

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

BIOLOGICAL RHYTHMS AND PHOTOPERIOD IN FISH

Veras, G.C.^{1*}; Murgas, L.D.S.²; Zangeronimo, M.G.²; Oliveira, M.M.²;
Rosa, P.V.³ e Felizardo, V.O.²

¹Faculdade de Engenharia de Pesca. Instituto de Estudos Costeiros. Universidade Federal do Pará. Bragança, Pará. Brasil. *galileu@ufpa.br

²Departamento de Medicina Veterinária. Universidade Federal de Lavras. Lavras, Minas Gerais. Brasil.

³Departamento de Zootecnia. Universidade Federal de Lavras. Lavras, Minas Gerais. Brasil.

PALAVRAS CHAVE ADICIONAIS

Crescimento. Estresse. Reprodução. Ritmo alimentar. Ritmo circadiano.

ADDITIONAL KEYWORDS

Growth. Stress. Reproduction. Food rhythm. Circadian rhythm.

RESUMO

Os ritmos biológicos são definidos como qualquer evento que se repete de maneira regular em um organismo, sendo um evento cíclico caracterizado por um ambiente do qual o animal pode se adaptar. Os peixes, quando submetidos ao ciclo diário de luz/escuro do fotoperíodo demonstram um padrão de atividade locomotora que os podem classificar como diurnos, noturnos e crepusculares. Este ciclo de luz/escuro tem sido considerado um dos mais importantes fatores ambientais sincronizadores do ritmo biológico, sendo o fator chave para sincronização do ritmo de atividade em peixes. O ciclo alimentar também atua como um potente sincronizador sobre o controle da atividade locomotora. Este é demonstrado através da atividade alimentar antecipatória como ritmo biológico, isto é, a capacidade em que os peixes conseguem prever com habilidade e antecipar um recorrente evento que é a alimentação. Estas respostas antecipatórias à alimentação provavelmente funcionam sob um controle endógeno, onde os peixes precisam otimizar a captura do alimento, assim como os processos digestivos e metabólicos, para poder concentrar a ingestão de alimento em um menor intervalo de tempo, melhorando, portanto, a utilização dos nutrientes. O controle do relógio biológico em peixes é considerado como um multifotorreceptor e sistema multioscilar. A existência de um oscilador circadiano tem sido sugerida através da pineal, retina e o cérebro, estando estas estruturas

envolvidas na transdução do sinal fótico para estabelecer um ritmo circadiano em peixes. O acoplamento entre essas estruturas pode variar em cada indivíduo de acordo com as condições fisiológicas e ambientais, resultando em uma plasticidade no sistema circadiano de peixes teleósteos. A manipulação do fotoperíodo com objetivo de aprimorar o crescimento dos peixes tem se tornado cada vez mais frequente dentro da produção de várias espécies de interesse comercial. O fotoperíodo, dentre outros fatores ambientais, é o que apresenta maior influência sobre o relógio biológico dos peixes ao afetar o ganho de peso, a ingestão de alimento, a eficiência alimentar, o gasto de energia, a atividade locomotora, a reprodução, bem como outros parâmetros fisiológicos relacionados ao estresse. Portanto, o controle e o conhecimento fisiológico deste ritmo biológico torna-se fundamental para otimização da produção de peixes.

SUMMARY

Biological rhythms are defined as any event that repeats on a regular basis in an organism; they are cyclical events, synchronized by an environmental cue. When fish are submitted to the daily light/dark cycle of the photoperiod, they show a pattern of locomotor activity that can be classified as diurnal, nocturnal or crepuscular. This cycle of light/dark has been considered as

one of the most important environmental factors which synchronize biological rhythms, particularly as a key factor for the rhythmic synchronization of activity in fish. The feed cycle also acts as a potent synchronizer on the control of locomotor activity. This is demonstrated by feed anticipation activity as a biological rhythm, i.e., the capacity with which fish can skillfully predict and anticipate the recurring event of regular feeding. These anticipatory responses to feeding probably work under an endogenous control, where fish need to optimize the capture of food as well as the digestive and metabolic processes required in order to concentrate the feed intake in a shorter period of time, thus improving the use of nutrients. The biological clock in fish is generally considered to be controlled by a multiphotoreceptor and multioscillator system in which pineal gland, brain and retina are the main structures involved in the photic signal transduction which establishes a circadian rhythm in fish. The coupling between these structures can vary between species and individuals according to physiological and environmental conditions, resulting in a plasticity of the circadian system in teleost fish. Manipulation of the photoperiod in order to enhance fish growth has become increasingly common in the production of several commercial species. The photoperiod, among other environmental factors, presents the greatest influence on the biological clock of fish, affecting weight gain, feed intake, feed efficiency, energy expenditure, locomotor activity, reproduction, and other physiological parameters related to stress. Therefore, improving our knowledge on the physiology of biological rhythms is essential to optimize the production of fish.

RITMOS BIOLÓGICOS

Os ritmos biológicos são definidos como qualquer evento que se repete de maneira regular em um organismo. Os ritmos mais estudados são aqueles relacionados às mudanças ambientais, sendo um evento cíclico caracterizado por um ambiente do qual o animal pode se adaptar. Por outro lado, as mudanças não periódicas são irregulares e afetam a expressão rítmica, apresentando também um significado ecológico (Morgan, 2004).

Os ciclos geofísicos criados pelos

movimentos da terra são responsáveis por recorrentes ciclos periódicos vivenciados pelos organismos vivos. Sob tais ciclos, os animais têm desenvolvido comportamentos e mecanismos fisiológicos para antecipar previsíveis mudanças no ambiente, conseguindo, portanto, otimizar os processos biológicos (Aschoff, 1981; Vera *et al.*, 2009). As mudanças ambientais atuam como um *Zeitgeber*, ou seja, um sincronizador que arrastam os ritmos biológicos em suas periodicidades, amplitude e fase (Rensing e Ruoff, 2002; Vera *et al.*, 2009). Várias condições devem ser atendidas para que um fator ambiental possa ser considerado como um válido *Zeitgeber*. Portanto, quando o animal é exposto a um determinado fator externo deve haver uma relação entre a fase estável e o sincronizador do ritmo. Uma vez que o sincronizador é suprimido, o ritmo biológico de funcionamento deve ser *free-run*, ou seja, de livre curso da fase previamente determinada pelo *Zeitgeber* (Vera *et al.*, 2009).

Nos vertebrados, os ritmos biológicos têm sido classificados de acordo com sua periodicidade, podendo ser ultradiano, que são ciclos que se repetem em intervalos de até 20 horas; circadianos que são ciclos que se repetem em intervalos de 20 até 28 horas; e infradianos que são ciclos que se repetem em intervalos maiores do que 28 horas (Herrero *et al.*, 2003; Schulz e Leuchtenberger, 2006). Dentro destes ritmos, o ciclo circadiano é considerado o mais importante fator ambiental sincronizador dos ritmos biológicos (Vera *et al.*, 2007) e presente nos mais variados grupos de vertebrados e invertebrados, sendo, portanto, um dos mais estudados (Vera *et al.*, 2009).

Entretanto, o sincronizador *Zeitgeber* compreende não só apenas os ciclos geofísicos, como também os relacionados a ciclos sociais ou com a disponibilidade de alimento. O ciclo de disponibilidade alimentar também é considerado um dos mais importantes sincronizadores para vários grupos de vertebrados (Sánchez-Vázquez *et al.*,

1995; Hurd *et al.*, 1998; Vera *et al.*, 2007). Desse modo, existem vários sincronizadores que têm a capacidade de promover a sincronização dos ritmos biológicos, assim como também são vários os ritmos sincronizados aos ciclos ambientais que ocorrem dentro de um organismo.

OCICLO CIRCADIANO E ALIMENTAR SOBRE A ATIVIDADE LOCOMOTORA EM PEIXES

Os peixes, quando submetidos a um ciclo diário de luz/escuro demonstram um padrão de atividade locomotora que os podem classificar como diurnos, noturnos e crepusculares (Madrid *et al.*, 2001; Herrero *et al.*, 2003; Schulz e Leuchtenberger, 2006; Blanco-Vives e Sánchez-Vázquez, 2009; Vera *et al.*, 2009). Trabalhos com goldfish, *Carassius auratus* (Iigo *et al.*, 1994; Iigo e Tabata, 1996; López-Olmeda *et al.*, 2006); zebrafish, *Danio rerio* (Hurd *et al.*, 1998; Blanco-Vives e Sánchez-Vázquez, 2009); pirapitinga, *Piaractus brachypomus* (Baras, 2000) e com tilápia do Nilo *Oreochromis niloticus* (Toguyene *et al.*, 1997; Fortes-Silva *et al.*, 2010a) demonstraram que estas espécies apresentam maior atividade locomotora durante o período de luz quando mantidas sob um ciclo diário de luz/escuro, sendo, deste modo, classificadas como predominantemente diurnas. Por outro lado, estudos com tenca, *Tinca tinca* (Herrero *et al.*, 2003) e linguado, *Solea senegalensis* (Bayarri *et al.*, 2004), demonstraram que a atividade locomotora foi predominantemente durante o período noturno, sendo estas espécies classificadas como de hábito noturno. Assim sendo, pode-se concluir que o ciclo luz/escuro tem sido considerado um dos mais importantes fatores ambientais sincronizadores do ritmo biológico (Vera *et al.*, 2007), sendo o fator chave para sincronização do ritmo de atividade em peixes (Iigo e Tabata, 1996), cujo padrão de atividade deve ser levado em conta para o sucesso da criação de determinadas

espécies em cativeiro.

