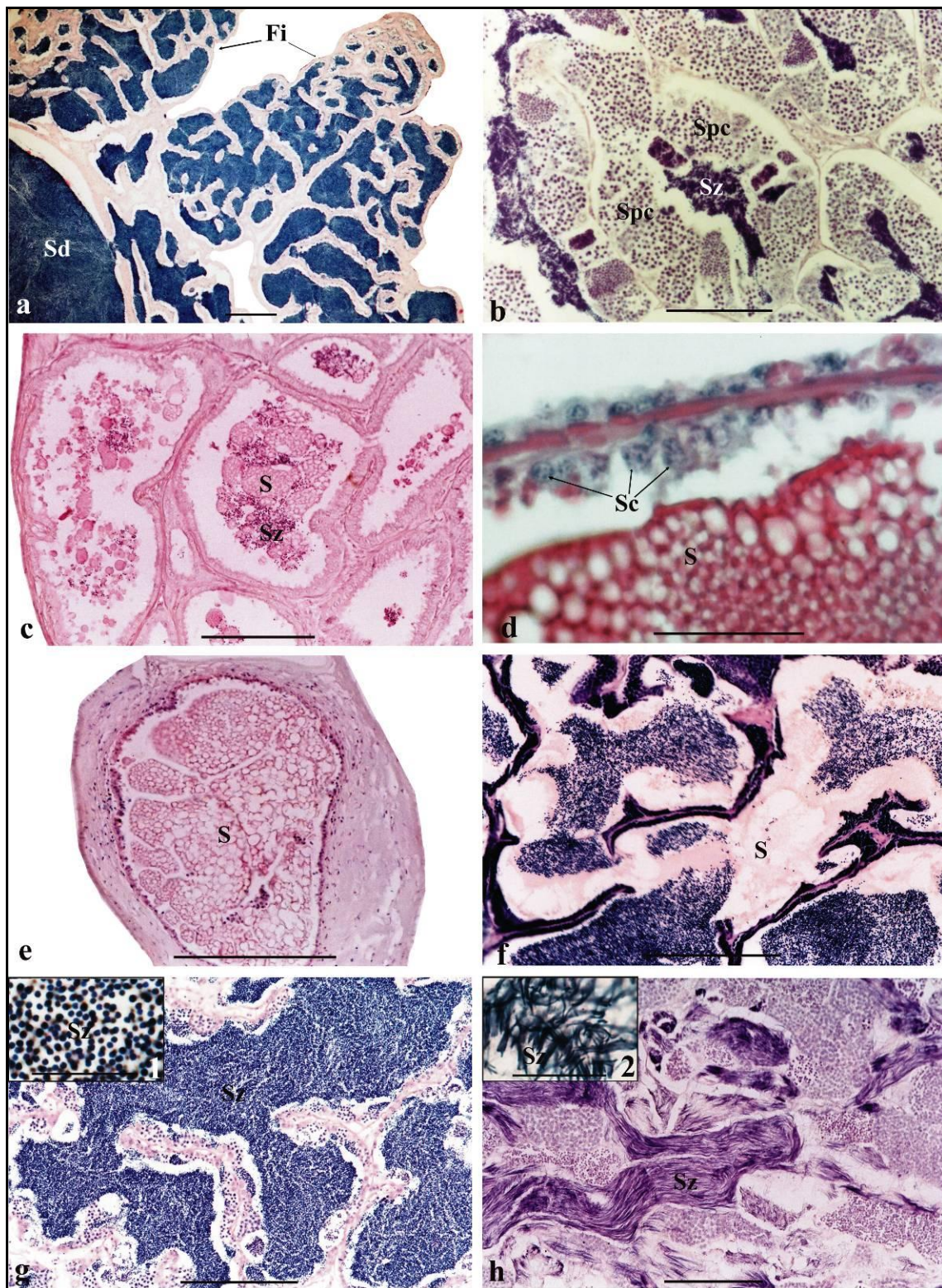


Figure 3. Macroscopic characteristics of mature ovaries of Siluriformes: **(a)** Sacciform ovaries of *Trachelyopterus galeatus*. **(b)** Sacciform ovaries of *Lophiosilurus alexandri*. **(c)** Sacciform ovaries of *Pimelodus maculatus*. **(d)** Sacciform ovaries with cranial diverticulum of *Conorhynchus conirostris*.

