



Populações monossexo em peixes nativos brasileiros: iniciando o futuro

Monosex population in Brazilian native fish: the start of the future

Fernanda Loureiro de Almeida^{1,‡}, Vanessa Ribeiro Reis² e Irani da Silva Morais³

¹Embrapa Amazônia Ocidental, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Manaus, AM, Brasil.

²Programa de Pós-graduação em Biotecnologia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brasil.

³Programa de Pós-graduação em Ciências Pesqueiras dos Trópicos, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, AM, Brasil.

Resumo

Técnicas de controle e manipulação do sexo fenotípico têm sido amplamente utilizadas na piscicultura mundial (como atividade pecuária) e em estudos científicos acerca da fisiologia reprodutiva de peixes. A indução do sexo desejado é possível graças à alta flexibilidade do processo de diferenciação sexual de peixes e seus variados sistemas de determinação sexual. Atualmente, são produzidas populações monossexo em mais de 20 espécies de peixes de importância comercial em diferentes países. Se nos países mais avançados a produção monossexuada de peixes já é prática consolidada, no Brasil a única espécie produzida comercialmente em lotes monossexo é africana (tilápia Nilótica), ou seja, exótica. Entretanto, recentes investigações sobre desempenho zootécnico comparativo entre machos e fêmeas têm sido desenvolvidas nos peixes nativos brasileiros. Essa revisão aborda as finalidades e métodos para produção de populações monossexo em peixes, ressaltando a sua ampla disseminação na aquicultura mundial, e traz à tona as primeiras espécies nativas brasileiras em que esse tipo de estudo tem sido realizado.

Palavras-chave: piscicultura, inversão sexual, hormônio.

Abstract

Techniques for controlling and manipulating phenotypic sex have been widely used in fish farming worldwide (as livestock activity) and in scientific studies of fish reproductive physiology. The induction of a desired sex is possible due to the high flexibility of the process of fish sex differentiation and the different systems of fish sex determination. Currently, monosex populations are produced in at least 20 economically important fish species in different countries. While in the most advanced countries the monosex production of fish is already consolidated, in Brazil the only species produced commercially in monosex batches is African (Nile tilapia), i.e. exotic. However, recent research on the comparative production between males and females has been developed with native Brazilian fish. This review addresses the purposes and methods for producing monosex population in fish, highlighting their wide spread use in the world and brings to light the first native Brazilian species in which this type of study has been already conducted.

Keywords: aquaculture, sex reversal, hormone.

Introdução

Na indústria de piscicultura, a variação fenotípica entre machos e fêmeas de determinadas espécies podem representar ganhos econômicos significativos, principalmente após a puberdade. O exemplo mais comum é a diferença no ganho de peso e crescimento entre machos e fêmeas, como consequência da incidência da puberdade em idades diferentes. Os peixes naturalmente possuem um alto grau de plasticidade sexual se comparados aos vertebrados superiores. Os sistemas de determinação sexual variam de genético a ambiental, e a presença de hermafroditismo não é incomum. A diferenciação sexual ocorre após a eclosão das larvas numa vasta gama de tamanho e idade (espécie-específicas). Essas características são muito favoráveis à indústria de aquicultura, pois podem ser aproveitadas para o aumento da produção no cultivo de peixes de corte, ornamentais, de ova e no manejo de reprodutores. As altas flexibilidade e variabilidade sexuais dos peixes permitem que o sexo fenotípico seja facilmente manipulado, possibilitando a produção de lotes monossexuados, ou seja, lotes exclusivos de machos ou de fêmeas, dependendo do sexo mais produtivo zootecnicamente. Na piscicultura nativa brasileira, são ainda poucas as espécies em que se tenha identificado o rendimento produtivo superior de um gênero em relação ao outro. Por outro lado, diferentes pesquisas com caraciformes, siluriformes e perciformes têm sido desenvolvidas para detectar essa possível diferença entre gêneros e/ou para produzir o sexo mais rentável, numa fase mais avançada desta tecnologia, para a produção comercial de peixes nativos.

Determinação e diferenciação sexual em teleósteos

Em vertebrados, a formação das gônadas envolve uma complexa série de eventos genéticos, moleculares e celulares que culminam com a formação e atividade (durante a puberdade) de ovários e testículos. Esse complexo

[‡]Correspondência: fernanda.almeida@embrapa.br

Recebido: 11 de dezembro de 2018

Aceito: 11 de março de 2019

processo de desenvolvimento gonadal depende fundamentalmente de dois fatores distintos, porém de semelhante importância: o sistema de determinação sexual e o processo de diferenciação sexual. Enquanto o primeiro se refere à soma dos mecanismos genéticos e ambientais que determinam a expressão do sexo de um indivíduo, o segundo corresponde a todas as alterações morfológicas pelas quais uma gônada indiferenciada passa até se consolidar como ovário ou testículo.