No entanto, em algumas espécies de peixes teleósteos a caracterização do padrão diário de atividade não é tão expressiva, sendo que dentro da mesma espécie pode haver variabilidade em seu padrão de atividade (Helfman, 1993; Vera *et al.*, 2009). Geralmente, é aceito que o padrão de atividade em peixes demonstre forte plasticidade (Ali, 1992; Madrid *et al.*, 2001; Reeb, 2002; Vera *et al.*, 2009). Essa variabilidade do padrão de atividade foi caracterizada em alguns estudos com adultos de tilápia do Nilo (Vera *et al.*, 2009). Em estudos com Sea bass Europeu (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995) e goldfish (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1996), foi demonstrado que alguns exemplares apresentavam comportamento diurnos, outros noturnos, inversões espontâneas de fase e, alguns poucos, apresentavam uma atividade arritmica. Em estudos com sharpshout seabream, *Diplodus puntazzo* (Vera *et al.*, 2006) e adultos de tilápia do Nilo (Fortes-Silva *et al.*, 2010a) foi demonstrado a existência de fases independentes entre atividade locomotora e alimentar.

Essa diferença na organização circadiana seria, em grande parte, por consequência da variação do padrão de comportamento individual do peixe (Vera *et al.*, 2009), ou devido a uma rápida adaptação a determinados ambientes em que os grupos de vertebrados, principalmente os peixes, foram submetidos por uma variedade de pressões de seleção desconhecidas (Migaud *et al.*, 2007). Portanto, tem-se proposto que os peixes de água doce apresentam maior flexibilidade do sistema circadiano do que mamíferos (Iigo e Tabata, 1996) e peixes marinhos, provavelmente devido à relativa instabilidade de seus ambientes (Reeb, 2002; Vera *et al.*, 2009). Assim, a variação de atividade pode ser atribuída à grande variação nas preferências dos regimes de luz, podendo ser espécie específica, além de depender da fase desenvolvimento do peixe (Boeuf e Bail, 1999; Madrid *et al.*, 2001;

Adeolu *et al.*, 2008; Fortes-Silva *et al.*, 2010a). Provavelmente, larvas e alevinos de peixes diurnos apresentam melhor desenvolvimento sob longos fotoperíodos devido à maior atividade metabólica desses animais nessas fases de desenvolvimento.

O ciclo alimentar também atua como um potente *Zeitgeber* sobre o controle da atividade locomotora (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995; Hurd *et al.*, 1998; Sánchez-Vázquez *et al.*, 2001; Vera *et al.*, 2007). Em condições laboratoriais ou de cultivo, quando o alimento é fornecido todos os dias e em horários regulares, pode ser observado aumento na atividade locomotora dos peixes algum tempo antes da alimentação, sendo descrito como atividade alimentar antecipatória. Este comportamento tem sido demonstrado em estudos em várias espécies de peixes, como por exemplo, goldfish (Gee *et al.*, 1994; Sánchez-Vázquez *et al.*, 1997; Aranda *et al.*, 2001; Sánchez-Vázquez *et al.*, 2001; Vera *et al.*, 2007; López-Olmeda *et al.*, 2009), sea bass Europeu *Dicentrarchus labrax* (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995; Azzaydi *et al.*, 1998) e seabream *Sparus aurata* (Montoya *et al.*, 2010).

A importância biológica da atividade alimentar antecipatória como ritmo biológico, em geral, é que os peixes conseguem prever com habilidade e antecipar um recorrente evento que é a alimentação. Estas respostas antecipatórias à alimentação provavelmente funcionam sob um controle endógeno, uma vez que estas respostas persistem quando os animais são mantidos em jejum, mas desaparecem quando mantidos nesta constante condição por um longo período (Vera *et al.*, 2007).

A atividade alimentar antecipatória também tem sido descrita em condição natural, onde os peixes precisam se alimentar em um curto intervalo de tempo, no qual o alimento está mais disponível e o risco de ser predado é menor (López-Olmeda *et al.*, 2009; Montoya *et al.*, 2010). Em ambas as condições, cativo ou natural, os peixes precisam otimizar a captura do alimento,

assim como os processos digestivos e metabólicos para poder concentrar a ingestão de alimento em um menor intervalo de tempo, melhorando, portanto, a utilização dos nutrientes (López-Olmeda *et al.*, 2009; Montoya *et al.*, 2010). Segundo Vera *et al.* (2007), durante a atividade alimentar antecipatória presenciada em estudos com goldfish, houve aumento do fator/neuropeptídeo orexigênico NPY hipotalâmico e secreção da enzima amilase no trato gastrointestinal.

Alguns autores têm sugerido a existência de separados osciladores promovidos pelo ciclo de luz/escuro e o alimentar, como também a existência de um simples oscilador fortemente acoplado promovido pela luz e a alimentação, no qual o arrastamento pela alimentação poderia superar o promovido pelo ciclo de luz/escuro em alguns casos (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1997; Vera *et al.*, 2007). Estudos com goldfish (López-Olmeda *et al.*, 2009) e gilthead seabream *Sparus aurata* (Montoya *et al.*, 2010) demonstraram mudança na atividade locomotora dos animais quando estes foram alimentados em horários diferentes, caracterizando o ritmo alimentar como um potente sincronizador da atividade locomotora em peixes. Por outro lado, alguns estudos com a utilização de alimentadores automáticos de demanda demonstraram que adultos de tilápia do Nilo apresentaram padrão de atividade alimentar predominantemente durante o período de luz (Toguyeni *et al.*, 1997; Fortes-Silva *et al.*, 2010b). Além disso, foi demonstrado em experimentos com adultos de pirapitinga, *Piaractus brachipomus*, que estes apresentavam maior atividade durante o período diurno, mesmo quando alimentados durante o dia, à noite, ou deixados em jejum. Apesar das diferenças observadas nas distintas espécies de peixes, que reforçam a hipótese da plasticidade nos ritmos biológicos em peixes, parece que é fundamental a presença ou ausência de luz para a caracterização do ritmo circadiano, sendo este menos influenciado pela

disponibilidade de alimento (Baras, 2000).

Portanto, o ciclo luz/escuro, assim como a alimentação, podem ser considerados os fatores mais importante no controle dos ritmos biológicos em peixes (Lopez-Olmeda *et al.*, 2009; Montoya *et al.*, 2010), apresentando estes dois fatores um elevado grau de acoplamento (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1997; Sánchez-Vázquez *et al.*, 2001).

CONTROLE DO RELÓGIO BIOLÓGICO EM PEIXES

A percepção e o processamento da informação fótica são importantes eventos na regulação de diferentes funções do corpo (Seth e Maitra, 2010), sendo a melatonina o hormônio responsável (Falcón *et al.*, 2010; Migaud *et al.*, 2007; Villamizar *et al.*, 2012). Esta é produzida principalmente pela glândula pineal e retina, sendo regulada diretamente pelo ciclo diário de luz/escuro (Bromage *et al.*, 2001; Nikaido *et al.*, 2009; Nikaido *et al.*, 2010). Portanto, a melatonina é sintetizada de maneira rítmica, com flutuação regular em intervalos de 24 horas, sendo sua liberação durante o período escuro e inibida em presença de luz (Nikaido *et al.*, 2009; Nikaido *et al.*, 2010; Villamizar *et al.*, 2012). Assim, esta ritmicidade torna-se a base para eventos fisiológicos, incluindo atividade locomotora, crescimento e reprodução (Nikaido *et al.*, 2009).

A melatonina é catalisada por duas reações enzimáticas já muito bem descritas (Seth e Maitra, 2010). O aminoácido precursor para síntese da melatonina é o triptofano, que é captado da circulação e transformado em 5-hidroxitriptofano (5-HTP) através da enzima triptofano hidroxilase-1 (TPH1), cuja atividade está aumentada na fase de escuro. Por sua vez, o 5-HTP é descarboxilado pela enzima 5-HTP descarboxilase, gerando a serotonina que é metabolizada durante a fase de escuro à N-acetilserotonina (NAS) pela ação da enzima arilalquilamina N-acetiltransferase (AA-NAT). Posteriormente, a NAS é utilizada como substrato pela

enzima hiroxi-indol-O-metiltransferase (AA-NAT), gerando como produto final a 5-metoxi-N-acetiltriptamina, ou seja, a melatonina (Falcón *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2010).

As pesquisas atuais com o hormônio melatonina em espécies de peixes teleósteos trazem evidências adicionais com relação aos mamíferos, às quais sugerem que os mecanismos envolvidos na percepção da luz e transdução teriam mudado radicalmente, provavelmente por refletir o ambiente o qual esses animais evoluíram ao longo dos anos (Iigo e Tabata, 1996; Migaud *et al.*, 2007; Vera *et al.*, 2009; Falcón *et al.*, 2010). Assim, o sistema circadiano de teleósteos é considerado como um multifotorreceptor e multioscilador (Bromage *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2006; Falcón *et al.*, 2010).

A existência de um oscilador do controle da liberação de melatonina tem sido sugerida através da pineal, retina e o cérebro, estando estas estruturas envolvidas na transdução do sinal fótico para estabelecer um ritmo circadiano em peixes (Ekstrom e Meissl, 1997; Falcón, 1999; Bromage *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2006; Falcón *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2010). O acoplamento entre essas estruturas pode variar em cada indivíduo, de acordo com as condições fisiológicas e ambientais, resultando em uma plasticidade no sistema circadiano de peixes teleósteos (Falcón *et al.*, 2010). Até algum tempo, apenas dois tipos de controle de liberação de melatonina era proposto, sendo o salmão versus outras espécies de peixes teleósteos. Atualmente, é sugerido que um terceiro tipo pode acontecer em teleósteos, o qual se baseia no controle fótico da produção de melatonina pelos olhos e a glândula pineal (Migaud *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2010).