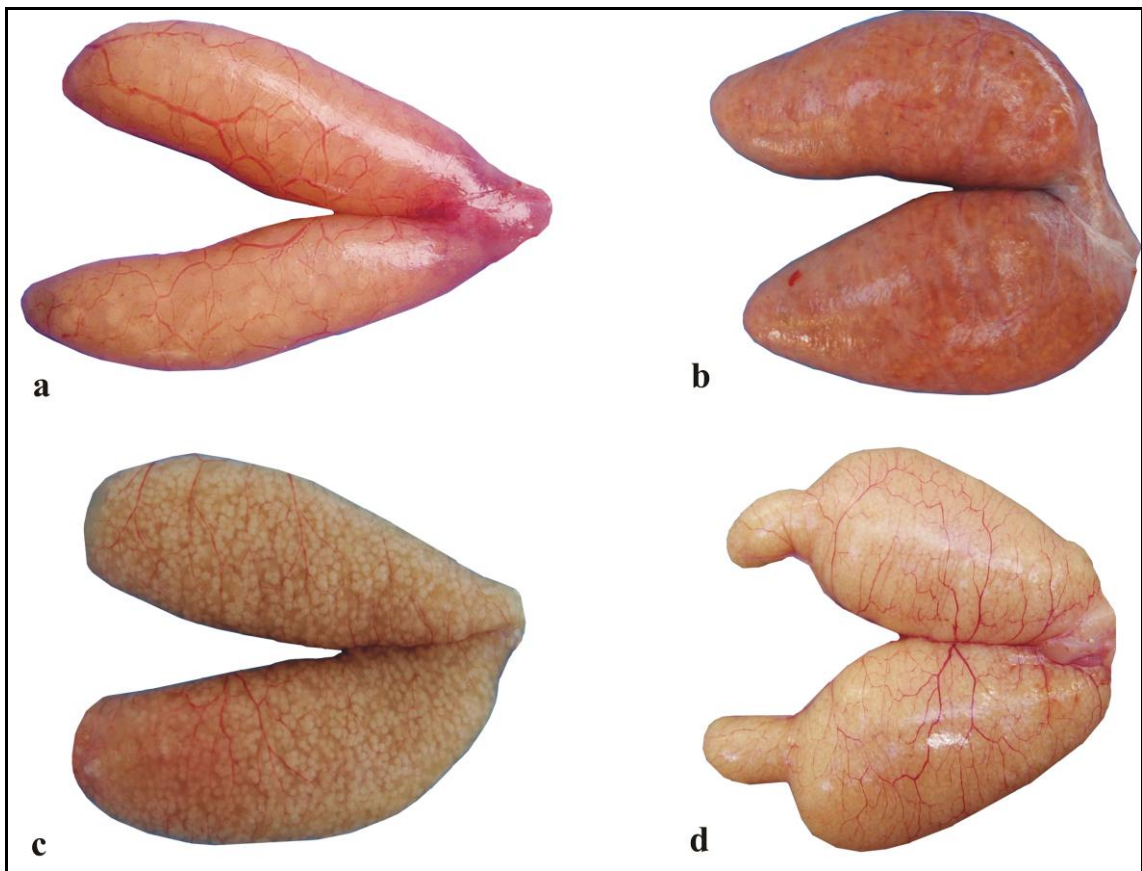
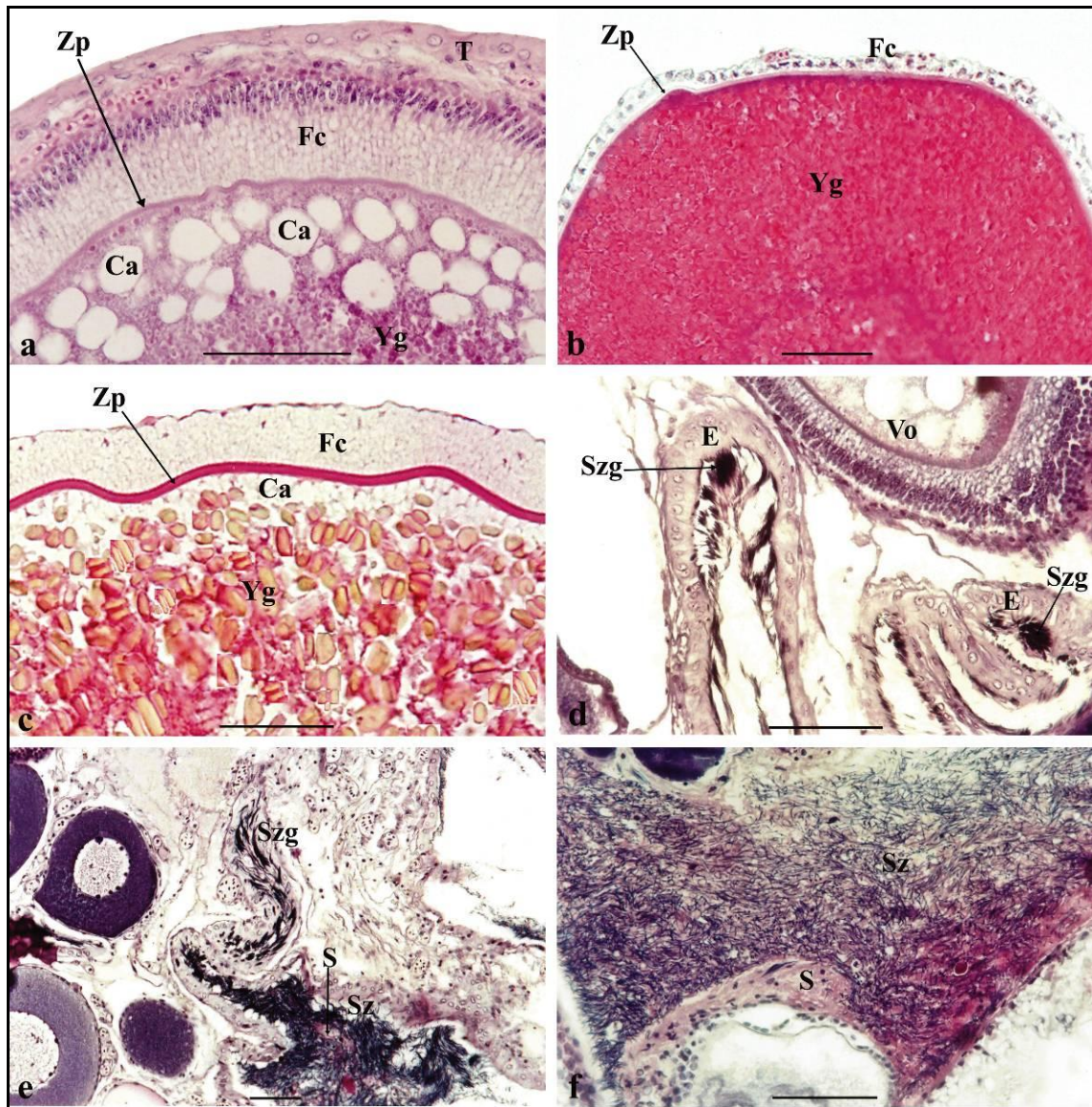