Diferentemente dos mamíferos, que possuem o gene *Sry* (Sex-determining Region Y) no cromossomo sexual Y bem definido e conservado determinando o sexo de cada indivíduo, os peixes apresentam uma vasta gama de sistemas de determinação sexual, Fig.1 (Devlin e Nagahama, 2002; Herpin e Schartl, 2015). Resumidamente, esses sistemas podem ser agrupados em determinação sexual genética ou ambiental, havendo ainda uma interação entre ambos (em variados graus) em algumas espécies (Yamamoto et al., 2014). Nas espécies de machos heterogaméticos, conhecidas por sistema XX/XY, o sexo é determinado por diferentes e não-conservados genes, denominados master sex-determining genes (SDG) presentes no cromossomo Y, e variam de espécie para espécie (Matsuda et al., 2002; Hattori et al., 2012; Myosho et al., 2012; Takehana et al., 2014; Pan et al., 2018). Em outras espécies monofatoriais, como ZZ/ZW, e nas polifatoriais ou poligênicas não existe a identificação de um único gene que dite o sexo dos indivíduos. Nestes casos, a ação de diferentes genes é epistática, ou seja, a interação entre eles é que determina o sexo dos indivíduos. Ademais, as interações genótipo-ambiente são frequentes nestas condições (Ospina-Álvarez e Piferrer, 2008; Penman e Piferrer, 2008; Baroiller et al., 2009; Liew et al., 2012; Wilson et al., 2014). E por fim, o sistema de determinação do sexo em peixes pode diferir em espécies muito relacionadas e às vezes até entre diferentes populações da mesma espécie (revisado em Pan et al., 2018).

Na maioria dos peixes gonocóricos, o processo de desenvolvimento das gônadas segue a diferenciação ovariana ou testicular diretamente, a partir da gônada indiferenciada. No entanto, em um pequeno número de espécies, ocorre primeiro o desenvolvimento de ovários em toda a população. Ainda em estágio juvenil, a estrutura ovariana regride em uma parte da população e ocorre então a formação testicular (Orban et al., 2009; Geffroy et al., 2013).

Normalmente, o genótipo feminino dá origem a um fenótipo feminino, da mesma forma que o sexo masculino é produto do genótipo masculino. No entanto, como apontado por Adkins-Regan (1987), em alguns animais, particularmente em vertebrados inferiores, a diferenciação sexual pode ser tão facilmente alterada por fatores ambientais que o sexo fenotípico resultante pode diferir do sexo genético.

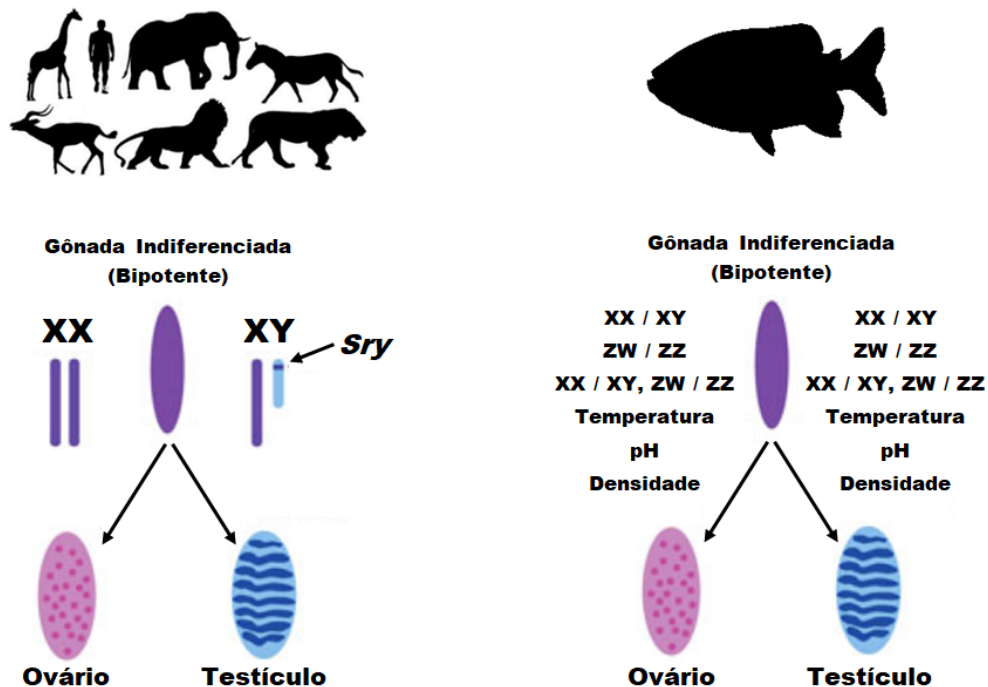


Figura 1. Sistemas de determinação sexual em mamíferos e em peixes teleostes.

Esteroides sexuais na diferenciação sexual de peixes

Muito embora os mecanismos de determinação sexual e os genes envolvidos no início do processo de diferenciação sexual das gônadas sejam variados em peixes, geralmente os esteroides sexuais são os mediadores finais da diferenciação gonadal (Guiguen et al., 1999; Nakamura et al., 1998; Gonzalez e Piferrer, 2000; Nagahama, 2000; Vizziano-Cantonet et al., 2011). Ou seja, de uma forma muito conservada em todos os vertebrados, estrógenos e andrógenos, atuando via receptores específicos, são os indutores da diferenciação de ovários e testículos,

respectivamente. Na maioria das vezes, o estradiol é o responsável pela feminização das gônadas indiferenciadas, enquanto que os andrógenos, geralmente a 11-cetotestosterona, podem ser indutores ou o produto resultante da diferenciação testicular.

Populações monosexo de peixes

Em animais, geralmente existe uma variação fenotípica entre machos e fêmeas da mesma espécie, principalmente na fase adulta (pós-púbere). Na piscicultura, essa diferença pode ser convertida em aumento na produtividade e rentabilidade, caso sejam produzidos somente indivíduos do sexo com superioridade zootécnica.