Estudos com salmão e truta (Migaud *et al.*, 2007) e com goldfish (Kezuka *et al.*, 1992) demonstraram que quando estes peixes eram oftalmectomizados os níveis de melatonina plasmática não eram afetados. Este fato confirma que, nestas espécies, a

glândula pineal é luz sensitiva e não requer dos olhos para controle rítmico da produção de melatonina (Ekstrom e Meissl, 1997). Este sistema pode ser considerado como não especializado, com as células da pineal atuando tanto na percepção da luz como na produção de melatonina. Este fato também confirma que a melatonina produzida pelos olhos, nestas espécies, não contribui para os níveis plasmáticos (Migaud *et al.*, 2007).

Um diferente sistema circadiano, intermediário, pode ser exemplificado com seabass e bacalhau oftalmectomizados, que resultou em um significante decréscimo da produção de melatonina no período noturno (Migaud *et al.*, 2007). Tais resultados corroboram com estudos prévios com seabass (Falcón *et al.*, 2007), pássaros (Brandstatter, 2003) e anfíbios (Wright *et al.*, 2006). Em todas estas espécies, os resultados sugerem que tanto os olhos quanto a glândula pineal são necessários para sustentar a amplitude total dos ritmos de melatonina. Assim, a luz percebida pelos olhos pode regular a síntese de melatonina pela glândula pineal, provavelmente, através de projeções neurais no cérebro (Yáñez e Anadón, 1998). Tais diferenças entre a produção de melatonina pela pineal e retina podem ser devido a diferentes papéis funcionais, sendo a melatonina proveniente da glândula pineal, a real indicadora endócrina do ciclo circadiano (Migaud *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2010). Por outro lado, a melatonina originária dos olhos pode estar envolvida em proteção parácrina e adaptação de retina (Falcón *et al.*, 2003; Migaud *et al.*, 2007).

A tilápia e o catfish apresentam muitas outras diferenças em relação ao sistema circadiano em comparação ao salmão, truta, seabass, goldfish e o bacalhau. Trata-se da existência de um terceiro tipo de sistema circadiano, sendo este especializado. Neste sistema, a glândula pineal poderia ser não luz sensitiva ou muito menos sensitiva do que de outras espécies de teleósteos. Além disso, alguns resultados sugerem que estas

duas espécies, oftalmectomizadas, também não teriam um ciclo circadiano independente, sendo a produção de melatonina noturna suprimida, mantendo-se nos níveis como durante o dia. Entretanto, uma fundamental diferença com mamíferos permanece, sendo que a falta de um aparente ciclo circadiano independente levaria a produção de melatonina na ausência dos olhos, no caso de mamíferos (Migaud *et al.*, 2007). Da mesma maneira, uma organização circadiana também dependente da fotorecepção da retina tem sido sugerida em um dos peixes mais primitivos, o peixe bruxa *Eptatretus burgeri* (Kabasawa e Ooka-Souda, 1989).

As diferenças na organização circadiana que se encontra entre os peixes são, em grande parte, em consequência da rápida adaptação a determinados nichos fóticos dentro dos quais os grupos têm sido submetidos por uma variedade de pressão de seleção desconhecida (Reebs, 2002; Migaud *et al.*, 2007; Vera *et al.*, 2009; Falcón *et al.*, 2010). Os peixes, sem dúvida, têm evoluído durante longos períodos nos ambientes mais adversos, sendo que essa evolução deve-se a vários fatores, como por exemplo, a temperatura, o nível da água, a disponibilidade de alimento, a predação, como também pelo fotoperíodo que regula o sistema circadiano (Migaud *et al.*, 2007). Essas diferenças no eixo circadiano dos peixes teleósteos sugerem claramente que uma mudança tem ocorrido dentro dessa classe em direção a um sistema circadiano compartimentado, similar ao que ocorre em mamíferos (Migaud *et al.*, 2007; Falcón *et al.*, 2010). Assim, mais estudos anatômicos da pineal e projeções da retina fazem-se necessários para melhor compreender estes resultados.

FOTOPERÍODO E CRESCIMENTO EM PEIXES

A manipulação do fotoperíodo com objetivo de aprimorar o crescimento dos peixes tem se tornado cada vez mais frequente

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

dentro da produção de várias espécies de interesse comercial (Taylor e Migaud, 2009). O fotoperíodo, dentre outros fatores ambientais, é o que apresenta maior influência sobre o relógio biológico dos peixes ao afetar o ganho de peso, a ingestão de alimento, o gasto de energia, a atividade locomotora, bem como outros parâmetros fisiológicos (Biswas *et al.*, 2002; Biswas e Takeuchi, 2002).

Para algumas espécies de peixes, dias ou fotoperíodos longos podem modificar indiretamente o crescimento, seja pelo aumento do consumo de ração (Boeuf e Bail, 1999), desenvolvimento da massa muscular devido maior atividade locomotora dos animais (Boeuf e Bail, 1999), melhor eficiência de utilização dos nutrientes (Biswas *et al.*, 2005b, Biswas *et al.*, 2006b) e/ou devido ao redirecionamento da energia proveniente do desenvolvimento gonadal para o crescimento somático (Boeuf e Bail, 1999; Ginés *et al.*, 2004; Rad *et al.*, 2006).

Em determinadas espécies, o aumento do fotoperíodo e da temperatura tem levado para rápidos aumentos de GH e IGF-1, que particularmente são potentes estimuladores do crescimento muscular (Taylor e Migaud, 2009). O GH é conhecido por ter um positivo efeito sobre o apetite, aumentando com os fotoperíodos mais longos (Johnson e Björnsson, 1994). O aumento da ingestão de alimento, em peixes diurnos submetidos a longos fotoperíodos pode ser devido à maior atividade destes sob estas condições, apresentando maior atividade quando o alimento é ofertado, estimulando, por sua vez, a produção de hormônios orexigênicos sob estas condições (Biswas *et al.*, 2005b, Biswas *et al.*, 2006b). Segundo Taylor *et al.* (2005), juvenis de truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) submetidos a um longo fotoperíodo (18L:6E) demonstram uma estimulação direta sobre o crescimento devido ao aumento do nível plasmático de IGF-1 em relação aos peixes submetidos ao fotoperíodo natural e ao regime de 6L:18E. Um estudo com a mesma espécie apresentou

melhor ganho de peso e crescimento quando estes peixes foram expostos à luz contínua (Taylor e Migaud, 2009). No entanto, Cruz e Brown (2009), apesar de verificarem uma tendência de aumento da taxa de crescimento específico em tilápias do Nilo (*Oreochromis niloticus*) submetidas a 16L:8E, em relação às do fotoperíodo 8L:16E, não constataram relação entre o nível de transcrição de IGF-1 hepático e os fotoperíodos testados.

Fotoperíodos contínuos (24L:0E) estimularam o crescimento de alevinos (1-30 g) e juvenis (19-120 g) de red sea bream, *Pagrus major* (Biswas *et al.*, 2005b; Biswas *et al.*, 2006b). Estes resultados sugerem que, para estimular o crescimento, um similar fotoperíodo pode ser utilizado para esta espécie quando se encontram entre 1-120 g do peso vivo. Um aumento do crescimento, sob contínuos períodos de luz, também foi demonstrado com gilthead seabream, *Sparus aurata* (Kissil *et al.*, 2001; Ginés *et al.*, 2004); largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Petit *et al.*, 2003); salmão do Atlântico, *Salmo salar* (Thorpe *et al.*, 1988) e halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (Jonassen *et al.*, 2000). Por outro lado, estudos com bagre africano, *Clarias gariepinus*, apresentaram melhor crescimento quando submetidos aos fotoperíodos de 0L:24E e 6L:18E (Almazán-Rueda *et al.*, 2005). De maneira similar, Rodriguez *et al.* (2009), demonstraram que a enguia Européia, *Anguilla anguilla*, apresentou maior crescimento e melhor conversão alimentar na ausência de luz (0L:24E) em relação aos animais sob 12L:12E. Espécies alimentadoras de fundo alimentam-se confortavelmente na ausência de luz. Sendo assim, a luz tem um importante papel na regulação da atividade destas espécies, particularmente na alimentação e no crescimento (Adewolu *et al.*, 2008).

Estas diferenças encontradas no crescimento de diferentes espécies podem ser atribuídas à extrema variação existente na preferência do regime fótoico, que é con-

siderada espécie específica, além de depender da fase de desenvolvimento em que se encontra o animal (Boeuf e Bail, 1999; Adewolu *et al.*, 2008).

Como apresentado em revisão por Boeuf e Bail (1999), Gross *et al.* (1965) foram os primeiros a demonstrarem que o crescimento pode ser influenciado pela manipulação do fotoperíodo, não apenas estimulando o aumento do consumo de ração, mas também pela melhora na eficiência de utilização do nutriente. Um consumo elevado de ração, associado com melhor conversão alimentar, sob contínuos períodos de luz, foi demonstrado em várias espécies como largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Petit *et al.*, 2003); haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (Trippel e Neil, 2003) e gilthead seabream, *Sparus aurata* (Kissil *et al.*, 2001; Ginés *et al.*, 2004). Segundo Biswas *et al.* (2005b, 2006b), os peixes expostos a longos e contínuos fotoperíodos podem apresentar um processo digestivo mais eficiente, o qual pode aprimorar a digestão e a eficiência de retenção dos nutrientes.