Figure 4. Transversal sections of Siluriformes ovaries stained with haematoxylin-eosin (a, c, d, e, f) and Gomori's Trichromic (b). **(a)** Detail of the vitellogenic oocyte of *Trachelyopterus galeatus*, showing spherical yolk globules, cortical alveoli with large vesicles, thin zona radiata, prismatic follicular cells and conjunctive theca. **(b)** Detail of the vitellogenic oocyte of *Pseudoplatystoma corruscans*, showing spherical yolk globules, thin zona radiata and cubic follicular cells. **(c)** Detail of the vitellogenic oocyte of *Rhinelepis aspera*, showing elliptical yolk globules, cortical alveoli with small vesicles, thick zona radiata and prismatic follicular cells. **(d)** Spermatozeugmata packages inserted in the apical portion of the cubic epithelium folds in the mature ovaries of *T. galeatus*. **(e)** Spermatozeugmata stored in the ovarian epithelium and dissociated spermatozoa surrounded by acidophilic secretion in the mature ovaries of *T. galeatus*. **(f)** Dissociated spermatozoa surrounded by abundant ovarian secretion of *T. galeatus*. Yg, yolk globules; Ca, cortical alveoli; Zr, zona radiata; Fc, follicular cells; T, theca; E, ovarian epithelium; Szg, spermatozeugmata; Vo, vitellogenic oocyte; Sz, spermatozoa; S, secretion. Scale bars (a, b, c, d, e, f) = 200 μm .