Baseados nessas diferenças e buscando maximizar a produção de pescado, Donaldson e Hunter (1982) iniciaram os primeiros estudos para a produção de populações monosexo em salmonídeos com finalidade comercial, já ao final dos anos 70. Atualmente, mais de 20 espécies são comercialmente produzidas em lotes monosexo em diferentes países. Entre eles o salmão do Atlântico *Salmo salar*, truta arco íris *Ocorhynchus mykiss*, bagre asiático *Heteropneustes fossilis* em Bangladesh, linguado *Paralichthys lethostigma* nos Estados Unidos, carpa comum *Cyprinus carpio*, peixe carvão do Pacífico (black cod) *Anoploma fimbria*, enguia europeia *Anguilla anguilla* e enguia japonesa *A. japonica* na Itália, Israel e Japão, robalo *Dicentrarchus labrax* na Espanha e França, bacalhau *Gadus morhua* na Noruega e Canadá, alabote *Hippoglossus hippoglossus* na Noruega, Canadá e Escócia, sargo *Lepomis macrochirus* nos Estados Unidos, crappie *Pomoxis nigromaculatus* nos Estados Unidos e *Puntius gonionotus* na Austrália, Tab. 1.

Tabela 1. Espécies em que há produção monosexo (comercial ou experimentalmente).

| Espécie | Sexo | Vantagem | Referências |
|----------------------------------|------|--|--|
| <i>Anoploma fimbria</i> | F | Maior crescimento | Luckenbach et al., 2017. |
| <i>Anguilla anguilla</i> | F | Maior crescimento | Tzchori et al., 2004. |
| <i>Astyanax altiparanae</i> | F | Maior crescimento | Bem et al., 2012. |
| <i>Betta splendens</i> | M | Coloração e nadadeiras | Kirankumar e Pandian, 2002. |
| <i>Centropomus undecimalis</i> | F | Obtenção de matrizes | Passini et al., 2016. |
| <i>Cyprinus carpio</i> | F | Valor de ovos (óocitos) | Kocour et al., 2003. |
| <i>Dicentrarchus labrax</i> | F | Maior Crescimento | Navarro-Martín et al., 2009. |
| <i>Epinephelus marginatus</i> | M | Escassez de reprodutores | Sanches et al., 2009. Garcia et al., 2013. |
| <i>Gadus morhua</i> | F | Qualidade de carne | Lin et al., 2012. |
| <i>Halichoeres trimaculatus</i> | M | Escassez de reprodutores | Nozu et al., 2009. |
| <i>Heteropneustes fossilis</i> | F | Qualidade de carne | Ahmed et al., 2015. |
| <i>Hippoglossus hippoglossus</i> | F | Maior crescimento | Hendry et al., 2003. Babiak et al., 2012. |
| <i>Ictalurus punctatus</i> | M | Maior Crescimento | Dunham et al., 2000. |
| <i>Lepomis macrochirus</i> | M | Maior crescimento | Wang et al., 2008. Bye e Lincoln, 1986. |
| <i>Oncorhynchus mykiss</i> | F | Qualidade de carne | Kuzminski e Dobosz, 2010. Razmi et al., 2011. |
| <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> | F | Qualidade de carne | Hunter et al., 1983. |
| <i>Oreochromis sp.</i> | M | Maior crescimento Evitar a reprodução | Drummond et al., 2009. Turra et al., 2010. |
| <i>Paralichthys dentatus</i> | F | Maior crescimento | Specker e Chandlee, 2003 |
| <i>Paralichthys lethostigma</i> | F | Maior crescimento | Luckenbach et al., 2003. |
| <i>Poecilia latipinna</i> | M | Nadadeira dorsal | Kavitha e Subramanain, 2011. |
| <i>Poecilia reticulata</i> | M | Coloração; nadadeira caudal | Kavumpurath e Pandian, 1993. |
| <i>Pomoxis nigromaculatus</i> | M | Maior crescimento | Arslan e Fhels, 2004. |
| <i>Pseudobagrus fulvidraco</i> | F | Maior crescimento | Park et al., 2004. |
| <i>Puntius gonionotus</i> | F | Maior crescimento | Pongthana et al., 1999. |
| <i>Rhamdia quelen</i> | F | Maior Crescimento | Amaral-Junior et al., 2008. |
| <i>Salmo salar</i> | F | Qualidades da carne | Simpson et al., 1976. Lee et al., 2004. |
| <i>Scophthalmus maximus</i> | F | Maior crescimento | Imsland et al., 1997. |

Atualizado de Reis et al. 2016.

Os exemplos mais comuns do uso da técnica em piscicultura se baseiam nas diferenças entre gêneros relacionadas a ganho de peso e/ou crescimento (peixes de corte), composição da carcaça (peixes de corte), forma ou coloração do corpo (aquariofilia), produção de ova (esturjão e salmonídeos) e atraso da puberdade (Arai, 2001; Cnaani e Levavi-Sivan, 2009; Kocour et al., 2003; Kirankumar e Pandian 2002; Kavumpurath e Pandian, 1993;

revisado em Taranger et al., 2010). Os lotes monosexo também são mais uniformes, agregando valor ao produto final (Cnaani e Levavi-Sivan, 2009; Turra et al., 2010). Além disso, em algumas espécies de teleósteos a puberdade está relacionada a alta incidência de brigas e ocorrência de doenças (revisado em Taranger et al., 2010).

Produção e legislação de população monosexo de peixes

A manipulação do sexo fenotípico em peixes pode ser realizada por hibridização, manipulações genéticas, como ginogênese e androgênese, ou com o uso de esteróides sexuais. Ainda, em algumas espécies de peixe a masculinização é feita com a administração de inibidores de aromatase. Dentre todas, o uso de hormônios é o método mais fácil e eficiente se comparado aos outros e por isso o mais praticado no cultivo comercial de peixes.