Os peixes expostos a longos e contínuos fotoperíodos ainda podem apresentar baixa concentração de lipídio corporal, indicando que parte deste lipídio pode ter sido utilizada para mobilizar energia para suprir uma elevada demanda energética devido à maior atividade destes animais (Ginés *et al.*, 2004; Biswas *et al.*, 2005b). Além disso, quando os peixes são submetidos a estas condições, o maior crescimento pode ser devido ao aumento da deposição de aminoácidos para a formação da proteína corporal (Biswas *et al.*, 2005b). Isto pode ser atribuído pelo fato das proteínas corporais serem as responsáveis pela maior parte do crescimento em termos de ganho de peso (Biswas *et al.*, 2005b).

Estudos com halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (Hallaraker *et al.*, 1995; Simensen *et al.*, 2000) e tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus* (El-Sayed e Kawanna, 2004), demonstraram que o efeito

da manipulação do fotoperíodo pode variar dependendo da fase de desenvolvimento do peixe (Hallaraker *et al.*, 1995; Simensen *et al.*, 2000). Pesquisas com larvas de tilápia do Nilo demonstraram que as melhores taxas de crescimento e conversão alimentar foram observadas durante fotoperíodos mais longos (18L:6E e 24L:0E). Bezerra *et al.* (2008), durante o período de 46 dias, também demonstraram que alevinos de tilápia do Nilo submetidos à fotoperíodos longos (16L:8E e 24L:0E) apresentaram melhores índices de crescimento e sobrevivência. Estes resultados corroboram com o estudo de Rad *et al.* (2006) que, ao trabalharem com a mesma espécie, demonstraram melhor crescimento dos alevinos sob regime de 24L:0E. Por outro lado, El-Sayed e Kawanna (2004) não verificaram diferença no crescimento de alevinos de tilápia do Nilo quando estes foram mantidos sob os fotoperíodos de 6L:18E, 12L:12E, 18L:6E e 24L:0E, por um período de 90 dias. Estes autores afirmam que a resposta desta espécie aos diferentes fotoperíodos depende da fase de desenvolvimento do peixe, sendo as pós-larvas mais sensíveis do que alevinos e adultos. Segundo Rad *et al.* (2006), a controvérsia de seus resultados de crescimento com os de El-Sayed e Kawanna (2004) seria pelas condições experimentais, como a intensidade de iluminação utilizada, que apresenta um papel importante para o crescimento dos peixes, principalmente durante os estágios iniciais de desenvolvimento. Além disso, a diferença poderia ser atribuída ao diferente método estatístico na análise dos dados, uma vez que, apesar de não ter ocorrido diferença significativa entre os tratamentos, os fotoperíodos mais longos (18L:6E e 24L:0E) apresentaram uma tendência de melhores taxas de crescimento.

No entanto, nem sempre a manipulação do fotoperíodo traz benefícios no desempenho e sobrevivência dos peixes. Em longo prazo, alterações no regime de luz podem levar a efeitos negativos no metabolismo e desenvolvimento dos peixes, principalmen-

te quando se utiliza períodos extremos de fotoperíodos (24L:0E ou 24E:0L) muito diferente do seu meio natural (Villamizar *et al.*, 2011).

Regimes longos ou constante de luz tem demonstrado um efeito negativo no desenvolvimento de larvas de várias espécies (Villamizar *et al.*, 2011). Segundo Villamizar *et al.* (2009), larvas de sea bass Europeu mantidas em condições de luz constante (24L:0E) desenvolveram nadadeiras e dentes mais rápido do que as sob condições de 0L:24E e 12L:12E. No entanto, sob estas condições, tiveram seu bem estar comprometido, como demonstrado pela reduzida inflação da bexiga natatória 17 dias pós-eclosão. Sendo assim, embora o regime de luz constante proporcione o melhor crescimento das larvas, as mesmas não apresentavam uma adequada inflação da bexiga natatória, a qual é inflada, sobretudo à noite, quando as larvas dirigem-se a superfície para apanhar ar e escapar de potenciais predadores.

Além de problemas no processo de inflação da bexiga natatória, sob-regime constante de luz, também há registros de deformações do esqueleto de larvas de algumas espécies de peixes. Exemplo de tal fato é alta porcentagem de indivíduos com má formação da mandíbula quando larvas de sea bass Europeu foram mantidas em constante condição de luz (Villamizar *et al.*, 2009). Resultado semelhante foi demonstrado com larvas de Senegal sole *Solea senegalensis* mantidas em constante condição de luz, as quais apresentaram elevada proporção de má formação da mandíbula quando comparadas com as sob o fotoperíodo de 12L:12D (Blanco-Vives *et al.*, 2010). Além disso, os mesmos autores ainda demonstraram alta taxa de mortalidade das larvas mantidas sob 24L:0E e 0L:24E quando comparadas com o fotoperíodo de 12L:12E.

Como demonstrado nos exemplos supracitados, fica claro que generalizações não podem ser feitas entre espécies, sendo

que durante a criação, cuidados devem ser tomados para determinar a preferência do fotoperíodo de uma determinada espécie (Villamizar *et al.*, 2011). Assim, mais investigações a este respeito são necessárias para estabelecer uma estratégia adequada de cultivo das mais diversas espécies de peixes.

FOTOPERÍODO E REPRODUÇÃO EM PEIXES

Apesar da temperatura ser considerada como o principal fator ambiental responsável pela reprodução (Migaud *et al.*, 2002), tem sido demonstrado recentemente que a manipulação do fotoperíodo também tem um importante papel no desenvolvimento reprodutivo dos peixes (Migaud *et al.*, 2006). Segundo Amano *et al.* (2004), o fotoperíodo é responsável pelo desenvolvimento gonadal, exercendo uma ação direta no eixo hipotálamo-hipófise-gonadas dos peixes teleosteos ao estimular ou inibir a produção de hormônio liberador de gonadotrofina (GnRH), de hormônios hipofisários (FSH e LH) e outros hormônios que modulam a reprodução e a maturação dos gametas. As gonadotrofinas regulam a maturação dos gametas, estimulando as gônadas a sintetizar hormônios esteróides.

Variações sazonais no comprimento do dia estão envolvidas na iniciação da gametogênese em *Percafluviatilis* (Migaud *et al.*, 2004). Um regime de luz contínua inibe a reprodução desta espécie em machos e fêmeas que apresentam baixos níveis de hormônios esteróides ao longo do ciclo reprodutivo (Migaud *et al.*, 2003). A manipulação do fotoperíodo não influenciou a maturação de fêmeas de *Hippoglossus hippoglossus*, no entanto, a proporção de machos maduros foi significativamente menor em grupos criados sob luz contínua (Imsland e Jonassen, 2005). Sob regime de luz contínua, não foram observados nenhum peixe maduro ou alguma evidência de desenvolvimento gonadal e elevação dos

níveis de esteróides em *Melanogrammus aeglefinus* (Davie *et al.*, 2007).

Por outro lado, Amano *et al.* (2004) demonstraram que as concentrações cerebrais de sGnRH em machos de linguado foram significativamente maiores no regime de 16L:8E em relação ao grupo mantido sob fotoperíodo de 8L:16E. A exposição de carpa, *Catla catla*, ao regime de 16L:8E durante a fase preparatória resultou em significativo aumento nos valores de vitelogenina e na atividade de ambas as enzimas da esteroidogênese, mas não no peso do ovário e no número relativo a diferentes fases de oócitos (Dey *et al.*, 2005). Hellqvist *et al.* (2004) também observaram supressão significativa dos hormônios β -FSH e β -LH em machos de *Gasterosteus aculeatus* quando submetidos ao fotoperíodo de 8L:16E em relação ao de 16L:8E. Fiszbein *et al.* (2010) em estudo com *Cichlasoma dimerus* verificaram efeitos inibidores sobre hormônios ligados a reprodução quando estes peixes foram mantidos em fotoperíodo curto (8L:16E).

Também tem sido demonstrado que o desempenho reprodutivo e produção de alevinos de *Oreochromis niloticus* e *Oreochromis spilurus* são influenciados pela manipulação do fotoperíodo, sendo que a manipulação do fotoperíodo poder ser utilizada como uma poderosa ferramenta no manejo de reprodutores no cultivo de tilápias (Campos-Mendoza *et al.*, 2004). No entanto, os efeitos da manipulação do fotoperíodo sobre a reprodução de tilápia ainda não são tão bem compreendidos, apresentando algumas questões para serem esclarecidas.