TABLES

Table 1. Sex and number of specimens (n), range of total length (L_T) and body mass (M_B), and the major reproductive strategies of the Neotropical catfishes examined.

Families/Species ⁶	Males			Females			Reproductive Strategies			
	n	L_T (cm)	M_B (g)	n	L_T (cm)	M_B (g)	Insemination Type	Migration	Egg Type	Parental Care
Auchenipteridae										
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	13	16.5-20.0	42-83	14	17.4-22.8	84-115	internal	non-migratory ⁵	adhesive ³	-
Pimelodidae										
<i>Pimelodus maculatus</i>	15	17.3-24.9	74-435	15	19.0-42.6	107-1018	external	migratory ⁴	free ¹	no ²
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	14	59.4-143.1	1150-26930	10	60.1-140.3	1420-23510	external	migratory ⁴	free ¹	no ²
Pseudopimelodidae										
<i>Lophiosilurus alexandri</i>	11	46.7-60.8	1220-2660	13	43.5-56.8	997-2200	external	non-migratory ²	adhesive ¹	yes ²
Loricariidae										
<i>Rhinelepis aspera</i>	12	32.0-45.5	334-1037	12	28.2-41.4	261-718	external	non-migratory ²	adhesive ¹	yes ²
Incertae sedis										
<i>Conorhynchus conirostris</i> *	12	35.3-71.9	350-3900	10	36.3-76.9	364-4950	external	migratory ⁴	free ¹	no ²

According to ¹Rizzo et al., 2002; ²Sato et al., 2003; ³Santos et al., 2004; ⁴Sato and Godinho, 2004; ⁵Agostinho et al., 2007; ⁶Ferraris, 2007.

*Previously included in the family Pimelodidae.

Table 2. Histometrical and histochemical characteristics of vitellogenic oocytes of the Neotropical catfishes analyzed: mean $\pm$ S.E. oocyte diameter (OD), thickness and histochemical content of the zona radiata (ZR) and follicular cells (FC).

Species	Histometric			Histochemistry	
	OD (μm)	ZR (μm)	FC (μm)	ZR	FC
<i>T. galeatus</i>	813.8 $\pm$ 91.4	1.2 $\pm$ 0.3	98.4 $\pm$ 7.6	NGP	NGP + GPS
<i>P. maculatus</i>	496.1 $\pm$ 65.3	1.7 $\pm$ 0.6	25.4 $\pm$ 5.2	NGP + CGC	NGP + SGC
<i>P. corruscans</i>	488.6 $\pm$ 53.1	1.2 $\pm$ 0.4	18.8 $\pm$ 2.9	NGP + CGC	NGP + SGC
<i>L. alexandri</i>	1505.8 $\pm$ 197.1	1.5 $\pm$ 0.5	38.9 $\pm$ 4.3	NGP	NGP + CGC
<i>R. aspera</i>	956.2 $\pm$ 182.7	4.8 $\pm$ 1.0	52.3 $\pm$ 9.1	NGP	NGP + CGC
<i>C. conirostris</i>	523.3 $\pm$ 66.0	1.8 $\pm$ 0.4	29.8 $\pm$ 5.7	NGP + CGC	NGP + SGC

NGP, neutral glycoproteins; GPS, glycoproteins rich in sialic acid; CGC, carboxylic acid glycoconjugates; SGC, sulphated acid glycoconjugates.