O uso de hormônios para a obtenção de populações monosexo pode ser de forma direta, quando os hormônios são administrados diretamente aos peixes a serem invertidos sexualmente, ou indireta, quando parentais (reprodutores e matrizes) sofrem a inversão sexual para produzirem linhagens exclusivas de um só sexo (revisado e ilustrado em Reis et al., 2016).

O método direto pode ser utilizado em qualquer espécie de peixe, independentemente do sistema de determinação sexual. A simplicidade e rapidez no alcance dos resultados representam suas principais vantagens e explicam seu frequente uso na maioria das espécies produzidas em populações monosexo (Piferrer, 2001). Entretanto, o uso de hormônio em peixes para o consumo humano, mesmo que em fases iniciais de vida e em baixas dosagens, ainda é alvo de muitos debates e divergências científicas.

O método indireto implica na necessidade de se identificar o sistema de determinação sexual de cada espécie em questão e é muito demorado, principalmente quando não há marcador molecular para sexo na espécie. Podendo levar até dez anos para a produção dos primeiros lotes monosexo. Em contrapartida, uma vez identificados os neo-machos (reprodutores geneticamente femininos e fenotipicamente machos) ou neo-fêmeas (matrizes geneticamente masculinas e fenotipicamente fêmeas) ou ainda super fêmeas ou super machos no plantel, a produção monosexo é contínua e sem necessidade de uso de hormônios nos peixes, com exceção da reposição eventual de reprodutores do plantel.

Em alguns países (principalmente a Comunidade Europeia) é proibido o uso de esteróides sexuais em animais de corte. Em outros como Estados Unidos, Canadá, Austrália, Nova Zelândia e Argentina é permitido o uso dos esteroides naturais testosterona, progesterona e 17β -estradiol e dois compostos sintéticos zeranol e acetato de trembolona na pecuária (Hoga et al., 2018). No Brasil, a importação, produção, marketing e uso de produtos naturais ou artificiais são proibidos para fins de crescimento e/ou ganhos de peso animal. Não se enquadra, neste caso, o uso dessas substâncias na fase inicial de vida, como usado na inversão sexual de peixes. No entanto, substâncias naturais ou sintéticas como testosterona, progesterona, estradiol, zeranol, acetato de trembolona são permitidas para fins terapêuticos, sincronização do ciclo estral e preparação de doadoras e receptoras para transferência de embriões (Brasil, 1991). O Codex Alimentarius Commission (Codex, que reúne os códigos e padrões internacionais de conduta e recomendações relativas à alimentos e segurança alimentar) estabelece que se for seguida a boa prática de criação de animais, é improvável que resíduos da utilização de 17β -estradiol, progesterona e testosterona na produção em bovinos representem um risco para a saúde humana. #

Sendo assim, até o presente momento o uso de hormônios com a finalidade de reversão sexual não é estabelecido pelo quadro legislativo de qualquer país, nem em recomendações de organizações regionais (Comissão Europeia) nem internacionais (JECFA ou Codex) que lidam com segurança alimentar.

Estudos de populações monosexo em peixes nativos brasileiros

O Brasil reúne uma das mais diversificadas ictiofaunas do planeta, com mais de 3 mil espécies catalogadas (Menezes et al., 2003; Buckup et al., 2007), dentre as quais muitas com potencial para a piscicultura. O país possui ainda cerca de 13% de toda a água doce do mundo e uma costa marinha que ultrapassa 10.000 km. A combinação desses fatores biológicos e físicos confere ao Brasil um potencial único para a atividade da aquicultura. Segundo Associação Brasileira da Piscicultura, o país produziu 691,700 mil toneladas de peixes de cultivo em 2017, e a expectativa é de aumento em 2018, com o aumento do consumo interno de peixes, atualmente na faixa dos 9,5 kg/hab/ano. (Peixe BR, 2018). Contudo, a indústria de piscicultura brasileira é recente e apresenta uma baixa produtividade se comparada aos maiores produtores de pescado no mundo. Isso se deve à escassez de tecnologias de produção específicas para os nossos peixes nativos e ao baixo conhecimento científico (que eventualmente embasa as tecnologias de produção) sobre as espécies nativas de interesse comercial.

Recentemente o número de estudos comparativos entre machos e fêmeas de peixes de corte tem aumentado no país, tanto em espécies de água doce quanto em espécies marinhas. Em relação às espécies nativas brasileiras, já foi relatado que fêmeas de jundiá *Rhamdia quelen*, tambaqui *Colossoma macropomum*, lambaris *Astyanax* spp. e robalo peva *Centropomus parallelus* podem crescer até 30% mais que os machos (Porto-Foresti et al., 2001; Navarro et al., 2006; Sato et al., 2006; Amaral-Junio et al., 2008; Bem et al., 2012; Ghiraldelli et al., 2007; Carvalho et al., 2014; Almeida et al., 2016). Em razão disso, nestas espécies idealiza-se a produção de população monosexo de fêmeas para aumento da produtividade de seu cultivo.

O jundiá foi a primeira espécie nativa brasileira que teve um protocolo para a formação de população



monosexo definido. Nesta espécie, as fêmeas são mais pesadas que os machos por sua maturação sexual (puberdade) ser mais tardia (Ghiraldelli et al., 2007). Assim, Amaral-Junior et al. (2008) desenvolveram um protocolo para feminização de machos de jundiá, com o uso de 17 β -estradiol por 30 dias, com eficiência de 70 a 80% do total de peixes.