Alevinos de tilápias do Nilo, *Oreochromis niloticus*, quando submetidos à fotoperíodos longos (18L:6E), melhoraram alguns aspectos reprodutivos importantes, aumentando a fecundidade e sincronia de desova (Campos-Mendoza *et al.*, 2004). Segundo Biswas *et al.* (2005a) a atividade reprodutiva da tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus* (230-340 g) pode ser interferida

devido à manipulação do fotoperíodo, sendo que peixes expostos a um fotoperíodo de 6L:6D apresentam um insucesso na desova após três e quatro semanas de ciclo de desova quando comparados aos indivíduos mantidos sob os regimes de 12L:12E e 14L:10E. Provavelmente, com o maior crescimento dos animais submetidos a este fotoperíodo, protelou-se o desenvolvimento gonadal e, conseqüentemente, a reprodução destes peixes (Biswas *et al.*, 2005a). De maneira similar, Rad *et al.* (2006), demonstraram que houve maior crescimento de tilápias do Nilo quando estas foram submetidas a um regime contínuo de luz (24L:0E), sendo provavelmente devido a um atraso do desenvolvimento gonadal destes animais, havendo um redirecionamento da energia para o crescimento somático. A supressão da maturidade sexual com o redirecionamento da energia para o crescimento somático tem sido bem documentada pela exposição dos peixes a longos fotoperíodos (Randall *et al.*, 2001; Ginés *et al.*, 2003; Ginés *et al.*, 2004; Biswas *et al.*, 2005a).

Portanto, como exposto acima, conclui-se que a luz é um potente fator ambiental com várias características informativas, como qualidade (espectro ou comprimento de onda), quantidade (intensidade) e periodicidade (fotoperíodo), que tem um profundo efeito sobre as funções fisiológicas reprodutivas dos peixes. Dentre estas características, a periodicidade é determinante para o sucesso reprodutivo dos peixes (Bapary *et al.*, 2011), sendo que, na aquicultura, fotoperíodos longos e curtos vêm sendo realizados para manipulação da atividade reprodutiva em determinadas espécies de peixes (Bromage *et al.*, 2001).

FOTOPERÍODO E ESTRESSE EM PEIXES

As alterações de determinados fatores ambientais são geralmente consideradas como potenciais fontes de estresse (Barton,

1997; Biswas *et al.*, 2006a). Os fatores externos, ou seja, os agentes estressores são detectados pelo animal, chegando esta informação ao hipotálamo. Em seguida, vias neurais aferentes do sistema nervoso simpático partem do hipotálamo e chegam às células cromafins do rim, promovendo então a liberação de catecolaminas. Os níveis das catecolaminas se elevam rapidamente, ocorrendo a liberação na corrente sanguínea e uma distribuição por todo organismo, iniciando uma série de efeitos, como aumento da atividade respiratória e cardiovascular (Oba *et al.*, 2009). Além disso, os fatores liberadores de corticotrofinas (CRFs), que são transportados do hipotálamo para a hipófise estimulam a produção e secreção do hormônio adrenocorticotrófico (ACTH) (Wendelaar Bonga, 1997). Assim, o ACTH é liberado na corrente sanguínea, chegando ao tecido interrenal onde estimula a produção de hormônios corticosteróides, sendo o cortisol o principal hormônio. Os níveis de ACTH podem se elevar rapidamente após ação de um agente estressor ou um fator externo, sendo seguido pelo aumento dos níveis de cortisol. Esta liberação é controlada por *feedback* negativo sobre a hipófise e hipotálamo quando os níveis de cortisol plasmáticos estão elevados. Estas rápidas alterações são conhecidas como respostas primárias ao estresse (Oba *et al.*, 2009).

A liberação de catecolaminas como também de cortisol apresenta como consequência alterações bioquímicas e fisiológicas, sendo conhecidas como respostas secundárias ao estresse. Algumas destas respostas são: hiperglicemia, hiperlactecemia, diminuição das reservas glicogênicas, lipólise, inibição da síntese protéica e redução dos níveis de ácido ascórbico (Oba *et al.*, 2009). Além disso, pode ocorrer aumento no catabolismo de proteínas musculares e alterações nos níveis plasmáticos de aminoácidos, ácidos graxos livres e colesterol (Pickering e Pottinger, 1995; Milligan, 2003; Rocha *et al.*, 2004).

As respostas terciárias ao estresse são ocasionadas devido à exposição crônica, ou seja, de modo contínuo dos animais aos agentes estressores, podendo levar a alterações patológicas, como redução dos processos reprodutivos, diminuição da ingestão de alimento, da taxa de crescimento e vulnerabilidade a doenças (Oba *et al.*, 2009). Segundo Pankhurst e Van Der Kraak (1997) a exposição de salmonídeos a agentes estressores leva à supressão do eixo hipotálamo-hipófise-gônadas e resulta na diminuição dos níveis dos hormônios sexuais. Em machos, a exposição crônica aos agentes estressores resultou na redução dos níveis de gonadotropinas na hipófise, diminuição dos níveis plasmáticos de testosterona e 11-ceto-testosterona, levando a redução dos testículos e números de espermatozóides, quando comparado com animais em homeostase. Nas fêmeas expostas aos agentes estressores ocorre a diminuição de gonadotropinas, estradiol circulante e vitelogenina plasmática, precursora do vitelo. Além disso, o estresse está envolvido com a mortalidade e sobrevivência das larvas (Jobling, 1994).

Os peixes são suscetíveis a mudanças ambientais agudas e crônicas, demonstrando alguma resposta a esse estresse (Barton e Iwama, 1991; Wendelaar Bonga, 1997; Biswas *et al.*, 2004). Em peixes teleósteos, a elevação plasmática dos níveis de cortisol e glicose é reconhecida como as principais respostas ao estresse, sendo amplamente utilizada como indicador dessa resposta (Barton e Iwama, 1991; Barton, 1997; Biswas *et al.*, 2006a). O nível basal de cortisol plasmático varia entre as diversas espécies de peixes, sendo que, para tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus* estes níveis se encontram entre 22-78 ng.mL⁻¹ (Barreto, 2002), em *Leuciscus cephalus* 250 ng.mL⁻¹ (Pottinger *et al.*, 2000) e em *Brycon amazonicus* 90 ng.mL⁻¹ (Rocha *et al.*, 2004). Em situações de estresse agudo pode ocorrer rápido aumento dos níveis de cortisol plasmáticos, sendo que estes níveis podem

retornar as condições basais em um período de 24 horas.

No entanto, quando o peixe é exposto a agentes estressores crônicos, o nível de cortisol plasmático se mantém elevado por dias ou até mesmo semanas (Pickering e Pottinger, 1989). O estresse crônico é responsável pela supressão da ingestão de alimento (Bernier e Peter, 2001; Wang *et al.*, 2004), além de reduzir o crescimento devido à realocação de energia para atividades destinadas a restabelecer a homeostase, tais como respiração, locomoção, regulação hidromineral e reparação de tecidos (Barton e Iwama, 1991; Wendelaar Bonga, 1997; Barton, 1997; Barcellos *et al.*, 1999).

O hematócrito também tem aumentado sob condições de estresse (Wang *et al.*, 1994; Pierson *et al.*, 2004) e este fato pode ser atribuído devido ao recrutamento de hemácias do baço (Jensen, 1987) e/ou aumento de tamanho das células vermelhas (Wang *et al.*, 1994). Por outro lado, o hematócrito também tem decrescido sob condições de estresse crônico (Barcellos *et al.*, 2004).

Apesar das manipulações do fotoperíodo influenciarem os níveis de hormônios esteróides sexuais, corticosteróides, número de eritrócitos e a atividade locomotora diária, o estresse não é aparentemente uma consequência dessas alterações (Biswas *et al.*, 2004; Biswas *et al.*, 2006a). Estudo com tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus*, submetidas aos fotoperíodos de 12L:12E e 6L:6D, demonstrou que estes animais não apresentaram estresse agudo ou crônico quando submetidos a esses fotoperíodos (Biswas *et al.*, 2004). Juvenis de *red sea bream*, *Pagrus major* (1-30 g) apresentaram melhor crescimento quando criados sob fotoperíodo de 24 horas de luz sem nenhuma resposta de estresse (Biswas *et al.*, 2006a; Biswas *et al.*, 2006b). Segundo Biswas *et al.* (2006a) juvenis de *Pagrus major* (12-16 g) apresentaram melhor crescimento quando submetidos a um fotoperíodo de 24 horas, não apresentando nenhuma resposta signi-

ficativa a um estresse agudo ou crônico. Estudo com *striped knifejaw*, *Oplegnathus fasciatus*, submetidos a diferentes fotoperíodos demonstrou que, além da manipulação do fotoperíodo aumentar o crescimento e a retenção de proteína, também não causou resposta significativa de estresse (Biswas *et al.*, 2008). Mesmo com a redução da maturação gonadal em peixes sob regime de 12L:12E e 24L:0E, a manipulação do fotoperíodo não causou resposta significativa em *Pagrus major* (Biswas *et al.*, 2010).

Por outro lado, Leonardi e Klempau (2003) demonstraram que a manipulação do fotoperíodo induz uma significativa resposta ao estresse em truta arco-íris, *Oncorhynchus mykiss*, com os níveis de cortisol permanecendo elevados por pelo menos dois meses após o período em que os peixes ficaram submetidos ao fotoperíodo de 24L:0E. Além disso, bagres africanos *Clarias gariepinus* apresentaram maiores níveis de cortisol e agressividade quando submetidos a regimes de 12L:12E e 18L:6E em relação aos períodos curtos e ausência de luz (Almazán-Rueda *et al.*, 2005). Segundo Adewolu *et al.* (2008) bagres africanos são espécies de fundo, portanto apresentam maior ritmo de atividade alimentar em ambiente de ausência de luz, apresentando uma alimentação mais confortável sob esta condição.