5. CONCLUSÕES

A morfologia do aparelho reprodutor de machos e fêmeas dos Siluriformes analisados apresentou características similares entre peixes migradores, não migradores com cuidado parental e inseminador interno, tais como:

- Espécies Migradoras (*P. maculatus*, *P. corruscans* e *C. conirostris*)
 - Grande tamanho corporal;
 - Franjas testiculares filiformes;
 - Espermatozóides com cabeça arredondada;
 - Ausência de secreção testicular (exceto *P. maculatus* - secreção globosa);
 - Pequeno diâmetro dos ovócitos vitelogênicos;
 - Zona radiata delgada;
 - Células foliculares cúbicas.

- Espécies não migradoras com cuidado parental (*L. alexandri* e *R. aspera*)
 - Tamanho corporal mediano;
 - Franjas arredondadas ou projeções pregueadas;
 - Espermatozóides com cabeça arredondada;
 - Secreção homogênea produzida na região caudal dos testículos;
 - Grande diâmetro dos ovócitos vitelogênicos;
 - Zona radiata com espessura variada;
 - Células foliculares prismáticas.

- Espécie com inseminação interna (*T. galeatus*)
 - Tamanho corporal pequeno;
 - Franjas filiformes;
 - Vesícula seminal acessória ao testículo;
 - Espermatozóides com cabeça alongada que formam pacotes de espermatozeugma;
 - Grande diâmetro dos ovócitos vitelogênicos;
 - Zona radiata delgada;
 - Células foliculares prismáticas;
 - Epitélio lamelar ovariano com funções armazenadora e secretora.

REFERÊNCIAS

ABRAHAM M, HILGE V, RIEHL R, IGER Y. 1993. Muco-follicle cells of the jelly coat in the oocyte envelope of the sheatfish (*Silurus glanis* L.). **J Morphol** 217:37-43.

AGOSTINHO AA. 1985. **Estrutura da população, idade e crescimento de *Rhinelepis aspera* (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Loricariidae) do rio Paranapanema**. PHD Dissertation, Universidade Federal de São Carlos.

AGOSTINHO AA, PELICICE FM, PETRY AC, GOMES LC, JÚLIO JR. HF. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. **Aquat Ecosyst Health** 10:174-186.

ALVES CBM, POMPEU PS. 2001. **Peixes do rio das Velhas: passado e presente**. Belo Horizonte: SEGRAC. 194p.

BALON EK. 1984. Patterns in the evolution of reproduction styles in fishes. In: POTTS GW, WOOTTON RJ, editors. **Fish reproduction: strategies and tactics**. London: Academic Press. pp 35-53.

BARNI A, MAZZOLDI C, RASOTTO MB. 2001. Reproductive apparatus and male accessory structures in two batrachoid species (Teleostei, Batrachoididae). **J Fish Biol** 58:1557-1569.

BARROS MDM, GUIMARÃES-CRUZ RJ, VELOSO-JÚNIOR VC, SANTOS JE. 2007. Reproductive apparatus and gametogenesis of *Lophiosilurus alexandri* Steindachner (Pisces, Teleostei, Siluriformes). **Rev Bras Zool** 24:213-221.

BAZZOLI N. 2003. Parâmetros reprodutivos de peixes de interesse comercial na região de Pirapora. In: GODINHO HP, GODINHO AL, editors. **Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais**. Belo Horizonte: PUC Minas. pp 291-306.

BAZZOLI N, GODINHO HP. 1997. Ovócitos vitelogênicos do surubim *Pseudoplatystoma corruscans* e do pacamã *Lophiosilurus alexandri*. In: MIRANDA MOT, editor. **Surubim**. Belo Horizonte: Ibama. pp 81-90.