Na mesma linha, nosso laboratório produziu lotes feminizados de tambaqui com uso de 17 β -estradiol na ração por 6 semanas (Reis e Almeida, 2018). Embora os grupos tratados apresentassem uma (baixa) porcentagem de peixes com gônadas intersexo (gônadas com tecidos ovariano e testicular simultaneamente) na população (16%), não foram identificados machos nos lotes monosexo produzidos com 120 mg E₂/Kg de ração. Análises posteriores revelaram a ausência de estradiol no músculo (dados ainda não publicados) e sangue de tambaquis tratados, e na água do experimento após devida cloração, confirmando a segurança ambiental e alimentar da técnica (Reis e Almeida, 2018).

As espécies de lambari *Astyanax* ssp. são amplamente disseminadas no país e valorizadas por sua carne saborosa e como isca viva. As fêmeas de lambari crescem mais e têm o corpo mais arredondado que os machos (Porto-Foresti et al., 2001; Sato et al., 2006), o que levou um grupo da Unesp de Rio Claro a iniciar trabalhos para a formação de população monosexo de fêmeas. Bem et al. (2012) verificaram a eficácia do uso de valerato de estradiol (20 mg, 40 mg, 80 mg/Kg de ração) na feminização de lambari *A. altiparanae*. A dose mais elevada resulta em 76% de feminização após 30 dias de tratamento. A presença de indivíduos intersexo (tambaqui) e inversões sexuais inferiores a 100% (lambari) geralmente ocorrem por dosagem hormonal insuficiente e/ou tempo curto de tratamento (Piferrer, 2001; Wang et al., 2008).

O estradiol também foi utilizado para formação de população monosexo de fêmeas de robalo peva. Na espécie, uma dosagem relativamente baixa (25 mg/kg ração) por 45 dias foi eficiente na produção de 100% de fêmeas, sem presença de intersexo (Carvalho et al., 2014).

Nos peixes marinhos, a inversão sexual tem sido também aplicada para obtenção de reprodutores e matrizes nos plantéis. As espécies robalo flecha ou robalo branco *C. undecimalis* e garoupa verdadeira *Epinephelus marginatus* são hermafrodita profândrica e protogínica, respectivamente. Com isso, é difícil a obtenção de fêmeas e machos, respectivamente, nos laboratório de reprodução, pela idade tardia em que revertem naturalmente o sexo. No caso da garoupa, por exemplo, os machos na natureza são velhos (10 anos de idade e 90 cm de tamanho) e portanto de difícil captura (Marino et al. 2001). Passini et al. (2016) conseguiram obter fêmeas de robalo utilizando implantes de estradiol (0.5 mg/kg) em machos adultos. Já para obtenção de machos de garoupa verdadeira a 17 α -metiltetosterona (Sanches et al., 2009) ou inibidor de aromatase-letrozol (Garcia et al., 2013) foram eficientes na inversão sexual efetiva de fêmeas adultas em machos, incluindo as atividades esteroidogênica e espermatogênica do órgão.

Muito se discute sobre diferenças de rendimento entre machos e fêmeas de peixes nativos do Brasil, porém os trabalhos são incipientes. Acredita-se, por exemplo, que na maioria dos peixes brasileiros as fêmeas sejam mais rentáveis, com taxas de crescimento superiores. Dentre essas espécies, destacam-se a cachara *Pseudoplatystoma fasciatum*, o pintado *P. corruscans*, o mandí *Pimelodus maculatus*, a matrinxã *Brycon amazonicus*, a piraputanga *B. insignis*, a piracanjuba *B. orbignyanus*, o pacu *Piaractus mesopotamicus*, a pirapitinga *P. braquipomum*, o curimatá *Prochilodus lineatus*, a tabarana *S. hilarii* e o dourado *Salminus brasiliensis* (comunicações pessoais).

Considerações Finais

O cultivo de lotes exclusivos de um só sexo é prática comum na indústria de piscicultura dos países desenvolvidos desde a década de 80. No Brasil, em se considerando o recente desenvolvimento e consolidação da atividade, a técnica tem sido estudada para diferentes espécies nativas. Os resultados são promissores, mas ainda há espaço para melhorias, principalmente em relação a medidas de segurança ambiental para evitar a contaminação de resíduos hormonais, mitigação de impacto ambiental e validações econômicas da técnica para as espécies nativas. Por último, várias destas espécies ainda restam sem ser avaliadas quanto ao dimorfismo sexual e seus efeitos na produção comercial. Essas informações certamente servirão de base para o desenvolvimento tecnológico das cadeias produtivas e darão impulso para o aumento da produção de pescado pela piscicultura brasileira.

Referências

- Adkins-Regan E.** Hormones and sexual differentiation. In: Norris, D.O., Jones, R.E. Eds., Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians, and Reptiles. Plenum, New York, pp.1-29, 1987.
- Ahmed GU, Rahman, MM, Alam MN, Alam MA.** Trial of sex reverse percentage on female Shing (*Heteropneustes fossilis*) by using 17 β -Estradiol sex hormone. Research in Agriculture Livestock and Fisheries, v.2, 313-317, 2015.
- Almeida FL, Lopes JS, Crescencio R, Izel ACU, Chagas EC, Boijink C.** Early puberty of farmed tambaqui (*Colossoma macropomum*): Possible influence of male sexual maturation on harvest weight. Aquaculture, v.452, p.224-232, 2016.
- Amaral Junior H, Nunes MFS, Garcia S.** Análise de diferentes dosagens de hormônio na ração, para definição de um protocolo de feminização do jundiá *Rhamdia quelen*. Rev Eletrôn Vet, v.9, p.1-7, 2008.