A melatonina é um hormônio considerado como uma molécula multifuncional ao afetar diversas funções neurais e endócrinas, tais como ingestão de alimento, osmorregulação, reprodução, assim como respostas ao estresse (Falcon *et al.*, 2010; López-Patiño *et al.*, 2013). Assim como mamíferos e aves, nos peixes também há evidências em relação à supressão do efeito da melatonina sobre o eixo hipotálamo-hipófise-tecido interrenal, tais como redução dos níveis de glicocorticóides e atividade locomotora (Azpeleta *et al.*, 2010; López-Patiño *et al.*, 2013). Outras moléculas precursoras da melatonina, como o aminoácido

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

triptofano e a serotonina, também têm sido demonstradas atuarem como efeito mitigador da capacidade de resposta ao estresse em peixes (Tejpal *et al.*, 2009). Neste contexto, Lepage *et al.* (2002), em estudo com truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), demonstraram que houve uma neutralização da elevação do cortisol plasmático nos peixes alimentados com altos níveis de L-triptofano. De maneira similar, López-Patiño *et al.* (2013), em estudo com *Solea senegalensis*, demonstraram que a adição de melatonina nos tanques de peixes submetidos a situações de estresse, resultou em uma redução dos níveis de cortisol e da glicogenólise no fígado destes peixes.

Desta forma, torna-se evidente o efeito da melatonina sobre alguns parâmetros fisiológicos relacionados ao estresse, indicando uma relação entre o eixo melatoninérgico e o eixo relacionado ao estresse. Este efeito é demonstrado em algumas espécies de peixes, onde a melatonina aparece neutralizando, por exemplo, o incremento do cortisol plasmática mediante situações de estresse (López-Patiño *et al.*, 2013).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os peixes, como os outros vertebrados, apresentam ritmos biológicos. Estes ritmos

podem ser marcados por fatores ambientais, como por exemplo, o ciclo luz/escuro, assim como pela alimentação, sendo este último evidenciado pela presença da atividade alimentar antecipatória. Além disso, é possível manipular os fatores que controlam os ritmos biológicos nos peixes, permitindo assim a modulação do comportamento locomotor e alimentar nestes animais.

O ciclo diário de luz/escuro é considerado o mais importante fator ambiental sincronizador dos ritmos biológicos, sendo dessa forma um dos mais estudados. Assim, vários estudos com peixes demonstraram que com a manipulação do fotoperíodo é possível influenciar o crescimento, a reprodução e até mesmo a homeostase destes animais.

Além disso, é evidente a existência de uma grande plasticidade nos ritmos biológicos dos peixes, sendo a variação da preferência do regime de luz espécie específica e dependente do período de desenvolvimento em que se encontram os animais.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro para realização da pesquisa.

BIBLIOGRAFIA

- Adewolu, M.A.; Adeniji, C.A. and Adejobi, A.B. 2008. Feed utilization, growth and survival of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) fingerlings cultured under different photoperiods. *Aquaculture*, 283: 64-67.
- Ali, M.A 1992. *Rhythms in fishes*. Plenum Press. New York. 236 pp.
- Almazán-Rueda, P.; Van Helmond, A.T.M.; Verreth, J.A.J. and Schrama, J.W. 2005. Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus*. *J Fish Biol*, 67: 1029-1039.
- Amano, M.; Yamanome, T.; Yamada, H.; Okuzawa, K. and Yamamori, K. 2004. Effects of photoperiod on gonadotropin-releasing hormone levels in the brain and pituitary of underyearling male barfin flounder. *Fisheries Sci*, 70: 812-818.
- Aranda, A.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2001. Influence of light on feeding anticipatory activity in goldfish. *J Biol Rhythm*, 16: 50-57.
- Aschoff, J. 1981. A survey of biological rhythms. In: Handbook of behavioral neurobiology. Vol 4. Biological rhythms. J. Aschoff (Ed.). Plenum. New York. pp. 3-10.

- Azpeleta, C.; Martínez-Alvarez, R.M.; Delgado, M.J.; Isorna, E. and De Pedro, N. 2010. Melatonin reduces locomotor activity and circulating cortisol in goldfish. *Horm Behav*, 57: 323-329.
- Azzaydi, M.; Madrid, J.A.; Zamora, S.; Sánchez-Vázquez, F.J. and Martínez, F.J. 1998. Effect of three feeding strategies (automatic, *ad libitum* demand-feeding and time-restricted demand-feeding) on feeding rhythms and growth in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture*, 163: 285-296.
- Bapary, M.A.J.; Amin, M.N.; Takeuchi, Y. and Takemura, A. 2011. The stimulatory effects of long wavelengths of light on the ovarian development in the tropical damselfish, *Chrysiptera cyanea*. *Aquaculture*, 314: 188-192.
- Baras, E. 2000. Day-night alternation prevails over food availability in synchronising the activity of *Piaractus brachypomus* (Characidae). *Aquat Living Resour*, 13: 115-120.
- Barcellos, L.J.G.; Kreutz, L.C.; De Souza, S.M.G.; Rodrigues, L.B.; Fioreze, I.; Quevedo, R.M.; Cericato, L.; Soso, A.B.; Fagundes, M.; Conrad, J.; De Almeida Lacerda, L. and Terra, S. 2004. Hematological changes in jundiá (*Rhamdia quelen*, Quoy and Gaimard, Pimelodidae) after acute and chronic stress caused by usual aquacultural management, with emphasis on immunosuppressive effects. *Aquaculture*, 237: 229-236.
- Barcellos, L.J.G.; Nicolaiewsky, S.; De Souza, S.M.G. and Lulhier, F. 1999. Plasmatic levels of cortisol in the response to acute stress in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), previously exposed to chronic stress. *Aquac Res*, 30: 437-444.
- Barreto, R.E. 2002. Estressor social facilita estresse na tilápia do Nilo? Dissertação (Mestrado). Universidade do Estado de São Paulo. Botucatu. 38 pp.
- Barton, B.A. 1997. Stress in finfish: past, present and future - a historical perspective. In: Iwama, G.K.; Pickering, A.D.; Sumpter, J.P. e Schreck, C.B. (Eds.). *Fish stress and health in aquaculture* (Society for Experimental Biology Seminar Series 62). Cambridge University Press. Cambridge. 62: 1-33.
- Barton, B.A. and Iwama, G.K. 1991. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annu Rev Fish Dis*, 1: 3-26.
- Bayarri, M.J.; Muñoz-Cueto, J.A.; López-Olmeda, J.F.; Vera, L.M.; Rol de Lama, M.A.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2004. Daily locomotor activity and melatonin rhythms in Senegal sole (*Solea senegalensis*). *Physiol Behav*, 81: 577-583.
- Bernier, N.J. and Peter, R.E. 2001. The hypothalamic-pituitary-interrenal axis and the control of food intake in teleost fish. *Comp Biochem Phys B*, 129: 639-644.
- Bezerra, K.S. Santos, A.J.G.; Leite, M.R.; Silva, A.M. e Lima, M.R. 2008. Crescimento e sobrevivência da tilápia chitralada submetida a diferentes fotoperíodos. *Pesqui Agropecu Bras*, 43: 737-743.
- Biswas A.K. and Takeuchi, T. 2002. Effects of different photoperiod cycles on metabolic rate and energy loss of both fed and unfed adult tilapia *Oreochromis niloticus*: part II. *Fisheries Sci*, 68: 543-553.
- Biswas, A.K.; Maita, M.; Yoshizaki, G. and Takeuchi, T. 2004. Physiological responses in Nile tilapia exposed to different photoperiod regimes. *J Fish Biol*, 65: 811-821.
- Biswas, A.K.; Morita, T.; Yoshizaki, G.; Maita, M. and Takeuchi, T. 2005a. Control of reproduction in Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) by photoperiod manipulation. *Aquaculture*, 243: 229-239.
- Biswas, A.K.; Seoka, M.; Inagaki, H. and Takii, K. 2010. Reproduction, growth and stress response in adult red sea bream, *Pagrus major* (Temminck e Schlegel) exposed to different photoperiods at spawning season. *Aquac Res*, 41: 519-527.
- Biswas, A.K.; Seoka, M.; Inoue, Y.; Takii, K. and Kumai, H. 2005b. Photoperiod influences the growth, food intake, feed efficiency and digestibility of red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 250: 666-673.
- Biswas, A.K.; Seoka, M.; Takii, K. Maita, M. and Kumai, H. 2006b. Effect of photoperiod manipulation on the growth performance and stress response of juvenile red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 258: 350-356.
- Biswas, A.K.; Seoka, M.; Takii, K.; Maita, M. and Kumai, H. 2006a. Stress response of red sea bream *Pagrus major* to acute handling and