BENNEMANN ST, SHIBATTA OA, GARAVELLO JC. 2000. **Peixes do rio Tibaji: uma abordagem ecológica**. Londrina: Ed. Universidade Estadual de Londrina. 62 p.

BEGOVAC PC, WALLACE RA. 1987. Ovary of the Pipefish, *Syngnathus scovelli*. **J Morphol** 193:117-133.

BRITSKI HA, SATO Y, ROSA ABS. 1988. **Manual de identificação de peixes da região de Três Marias: com chaves de identificação para os peixes da bacia do São Francisco**. 3ª ed. Brasília: Câmara dos Deputados/Codevasf. 143p.

BRITO MFG, BAZZOLI N. 2003. Reproduction of the surubim catfish (Pisces, Pimelodidae) in the São Francisco River, Pirapora Region, Minas Gerais, Brazil. **Arch Med Vet** 55:624-633.

BURNS JR, WEITZMAN SH. 2005. Insemination in ostariophysan fishes. In: GRIER HJ, URIBE MC, editors. **Viviparous fishes**. Homestead: New Life Publications. pp 107–134.

BURNS JR, MEISNER AD, WEITZMAN SH, MALABARBA LR. 2002. Sperm and spermatozeugma ultrastructure in the inseminating catfish, *Trachelyopterus lucenai* (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae). **Copeia** 1:173-179.

CARVALHO ED, ALEGRETTI JR, FUJIHARA CY, GRASSIOTO IQ. 1995. Análise premilinar da biologia reprodutiva de mandiúva *Pimelodus maculatus* (Pisces – Siluriformes -Pimelodidae) no reservatório de Jurumirim (alto do rio Paranapanema). In: **Resumos Encontro de Ictiologia**, Sociedade Brasileira de Ictiologia.

CHOWDHURY I, JOY KP. 2007. Seminal vesicle and its role in the reproduction of teleosts. **Fish Physiol Biochem** 33:383-398.

FAUSTO MA, PICCHIETTI S, TARDEI AR, ZENI C, SCAPIGLIATI G, MAZZINI M, ABELLI L. 2004. Formation of the egg envelope of a teleost, *Dicentrarchus labrax* (L.): immunochemical and cytochemical detection of multiple components. **Anat Embryol** 208:43-53.

FÁVARO LF, FREHSE FA, OLIVEIRA RN, SCHWARZ-JÚNIOR R. 2005. Reprodução do bagre amarelo, *Cathorops spixii* (Agassiz) (Siluriformes, Ariidae), da Baía de Pinheiros, região estuarina do litoral do Paraná, Brasil. **Rev Bras Zool** 22:1022-1029.

FERRARIS CJ. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. **Zootaxa** 1418:1-628.

GODINHO AL, KYNARD B, GODINHO HP. 2007. Migration and spawning of female surubim (*Pseudoplatystoma corruscans*, Pimelodidae) in the Sao Francisco river, Brazil. **Environ Biol Fish** 80:421-433.

GODINHO AL, LAMAS IR, GODINHO HP. 2009. Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. **Environ Biol Fish** 87:143-162.

GODINHO HM, FERRI S, MEDEIROS LO, BARKER JMB. 1974. Morphological changes in the ovary of *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Pisces, Siluroidei), related to the reproductive cycle. **Rev Bras Biol**, 34:581-588.

GODINHO HP, GODINHO AL. 2003. **Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais**. Belo Horizonte: Ed. PUC Minas. 440 p.

GRIER HJ. 1993. Comparative organization of Sertoli cells including the Sertoli cell barrier. In: RUSSELL LD, GRISWOLD MD, editors. **The Sertoli Cell**. Clearwater: Cache River Press. pp 704-739.

GUIMARÃES-CRUZ RJ, SANTOS JE. 2004. Testicular structure of three species of neotropical freshwater pimelodids (Pisces, Pimelodidae). **Rev Bras Zool** 21:267-271.