- Arai K.** Genetic improvement of aquaculture finfish species by chromosome manipulation techniques in Japan. *Aquaculture*, v.197, n.1, p.205-228, 2001.
- Arslan T, Phelps RP.** Production of monosex male black crappie, (*Pomoxis nigromaculatus*), populations by multiple androgen immersion. *Aquaculture*, v.234, p.561-573, 2004.
- Babiak J, Babiak I, Nes SV, Harboe T, Haugen T, Norberg B.** Induced sex reversal using an aromatase inhibitor, Fadrozole, in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, v.324, 276-280, 2012.
- Baroiller JF, D’cotta H, Saillant E.** Environmental effects on fish sex determination and differentiation. *Sex Development*, v. 3, p. 118-135, 2009.
- Bem JCD, Fontanetti CS, Senhorini JA, Parise-Maltempi PP.** Effectiveness of estradiol valerate on sex reversion in *Astyanax altiparanae* (Characiformes, Characidae). *Braz Arch Biol Technol*, v.55, n.2, p.283-290, 2012.
- Brazil.** Ministério de Estado da Agricultura e Reforma Agrária. Portaria No. 51 de 24 de Maio 1991.
- Buckup PA, Menezes NA, Ghazzi MSA.** Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. Vol. 1. Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2007.
- Bye VJ, Lincoln RF.** Commercial methods for the control of sexual maturation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R). *Aquaculture*, v.57, p.299-309, 1986.
- Carvalho CVA, Passini G, Costa WM, Cerqueira VR.** Feminization and growth of juvenile fat snook *Centropomus parallelus* fed diets with different concentrations of estradiol-17 β . *Aquacult Int*, v.22, p.1391-1401, 2014.
- Cnaani A, Levavi-Sivan B.** Sexual development in fish, practical applications for aquaculture. *Sexual Development*, v.3, n.2-3, p.164-175, 2009.
- Devlin RH, Nagahama Y.** Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, v.208, p.191-364, 2002.
- Donaldson EM, Hunter GA.** Sex control in fish with particular reference to salmonids. *Can J Fish Aquat Sci*, v.39, p.99-110, 1982.
- Drummond CD, Murgas LDS, Vicentini B.** Growth and survival of tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus,1758) submitted to different temperatures during the process of sex reversal. *Ciênc Agrotec*, v.33, p.895-902, 2009.
- Dunham RA, Majumdar K, Hallerman E, Bartley D, Mair G, Hulata G, Liu Z, Pongthana N, Bakos J, Penman D, Gupta M, Rothlisberg P, Hoerstgen-Schwark G.** Review of the status of aquaculture genetics. In: *Aquaculture in the Third Millennium. Technical Proceedings of the Conference on Aquaculture in the Third Millennium*, Bangkok, Thailand, p.137-166, 2000.
- Garcia CEDO, Araújo BC, Mello PH, Narcizo ADM, Rodrigues-Filho JA, Medrado A T, Zampieri RA, Floeter-Winter LM, Moreira RG.** Involvement of pituitary gonadotropins, gonadal steroids and breeding season in sex change of protogynous dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Teleostei: Serranidae), induced by a non-steroidal aromatase inhibitor. *Gen Comp Endocrinol*, v.192, p.170-180, 2013.
- Geffroy B, Guiguen Y, Fostier A, Bardonnat A.** New insights regarding gonad development in European eel: evidence for a direct ovarian differentiation. *Fish Physiol Biochem*, v.39, p.1129-1140, 2013.
- Ghiraldelli L, Machado C, Machado Fracalossi D, Zaniboni Filho E.** Desenvolvimento gonadal do jundiá, *Rhamdia quelen* (Teleostei, Siluriformes), em viveiros de terra, na região sul do Brasil. *Acta Scientiarum. Biol Sci*, v.29, n.4, 2007.
- González AV, Piferrer F.** Cytochrome P450 aromatase enzyme activity and reproduction in teleost fish: studies in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). In: Norberg, B., Kjesbu, O.S., Taranger, G.L., Andersson, E., Stefansson, S.O. (Eds.), *Proc. Sixth Int. Symp. Reprod Physiol Fish Univ Bergen*, pp.39-42, 2000.
- Guiguen Y, Baroiller JF, Ricordel MJ, Iseki K, McMeel OM, Martin SAM, Fostier A.** Involvement of estrogens in the process of sex differentiation in two fish species: the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and a tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Mol Reprod Dev*, v.54, p.154-162, 1999.
- Hattori RS, Murai Y, Oura M, Masuda S, Majhi SK, Sakamoto T, Fernandino JI, Somoza GM, Yokota M, Strussmann, CA.** A Y-linked anti-Mullerian hormone duplication takes over a critical role in sex determination. *Proc Natl Acad Sci U.S.A.*, v.109, p.2955-2959, 2012.
- Hendry CI, Martin-Robichaud DJ, Benfey TJ.** Hormonal sex reversal of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*, v.219, p.769-781, 2003.
- Herpin A, Schartl M.** Plasticity of gene-regulatory networks controlling sex determination: Of masters, slaves, usual suspects, newcomers, and usurpaters. *EMBO Rep.*, v.16, p.1260-1274, 2015.
- Hoga CA, Almeida FL, Felix G. R, Reyes FGR.** A review on the use of hormones in fish farming: Analytical methods to determine their residues. *CyTA – Journal of Food*, v.16, n.1, p.679-691, 2018.
- Hunter GA, Donaldson EM, Stoss J, Baker I.** Production of monosex female groups of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) by the fertilization of normal ova with sperm from sex-reversed females. *Aquaculture*, v.33, p.355-364, 1983.
- Imsland AK, Folkvord A, Grung GL, Stefansson SO, Taranger GL.** Sexual dimorphism in growth and maturation of turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque, 1810). *Aquacult Res*, v.28, p.101-114, 1997.
- Kavitha P, Subramanian P.** Effect of Tribulus terrestris on monosex production in *Poecilia latipinna*. *Current Science*, v.101, p.100-104, 2011.
- Kavumpurath S, Pandian TJ.** Production of an YY female guppy, *Poecilia reticulata*, by endocrine sex reversal