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

- chronic photoperiod manipulation. *Aquaculture*, 252: 566-572.
- Biswas, A.K.; Seoka, M.; Ueno, K.; Yong, A.S.K.; Biswas, B.K.; Kim, Y.; Takii, K. and Kumai, H. 2008. Growth performance and physiological responses in striped knifejaw, *Oplegnathus fasciatus*, held under different photoperiods. *Aquaculture*, 279: 42-46.
- Biswas, A.K.; Endo, M. and Takeuchi, T. 2002. Effect of different photoperiod cycles on metabolic rate and energy loss of both fed and unfed young tilapia *Oreochromis niloticus*: Part I. *Fisheries Sci*, 68: 465-477.
- Blanco-Vives, B. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2009. Synchronisation to light and feeding time of circadian rhythms of spawning and locomotor activity in zebrafish. *Physiol Behav*, 98: 268-275.
- Blanco-Vives, B.; Villamizar, N.; Ramos, J.; Bayarri, M.J.; Chereguini, O. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2010. Effect of daily thermo and photoperiods of different light spectrum on the development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae. *Aquaculture*, 306: 137-145.
- Boeuf, G. and Bail, P.Y.L. 1999. Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*, 177: 129-152.
- Brandstatter, R. 2003. Encoding time of day and time of year by the avian circadian system. *J Neuroendocrinol*, 15: 398-404.
- Bromage, N.; Porter, M. and Randall, C. 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture*, 197: 63-98.
- Campos-Mendoza, A.; McAndrew, B.J.; Coward, C. and Bromage, N. 2004. Reproductive response of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) to photoperiodic manipulation; effects on spawning periodicity, fecundity and egg size. *Aquaculture*, 231: 299-314.
- Cruz, E.M.V. and Brown, C.L. 2009. Influence of the photoperiod on growth rate and insulin-like growth factor-I gene expression in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *J Fish Biol*, 75: 130-141.
- Davie, A.; Quero, C.M.; Bromage, N.; Treasurer, J. and Migaud, H. 2007. Inhibition of sexual maturation in tank reared haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) through the use of constant light photoperiods. *Aquaculture*, 270: 379-389.
- Dey, R.; Bhattacharya, B. and Maitra, S.K. 2005. Importance of photoperiods in the regulation of ovarian activities in Indian major carp *Catla catla* in an annual cycle. *J Biol Rhythm*, 20: 145-158.
- Ekström, P. and Meissl, H. 1997. The pineal organ of teleost fishes. *Rev Fish Fisher*, 7: 199-284.
- El-Sayed, A.F.M. e Kawanna, M. 2004. Effects of photoperiod on the performance of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. I-Growth, feed utilization efficiency and survival of fry and fingerlings. *Aquaculture*, 231: 393-402.
- Falcón, J. 1999. Cellular circadian clocks in the pineal. *Prog Neurobiol*, 58: 121-162.
- Falcón, J.; Besseau, L.; Fazzari, D.; Attia, J.; Gaildrat, P.; Beauchaud, M. and Boeuf, G. 2003. Melatonin modulates secretion of growth hormone and prolactin by trout pituitary glands and cells in culture. *Endocrinology*, 144: 4648-4658.
- Falcón, J.; Besseau, L.; Sauzet, S. and Boeuf, G. 2007. Melatonin effects on the hypothalamo-pituitary axis in fish. *Trend Endocrin Met*, 18: 81-88.
- Falcón, J.; Migaud, H.; Muñoz-Cueto, J.A. and Carrillo, M. 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish. *Gen Comp Endocr*, 165: 469-482.
- FAO. 2007. Food and Agriculture Organization of the United Nations. The state of world fisheries and aquaculture 2006. Rome: FAO fisheries report. 180 pp.
- Fiszbein, A.; Cánepa, M.; Vázquez, G.R.; Maggese, C. and Pandolfi, M. 2010. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiol Behav*, 99: 425-432.
- Fortes-Silva, R.; Martínez, F.J.; Villarroel, M. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2010a. Daily rhythms of locomotor activity, feeding behavior and dietary selection in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Comp Biochem Phys A*, 156: 445-450.
- Fortes-Silva, R.; Martínez, F.J.; Villarroel, M. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2010b. Daily feeding patterns and self-selection of dietary oil in Nile tilapia. *Aquac Res*, 42: 157-160.
- Gee, P.; Stephenson, D. and Wright, D.E. 1994. Temporal discrimination learning of operant

- feeding in goldfish (*Carassius auratus*). *J Exp Anal Behavior*, 62: 1-13.
- Ginés, R.; Afonso, J.M.; Argüello, A.; Zamorano, M.J. and Lopez, J.L. 2003. Growth in adult gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) as a result of interference in sexual maturation by different photoperiod regimes. *Aquac Res*, 34: 73-78.
- Ginés, R.; Afonso, J.M.; Argüello, A.; Zamorano, M.J. and Lopez, J.L. 2004. The effects of long-day photoperiod on growth, body composition and skin colour in immature gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Aquac Res*, 35: 1207-1212.
- Gross, W.L.; Roelofs, E.W. and Fromm, P.O. 1965. Influence of photoperiod on growth of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *J Fisher Res Board Canada*, 22: 1379-1386.
- Hallaraker, H.; Folkvord, A.F. and Stefansson, S.O. 1995. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Neth J Sea Res*, 34: 139-147.
- Helfman, G.S. Fish behavior by day, night and twilight. 1993. In: Pitcher, T.J. (Ed.). *Behav Teleo Fish*. Chapman and Hall. London. pp. 479-512.
- Hellqvist, A.; Bornestaf, C.; Borg, B. and Schmitz, M. 2004. Cloning and sequencing of the FSH-b and LHb-subunit in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, and effects of photoperiod and temperature on LH-b and FSH-b mRNA expression. *Gen Comp Endocr*, 135: 167-174.
- Herrero, M.J.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2003. Entrainment to light of circadian activity rhythms in tench (*Tinca tinca*). *Chronobiol Int*, 20: 1001-1017.
- Hurd, M.W.; Debruyne, J.; Straume, M. and Cahill, G.M. 1998. Circadian rhythms of locomotor activity in zebrafish. *Physiol Behav*, 65: 465-472.
- Iigo, M. e Tabata, M. 1996. Circadian rhythms of locomotor activity in the goldfish *Carassius auratus*. *Physiol Behav*, 60: 775-781.
- Iigo, M.; Kezuka, H.; Suzuki, T.; Tabata, M. and Aida, K. 1994. Melatonin signal transduction in the goldfish, *Carassius auratus*. *Neurosci Biobehav R*, 18: 563-569.
- Imsland, A.K. and Jonassen, T.M. 2005. The relation between age at first maturity and growth in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) reared at four different light regimes. *Aquac Res*, 36: 1-7.
- Jensen, F.B. 1987. Influences of exercise-stress and adrenaline upon intra- and extracellular acid-base status, electrolyte composition and respiratory properties of blood in tench (*Tinca tinca*) at different seasons. *J Comp Physiol B*, 157: 51-60.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman e Hall. London. 294 p.
- Johnsson, J.I. and Björnsson, B.T. 1994. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Anim Behav*, 48: 177-186.
- Jonassen, T.M.; Imsland, A.K. and Stefansson, S.O. 2000. Interaction of temperature and light on growth in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. *Aquac Res*, 31: 219-227.
- Kabasawa, H. and Ooka-Souda, S. 1989. Circadian rhythms in locomotor activity of the hagfish, *Eptatretus burgeri* IV. The effect of eye-ablation. *Zool Sci*, 6: 135-39.
- Kezuka, H.; Iigo, M.; Furukawa, K.; Aida, K. and Hanyu, I. 1992. Effects of photoperiod, pinealectomy and ophthalmectomy on circulating melatonin rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*. *Zool Sci*, 9: 1047-1053.
- Kissil, G.W.; Lupatsch, I.; Elizur, A. and Zohar, Y. 2001. Long photoperiod delayed spawning and increased somatic growth in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 200: 363-379.
- Leonardi, M.O. and Klempau, A.E. 2003. Artificial photoperiod influence on the immunessystem of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the southern hemisphere. *Aquaculture*, 221: 581-591.
- Lepage, O. Tottmar, O. and Winberg, S. 2002. Elevated dietary intake of L-tryptophan counteracts the stress-induced elevation of plasma cortisol in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Experimental Biol*, 205: 3679-3687.
- López-Olmeda, J.F.; Egea-Álvarez, M. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2009. Glucose tolerance in fish: Is the daily feeding time important? *Physiol Behav*, 96: 631-636.
- López-Olmeda, J.F.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2006. Melatonin effects on food intake and activity rhythms in two fish species with different activity patterns: diurnal (goldfish)