JAMIESON BGM. 1991. **Fish evolution and systematics: Evidence from spermatozoa**. Cambridge: Cambridge University Press. 319 p.

KOLM N, AHNESJÖ I. 2005. Do egg size and parental care coevolve in fishes? **J Fish Biol** 66:1499-1515.

KOYA Y, TAKANO K, TAKAHASHI H. 1995. Annual changes in fine structure of inner epithelial lining of the ovary of a marine sculpin, *Alcichthys alcicornis* (Teleostei: Scorpaeniformes), with internal gametic association. **J Morphol** 223:85-97.

LAHNSTEINER F, RICHTARSKI U, PATZNER RA. 1990. Function of the testicular gland in two blennioid fishes, *Salaria* (=Blennius) *pavo* and *Lipophrys* (=Blennius) *dalmatinus* (Blenniidae, Teleostei) as revealed by electron microscopy and enzyme histochemistry. **J Fish Biol** 37:85-97.

LEGENDRE M, LINHART O, BILLARD R. 1996. Spawning and management of gametes, fertilized eggs and embryos in silurioidei. **Aquat Living Resour** 9:59-80.

LOIR M, CAUTY C, PLANQUETTE P, LE BAIL PY. 1989. Comparative study of the male reproductive tract in seven families of South-American catfishes. **Aquat Living Resour** 2:45-56.

LOPES DCJR, BAZZOLI N, BRITO MFG, MARIA TA. 2004. Male reproductive apparatus in the South American catfish *Conorhynchus conirostris*. **J Fish Biol** 64:1419-1424.

LOWE-MCCONNELL RH. 1987. **Ecological Studies in Tropical Fish Communities**. Cambridge: Cambridge University Press. 382 p.

LUNDENBERG JG, LITTMANN MW. 2003. Pimelodidae. In: REIS RE, KULLANDER SO, FERRARIS CJ, editors. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS. pp 432-446.

MAZZOLDI C, PETERSEN CW, RASOTTO MB. 2005. The influence of mating apparatus on seminal vesicle variability among gobies (Teleostei, Gobiidae). **J Zool Systemat Evol Res** 43:307-314.

MAZZOLDI C, LORENZI V, RASOTTO MB. 2007. Variation of male reproductive apparatus in relation to fertilization modalities in the catfish families Auchenipteridae and Callichthyidae (Teleostei: Siluriformes). **J Fish Biol** 70:243-256.

MCELMAN JF, BALON EK. 1980. Early ontogeny of white sucker, *Catostomus commersoni*, with steps of saltatory development. **Environ Biol Fish** 5:191-224.

MEISNER AD, BURNS JR, WEITZMAN SH, MALABARBA LR. 2000. Morphology and histology of the male reproductive system in two species of internally inseminating South American catfishes. *Trachelyopterus lucenai* and *T. galeatus* (Teleostei: Auchenipteridae). **J Morphol** 246:131-141.

NAGAHAMA Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. In: HOAR WS, RANDALL DJ, DONALDSON EM, editors. **Fish Physiology**. New York: Academic Press. pp 223-276.

PARENTI LR, GRIER HJ. 2004. Evolution and phylogeny of gonadal morphology in bony fishes. **Integr Comp Biol** 44:333-348.

PARREIRA GG, CHIARINI-GARCIA H, MELO RCN, VIEIRA FO, GODINHO, HP. 2009. Spermatozoon and its relationship with the ovarian lamellae in the internally inseminating catfish *Trachelyopterus galeatus*. **Microsc Res and Tech** 72:889-897.

PATIÑO R, SULLIVAN CV. 2002. Ovarian follicle growth, maturation, and ovulation in teleost fish. **Fish Physiology and Biochemistry** 26:57–70.

PEARSE AGE. 1985. **Histochemistry, Theoretical and Applied Analytical Technology**. Edinburgh: Churchill Livingstone. 1055 p.

REIS RE, KULLANDER SO, FERRARIS, CJ. 2003. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS. 729 p.