- and progeny testing. *Aquaculture*, v.118, p.183-189, 1993.
- Kirankumar S, Pandian TJ.** Effect on growth and reproduction of hormone immersed and masculinized fighting fish *Betta splendens*. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, v.293, p.606-616, 2002.
- Kocour M, Linhart O, Gela D.** Results of comparative growing test of all-female and bisexual population in two-year-old common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture International*, v.11, p.369-378, 2003.
- Kuzminski H, Dobosz S.** Effect of sex reversal in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) using 17 α -methyltestosterone and 11 β -hydroxyandrostenedione. *Arch Pol Fish*, v.18, p.45-49, 2010.
- Lee P, King H, Pankhurst N.** Preliminary assessment of sex inversion of farmed Atlantic salmon by dietary and immersion androgen treatments. *N Am J Aquac*, v.66, p.1-7, 2004.
- Liew WC, Bartfai R, Lim Z, Sreenivasan R, Siegfried KR, Orban L.** Polygenic sex determination system in zebrafish. *PLoS One*, v.7, p.e34397, 2012.
- Lin S, Benfey TJ, Martin-Robichaud DJ.** Hormonal sex reversal in Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Aquaculture*, v.364-365, p.192-197, 2012.
- Luckenbach JA, Godwin J, Daniels HV, Borski RJ.** Gonadal differentiation and effects of temperature on sex determination in southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). *Aquaculture*, v.216, p.315-327, 2003.
- Luckenbach, JA, Fairgrieve, WT, Hayman, ES.** Establishment of monosex female production of sablefish (*Anoplopoma fimbria*) through direct and indirect sex control. *Aquaculture*, v.479, p.285-296, 2017.
- Marino G, Azzurro E, Finoia MG, Messina MT, Massari A, Mandich A.** Reproduction in the dusky grouper from the southern Mediterranean. *J Fish Biol*, v.58, p.909-927, 2001.
- Matsuda M, Nagahama Y, Shinomiya A, Sato T, Matsuda C, Kobayashi T, Morrey CE, Shibata N, Asakawa S, Shimizu N.** DMY is a Y-specific DM-domain gene required for male development in the medaka fish. *Nature*, v.417, p.559-563, 2002.
- Menezes NA, Buckup PA, Figueiredo JL, Moura RL.** Catálogo das espécies de peixes marinhos do Brasil. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 2003.
- Myosho T, Otake H, Masuyama H, Matsuda M, Kuroki Y, Fujiyama A, Naruse K, Hamaguchi S, Sakaizumi M.** Tracing the emergence of a novel sex-determining gene in medaka, *Oryzias luzonensis*. *Genetics*, v.191, p.163p170, 2012.
- Nagahama Y.** Gonadal steroid hormones: major regulators of gonadal sex differentiation and gametogenesis in fish. In: International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish, 6., 2000, Bergen. Proceedings... Bergen: Institute of Marine Research and University of Bergen, 2000. p.211-222.
- Nakamura M, Kobayashi T, Chang XT, Nagahama Y.** Gonadal sex differentiation in teleost fish. *J Exp Zool*, v.281, p.362-372, 1998.
- Navarro RD, Silva RF, Ribeiro-Filho OP, Calado LL, Rezende FP, Silva CS, Santos LC.** Comparação morfométrica e índices somáticos de machos e fêmeas do lambari prata (*Astyanax scabripinnis* Jerenyns, 1842) em diferente sistema de cultivo. *Zootecnia Trop*, v.24, n.2, p.165-176, 2006.
- Navarro-Martín L, Blázquez M, Piferrer F.** Masculinization of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) by treatment with an androgen or aromatase inhibitor involves different gene expression and has distinct lasting effects on maturation. *Gen Comp Endocrinol*, v.160, n.1, p.3-11, 2009.
- Nozu R, Kojima Y, Nakamura M.** Short term treatment with aromatase inhibitor induces sex change in the protogynous wrasse, *Halichoeres trimaculatus*. *Gen Comp Endocrinol*, v.161, p.360-364, 2009.
- Orban L, Sreenivasan R, Olsson PE.** Long and winding roads: testis differentiation in zebrafish. *Mol Cell Endocrinol*, v.312, p.35-41, 2009.
- Ospina-Álvarez, N, Piferrer F.** Temperature-dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *PLoS One*, v.3, p.e2837, 2008.
- Pan Q, Guiguen Y, Herpin A.** Evolution of Sex Determining Genes in Fish. In M. K. Skinner (Ed.), *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press: Elsevier, vol. 6, pp. 168-175, 2018. ISBN: 9780128118993
- Park I, Kim J, Cho SH, Kim, DS.** Sex differentiation and hormonal sex reversal in the bagrid catfish *Pseudobagrus fulvidraco* (Richardson). *Aquaculture*, v.232, p.183-193, 2004.
- Passini G, Carvalho CVA, Sterzelecki FC, Cerqueira VR.** Induction of sex inversion in common snook (*Centropomus undecimalis*) males, using 17- β oestradiol implants. *Aquac Res*, v.47, n.4, p. 090-1099, 2016.
- Peixe BR.** Associação Brasileira da Piscicultura. O Anuário Brasileiro da Piscicultura 2018.
- Penman DJ, Piferrer F.** Fish gonadogenesis. Part I: genetic and environmental mechanisms of sex determination. *Rev Fish Sci*, v.16, p.16-34, 2008.
- Piferrer F.** Endocrine sex control strategies for the feminization of teleost fish. *Aquaculture*, v.197, p.229-281, 2001.
- Pongthana N, Penman DJ, Baoprasertkul P, Hussain MG, Islam MS, Powell SF, McAndrew BJ.** Monosex female production in the silver barb (*Puntius gonionotus*). *Aquaculture*, v.173, p.247-256, 1999.
- Porto-Foresti F, Oliveira C, Foresti F, Castilho-Almeida RB.** Cultivo do Lambari: Uma espécie de pequeno porte e grandes possibilidades. *Panor Aquic*, v.11, n.67, p.15-19, 2001.
- Razmi K, Naji T, Alizadeh M., Hoseinzadeh SH.** Hormonal sex reversal of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by ethynylestradiol-17 α (EE2). *Iran J Fish Sci*, v.10, p.304-315, 2011.