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

- and nocturnal (tench). *Comp Biochem Phys A*, 144: 180-187.
- López-Patiño, M.A.; Conde-Sieira, M.; Gesto, M.; Librán-Pérez, M.; Soengas, J.L. and Míguez, J.M. 2013. Melatonin partially minimizes the adverse stress effects in Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture*, 388-391: 165-172.
- Madrid, J.A.; Boujard, T. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2001. Feeding rhythms. In: Houlihan, D.; Jobling, M.; Boujard, T. (Eds.). *Food Intake in Fish*. Blackwell Science. Oxford. pp. 189-215.
- Migaud, H.; Davie, A.; Martínez-Chavez, C.C. and Al-Khamees, S. 2007. Evidence for differential photic regulation of pineal melatonin synthesis in teleosts. *J Pineal Res*, 43: 327-335.
- Migaud, H.; Fontaine, P.; Kestemont, P.; Wang, N. and Brun-Bellut, J. 2004. Influence of photoperiod on the onset of gonadogenesis in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture*, 241: 561-574.
- Migaud, H.; Fontaine, P.; Sulistyó, I.; Kestemont, P. and Gardeur, J.N. 2002. Induction of out-of-season spawning in Eurasian perch *Perca fluviatilis*: effects of rates of cooling and cooling durations on female gametogenesis and spawning. *Aquaculture*, 205: 253-267.
- Migaud, H.; Mandiki, R.; Gardeur, J.N.; Kestemont, P.; Bromage, N. and Fontaine, P. 2003. Influence of photoperiod regimes on the Eurasian perch gonadogenesis and spawning. *Fish Physiol Biochem*, 28: 395-397.
- Migaud, H.; Wang, N.; Gardeur, J.N. and Fontaine, P. 2006. Influence of photoperiod on reproductive performances in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture*, 252: 385-393.
- Milligan, C.L. 2003. A regulatory role for cortisol in muscle glycogen metabolism in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum. *J Exp Biol*, 206: 3167-3173.
- Montoya, A.; López-Olmeda, J.F.; Garayzar, A.B.S. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2010. Synchronization of daily rhythms of locomotor activity and plasma glucose, cortisol and thyroid hormones to feeding in Gilthead seabream (*Sparus aurata*) under a light-dark cycle. *Physiol Behav*, 101: 101-107.
- Morgan, E. 2004. Ecological significance of biological clock. *Biol Rhythm Res*, 35: 3-12.
- Nikaido, Y.; Aluru, N.; McGuire, A. Park, Y.; Vijayan, M.M. and Takemura, A. 2010. Effect of cortisol on melatonin production by the pineal organ of tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comp Biochem Phys A*, 155: 84-90.
- Nikaido, Y.; Ueda, S. and Takemura, A. 2009. Photic and circadian regulation of melatonin production in the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus*. *Comp Biochem Phys A*, 152: 77-82.
- Oba, E.T.; Mariano, W.S. e Santos, L.R.B. 2009. Estresse em peixes cultivados: agravantes e atenuantes para um manejo rentável. In: Tavares-Dias, M. (Ed.). *Manejo e Sanidade de Peixes em Cultivo*. 1ª ed. Embrapa Amapá. Macapá. pp. 226-247.
- Pankhurst, N.W. and Van der Kraak, G. 1997. Effects of Stress on Reproduction and Growth of Fish. In: Iwama, G. K.; Pickering, A.D.; Sumpter, J.P.; Scheck, C.B. (Eds.). *Fish Stress and Health in Aquaculture (Society for Experimental Biology, Seminar Series 62)*. Cambridge University Press. Cambridge. pp. 73-93.
- Petit, G.; Beaucaud, M.; Attia, J. and Buisson, B. 2003. Food intake and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) held under alternated light/dark cycle (12L: 12D) or exposed to continuous light. *Aquaculture*, 228: 397-401.
- Pickering, A.D. and Pottinger, T.G. 1989. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: Effects of chronic elevation of plasma cortisol. *Fish Physiol Biochem*, 7: 253-258.
- Pickering, A.D. and Pottinger, T.G. 1995. Biochemical effects of stress. In: Hochachka, P.W.; Mommsen, T.P. (Eds.). *Environmental and ecological biochemistry*. Elsevier. Amsterdam. pp. 349-379.
- Pierson, P.M.; Lamers, A.; Flik, G. e Mayer-Gostan, N. 2004. The stress axis, stanniocalcin, and ion balance in rainbow trout. *Gen Comp Endocr*, 137: 665-678.
- Pottinger, T.G.; Carrick, T.R.; Appleby, A. and Yeomans, W.E. 2000. High blood cortisol levels and low cortisol receptor affinity: is the chub, *Leuciscus cephalus*, a cortisol-resistant teleost? *Gen Comp Endocr*, 120: 108-117.
- Rad, F.; Bozaođlu, S.; Gözükar, S.E.; Karahan, A. and Kurt, G. 2006. Effects of different long-day photoperiods on somatic growth and gonadal development in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture*, 255: 292-300.

- Randall, C.; North, B.; Futter, W.; Porter, M. and Bromage, N. 2001. Photoperiod effects on reproduction and growth in rainbow trout. *Trout News*, 32: 403-410.
- Reebs, S. G. 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Rev Fish Biol Fisher*, 12: 349-371.
- Rensing, L. and Ruoff, P. 2002. Temperature effect on entrainment, phase shifting, and amplitude of circadian clocks and its molecular bases. *Chronobiol Int*, 19: 807-864.
- Rocha, R.M.; Carvalho, E.G. and Urbinati, E.C. 2004. Physiological responses associated with capture and crowding stress in matrinxã *Brycon cephalus* (Gunther, 1869). *Aquac Res*, 35: 24-29.
- Rodriguez, A.; Castello-Orvay, F.E. and Gisbert, E. 2009. Somatic growth, survival, feed utilization and starvation in European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus) under two different photoperiods. *Aquac Res*, 40: 551-557.
- Sánchez-Vázquez, F.J.; Aranda, A. and Madrid, J.A. 2001. Differential effects of meal size and food energy density on feeding entrainment in goldfish. *J Biol Rhythm*, 16: 58-65.
- Sánchez-Vázquez, F.J.; Madrid, J.A.; Zamora, S. and Tabata, M. 1997. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms in the goldfish is mediated by a feeding-entrainable circadian oscillator. *Comp Biochem Phy A*, 181: 121-132.
- Sánchez-Vázquez, F.J.; Madrid, J.A.; Zamora, S.; Iigo, M. and Tabata, M. 1996. Demand feeding and locomotor circadian rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*: Dual and independent phasing. *Physiol Behav*, 60: 665-674.
- Sánchez-Vázquez, F.J.; Zamora, S. and Madrid, J.A. 1995. Light-dark and food restriction cycles in sea bass: Effect of conflicting zeitgebers on demand-feeding rhythms. *Physiol Behav*, 58: 705-714.
- Schulz, U.H. and Leuchtenberger, C. 2006. Activity patterns of South American silver catfish (*Rhamdia quelen*). *Braz J Biol*, 66: 565-574.
- Seth, M. and Maitra, S.K. 2010. Photoreceptor proteins and melatonin rhythm generating AANAT in the carp pineal: Temporal organization and correlation with natural photo-thermal cues. *J Photoch Photobio B: Biol*, 99: 21-28.
- Simensen, L.M.; Jonassen, T.M.; Imsland, A.K. and Stefansson, S.O. 2000. Photoperiod regulation of growth of juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 190: 119-128.
- Taylor, J. and Migaud, H. 2009. Timing and duration of constant light affects rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth during autumn-spring grow-out in freshwater. *Aquac Res*, 40: 1551-1558.
- Taylor, J.F.; Migaud, H.; Porter, M.J.R. e Bromage, N.R. 2005. Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Gen Comp Endocr*, 142: 169-185.
- Tejpal, C.S.; Pal, A.K.; Sahu, N.P.; Kumar, J.A.; Muthappa, N.A, Vidya, S. and Rajan, M.G. 2009. Dietary on supplementation on L-tryptophan mitigates crowding stress and augments the growth in *Cirrhinus mrigala* fingerling. *Aquaculture*, 293: 272-277.
- Thorpe, J.E.; Morgan, R.I.G.; Pretswell, D. and Higgins, P.J. 1988. Movement rhythms in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J Fish Biol*, 33: 931-940.
- Toguyeni, A.; Fauconneau, B.; Boujard, T.; Fostier, A.; Kuhn, E.R.; Mol, K.A. and Baroiller, J. 1997. Feeding behaviour and food utilisation in tilapia, *Oreochromis Niloticus*: Effect of sex ratio and relationship with the endocrine status. *Physiol Behav*, 62: 273-279.
- Trippel, E.A. and Neil, S.R.E. 2003. Effects of photoperiod and light intensity on growth and activity of juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Aquaculture*, 217: 633-645.
- Vera, L.M.; Cairns, L.; Sánchez-Vázquez, F.J. and Migaud, H. 2009. Circadian rhythms of locomotor activity in the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Chronobiol Int*, 26: 666-681.
- Vera, L.M.; De Pedro, N.; Gómez-Milán, E.; Delgado, M.J.; Sánchez-Muros, M.J.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2007. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms, digestive enzymes and neuroendocrine factors in goldfish. *Physiol Behav*, 90: 518-524.
- Vera, L.M.; Madrid, J.A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2006. Locomotor, feeding and melatonin daily rhythms in sharpnose seabream (*Diplodus puntazzo*). *Physiol Behav*, 88: 167-172.
- Villamizar, N.; Blanco-Vives, B.; Migaud, H.; Davie, A.; Carboni, S. and Sánchez-Vázquez, F.J.

RITMOS BIOLÓGICOS E FOTOPERÍODO EM PEIXES

2011. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review. *Aquaculture*, 315: 86-94.
- Villamizar, N.; García-Alcazar, A. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2009. Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. *Aquaculture*, 292: 80-86.
- Villamizar, N.; Herlin, M.; López, M.D. and Sánchez-Vázquez, F.J. 2012. Daily spawning and locomotor activity rhythms of European sea bass broodstock (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 354-355: 117-120.
- Wang, C.; King, W. and Woods, C. 2004. Physiological indicators of divergent stress responsiveness in male striped bass broodstock. *Aquaculture*, 232: 665-678.
- Wang, Y.; Heigenhauser, G.J. and Wood, C.M. 1994. Integrated responses to exhaustive exercise and recovery in rainbow trout white muscle: acid-base, phosphogen, carbohydrate, lipid, ammonia, fluid volume and electrolyte metabolism. *J Exp Biol*, 195: 227-258.
- Wendelaar Bonga, S. E. 1997. The stress response of fish. *Physiol Rev*, 77: 591-625.
- Wright, M.L.; Francisco, L.L.; Scott, J.L.; Richardson, S.E.; Carr, J.A.; King, A.B.; Noyes, A.G. and Visconti, R.F. 2006. Effects of bilateral and unilateral ophthalmectomy on plasma melatonin in *Rana* tadpoles and froglets under various experimental conditions. *Gen Comp Endocr*, 147: 158-166.
- Yáñez, J. and Anadón, R. 1998. Neural connections of the pineal organ in the primitive bony fish *Acipenser baeri*: A carbocyanine dye tracing study. *J Comp Neurol*, 398: 151-161.