RICHTARSKI U, PATZNER RA. 2000. Comparative morphology of male reproductive apparatus in Mediterranean blennies (Blenniidae). **J Fish Biol** 56:22-36.

RIEHL R. 1996. The ecological significance of the egg envelope in teleosts with special reference to limnic species. **Limnologia** 26:183-189.

RIZZO E, SATO Y, BARRETO BP, GODINHO HP. 2002. Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. **J Fish Biol** 61:615-632.

ROSA RS, LIMA FCT. 2008. Peixes. In: MACHADO ABM, DRUMMOND GM, PAGLIA AP, editors. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. pp 8-285.

SANTOS GM, MÉRONA B, JURAS AA, JÉGU M. 2004. **Peixes do baixo Rio Tocantins: 20 anos depois da Usina Hidrelétrica Tucuruí**. Brasília: Eletronorte. 216 p.

SANTOS JE, BAZZOLI N, SANTOS GB. 2001. Morphofunctional organization of the male reproductive apparatus of the catfish *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874). **Tissue Cell** 33:533-540.

SANTOS JE, PADILHA GEV, BOMCOMPAGNI-JÚNIOR O, SANTOS GB, RIZZO E, BAZZOLI N. 2006. Ovarian follicle growth in the catfish *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes: Pimelodidae). **Tissue Cell** 38:303–310.

SATO Y. 1999. **Reprodução de peixes da bacia do rio São Francisco: indução e caracterização de padrões**. PHD Dissertation, Universidade Federal de São Carlos. 179 p.

SATO Y, GODINHO HP. 1988. Adesividade de ovos e tipo de desova dos peixes de Três Marias, MG. In: **Anais Encontro Anual de Aquicultura de Minas Gerais**, Belo Horizonte.

SATO Y, GODINHO HP. 1999. Peixes da bacia do rio São Francisco. In: Lowe-McConnell RH, editor. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo: EDUSP. 534 p.

SATO Y, GODINHO HP. 2004. Migratory fishes of the São Francisco River. In: CAROLSFELD J, HARVEY B, ROSS C, BAER A, editors. **Migratory fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status**. Victoria: World Fisheries Trust. pp 195-232.

SATO Y, FENERICH-VERANI N, NUÑER APO, GODINHO HP, VERANI JR. 2003. Padrões reprodutivos de peixes da bacia do São Francisco. In: GODINHO HP, GODINHO AL, editors. **Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais**. Belo Horizonte (Brazil): PUC Minas. pp 229-274.

SHIBATTA OA. 2003. Pseudopimelodidae (Bumblebee catfishes, dwarf marbled catfishes). In: REIS RE, KULLANDER SO, FERRARIS CJ, editors. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. Porto Alegre: EDIPUCRS. pp 401-405.

SISCAR AK. 1970. Morphology of the urinogenital apparatus of some siluroid fishes. **Proc Zool Soc** 23:93-117.

SNEED KE, CLEMENS HP. 1963. The morphology of the testes and accessory reproductive glands of the catfishes (Ictaluridae). **Copeia** 4:606-611.

SPADELLA MA, OLIVEIRA C, QUAGIO-GRASSIOTTO, I. 2008. Morphology and histology of male and female reproductive apparatus in the inseminating species *Scoloplax distolothrix* (Teleostei: Siluriformes: Scoloplacidae). **J Morphol** 269:1114-1121.

STEHR CM, HAWKES JW. 1979. The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structures in the starry flounder *Platichthys stellatus* (Pallas) and pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). **Cell Tissue Res** 202:341-356.

SUZUKI HI, AGOSTINHO AA, WINEMILLER KO. 2000. Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. **J Fish Biol** 57:791-807.

TEUGELS GG. 1996. Taxonomy, phylogeny and biogeography of catfishes (Ostariophysi: Siluroidei): an overview. **Aquat Living Resour** 9:9-34.

TYLER CR, SUMPTER JP. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, 6:287-318.

WOOTTON RJ. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. In: POTTS GW, WOOTTON RJ, editors. **Fish reproduction: strategies and tactics**. London: Academic Press. 410 p.