- Reis V, Almeida FL, Piferrer F.** Produção de populações monosexo em peixes. *Rev Bras Reprod Anim*, v.40, n.1, p.22-28, 2016.
- Reis, VR, Almeida, FL.** Effect of 17 β -oestradiol on the sex ratio of tambaqui, *Colossoma macropomum*. *Aquaculture Research*, v.50, n.1, 154-161, 2018.
- Sanches EG, Oliveira IR, Serralheiro PCS.** Inversão sexual da garoupa-verdadeira *Epinephelus marginatus*. *Rev Bras Saúde Prod Anim*, v.10, p.198-209, 2009.
- Sato Y, Sampaio EV, Fenerich-Verani N, Verani JR.** Biologia reprodutiva e reprodução induzida de duas espécies de Characidae (Osteichthyes, Characiformes) da bacia do São Francisco, Minas Gerais, Brasil. *Rev Bras Zool*, v.23, n.1, p. 267-273, 2006.
- Simpson TH.** Sex reversal in salmonids. *International Council for the Exploration of the Sea*, CM/E: v.48, 6p., 1976.
- Specker JL, Chandler MK.** Methodology for estradiol treatment in marine larval and juvenile fish: Uptake and clearance in summer flounder. *Aquaculture*, v.217, p.663-672, 2003.
- Takehana Y, Matsuda M, Myosho T, Suster ML, Kawakami K, Shin IT, Kohara, Y, Kuroki Y, Toyoda A, Fujiyama A, Hamaguchi S, Sakaizumi M, Naruse K.** Co-option of Sox3 as the male-determining factor on the Y chromosome in the fish *Oryzias dancena*. *Nat Commun*, v.5, p.4157, 2014.
- Taranger GL, Carrillo M, Schulz RW, Fontaine P, Zanuy S, Felip A, Weltzien FA, Dufour S, Karlsen O, Andersson E, Hansen T.** Control of puberty in farmed fish. *Gen Comp Endocrinol*, v.165, p.483-515, 2010.
- Turra EM, Oliveira DAA, Teixeira EA, Luz RK, Prado SA, Melo DC, Faria PMC, Sousa AB.** Controle reprodutivo em tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) por meio de manipulações sexuais e cromossômicas. *Rev Bras Reprod Anim*, v.34, p.1-28, 2010.
- Tzchori I, Degani G, Elisha R, Eliyahu R, Hurvitz A, Vaya J, Moav B.** The influence of phytoestrogens and estradiol-17 β on growth and sex determination in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture Res*, v.35, p.1213-1219, 2004.
- Vizziano-Cantonnet D, Anglade I, Pellegrini E, Guegue, MM, Fostier A, Guiguen Y, Kah O.** Sexual dimorphism in the brain aromatase expression and activity, and in the central expression of other steroidogenic enzymes during the period of sex differentiation in monosex rainbow trout populations. *Gen Comp Endocrinol*, v.170, n.2, p.346-355, 2011.
- Wang H, Gao Z, Beresa B, Ottobreb J, Wallata G, Tiua L, Rappa D, O'Bryanta P, Yao H.** Effects of estradiol-17 β on survival, growth performance, sex reversal and gonadal structure of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Aquaculture*, v.285, p.216-223, 2008.
- Wilson CA, High SK, McCluskey BM, Amores A, Yan YL, Titus TA, Anderson JL, Batzel P, Carvan MJ, Schartl M, Postlethwait JH.** Wild sex in zebrafish: loss of the natural sex determinant in domesticated strains. *Genetics*, v.198, p. 291-1308, 2014.
- Yamamoto Y, Zhang Y, Sarida M, Hattori RS, Strüssmann CA.** Coexistence of genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *PloS ONE*, v.9, p.e102574, 2014.
-