

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
CAMPUS DE RIO CLARO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE RIO CLARO**

**FERNANDA ROCHA**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DA RAIA-VIOLA *Rhinobatos percellens*  
WALBAUM, 1792 (CHONDRICHTHYES, RHINOBATIDAE), DA  
PLATAFORMA CONTINENTAL DE SÃO PAULO**

**RIO CLARO, SP – 2010**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
CAMPUS DE RIO CLARO  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE RIO CLARO**

**FERNANDA ROCHA**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DA RAIA-VIOLA *Rhinobatos percellens*  
WALBAUM, 1792 (CHONDRICHTHYES, RHINOBATIDAE), DA  
PLATAFORMA CONTINENTAL DE SÃO PAULO**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

**Orientador: Prof. Dr. Otto Bismarck Fazzano Gadig**

**RIO CLARO, SP – 2010**

597      Rocha, Fernanda  
R6722b      Biologia reprodutiva da raia-viola *Rhinobatos percellens*  
Walbaum, 1792 (Chondrichthyes, Rhinobatidae), da  
plataforma continental de São Paulo / Fernanda Rocha. - Rio  
Claro : [s.n.], 2010  
149 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,  
Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Otto Bismarck Fazzano Gadig

1. Peixe. 2. Elasmobrânquio. 3. Reprodução. 4.  
Anatomia. 5. Embriões. 6. Maturidade. 7. Gônadas. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
CAMPUS DE RIO CLARO  
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE RIO CLARO

### CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

**TÍTULO:** Biologia reprodutiva da raia-viola *Rhinobatos percellens* Walbaum, 1792  
(Chondrichthyes, Rhinobatidae), da plataforma continental de São Paulo


**AUTORA:** FERNANDA ROCHA

**ORIENTADOR:** Prof. Dr. OTTO BISMARCK FAZZANO GADIG

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. OTTO BISMARCK-FAZZANO GADIG  
Coordenadoria Executiva / Unidade do Litoral Paulista

  
Profa. Dra. ROSANGELA PAULA TEIXEIRA LESSA  
Departamento de Pesca / Universidade Federal Rural de Pernambuco

  
Prof. Dr. FÁBIO DOS SANTOS MOTTA  
Fundação SOS Mata Atlântica / São Paulo

Data da realização: 22 de março de 2010.

Aos meus pais Walter e Alda,  
amo vocês.

## AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Walter e Alda por tudo, inclusive pelo apoio e incentivo para que eu pudesse buscar meus objetivos, até quando nem eu mesma tenho certeza quais são eles...

Às outras pessoas da minha família, sempre na torcida: Vó Maria, Bisa Inácia, Henrique, tias, tios, primos e primas.

Ao Cleiton, grande amigo acima de tudo.

Às amigas Fabiana e Déborah, tantas coisas... tantos momentos... tantas histórias... que me deixam sem palavras! Obrigada por tudo! Amo vocês!

Ao meu orientador, Prof. Dr. Otto B.F. Gadig, pela amizade, ensinamentos, confiança e pela oportunidade de realizar este trabalho com minhas queridas violinhas.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela Bolsa de Mestrado concedida para a realização deste trabalho.

Ao pesquisador Dr. Matheus M. Rotundo (Unisanta, Projeto Pró-Pesca Pescando Conhecimento) e ao armador Sr. Thiago Castro (Aliança Sociedade Comercial de Pesca Ltda.), pela doação das raias que possibilitaram este estudo e os demais do Projeto Viola. À toda a tripulação dos barcos Antares I, Polares III, Eldorado e Araguaia, nas pessoas dos mestres Airton Farias “Ney”, João Isaac de Medeiros “Edgar” e do condutor motorista Clayton Airton Farias “Quêquê”, muito obrigada pela separação das raias.

Às meninas Aline Pitu e Camila Mayumi, colegas do Proviola, e à Débora, a empacotadora oficial do projeto, pelo trabalho em equipe até a -15°C!!! Obrigada também a todas as outras pessoas que participaram das triagens do Proviola: Diogo, Marquinhos, Dominique, Taís, Michele, Tatiane... mesmo que “apenas” tenham carregado os sacos pesados cheios de raias: Marcelo Croce, Teo Vaske, Renato Valeta, André Monte, Guilherme Pakato, Rodolfo Margarida, Beto Lab...

Às meninas que gentilmente me doaram um pouco ou muito de seu tempo livre para ajudar no leva-e-traz de raias e principalmente no trabalho no laboratório, tanto na evisceração como na anotação: Débora, Talita Judia, Flávia Xis, Michele, Melina, Laura Remela e Williane. A ajuda de cada uma foi fundamental para vencer a “montanha” de raias no frigorífico.

Aos professores Dr<sup>a</sup>. Rosangela T. P. Lessa (Universidade Federal Rural de Pernambuco), Dr. Fábio S. Motta (Fundação SOS Mata Atlântica) e Dr<sup>a</sup>. Maria Cristina Oddone (Universidade Federal do Rio Grande) pela participação na banca examinadora e principalmente pelas valiosas sugestões e correções ao trabalho.

Aos Profs. Drs. Marcos H. Toyama e Marcelo A. A. Pinheiro (Coordenadores Executivos da UNESP, Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente) e ao Campus São Vicente pelo apoio logístico durante todo o período de desenvolvimento do projeto. À bibliotecária do campus, Sra. Conceição, pela ajuda nas buscas bibliográficas e no esclarecimento de diversas dúvidas de padronização. Obrigada também à Luciana, Márcia e Beto pelo apoio técnico no laboratório.

À Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Selma D. Rodrigues pelas diversas contribuições, inclusive ao trabalho; ao Prof. Dr. Fernando J. Zara pelas diversas dicas e sugestões na qualificação e durante o Estágio Docência; e ao Prof. Dr. Miguel Petrere Jr., que me mostrou que a Biologia pode ser muito interessante “com números”. Eu aprendi muito com vocês!

À amiga Blanca, *muchas gracias* por te me acolhido em sua casa durante praticamente todas as vezes que fui à Rio Claro. E à Renata Topanga e à Karina Xiliquenta, a incrível tranquilidade do Gueto foi fundamental na fase final!

À todas as outras pessoas que de alguma forma contribuíram para este trabalho e para minha formação.

*Soyez réalistes: demandez l'impossible!*

*Seja realista: peça o impossível!*

*Autor desconhecido*

## RESUMO

A biologia reprodutiva da raia-viola *Rhinobatos percellens*, que é comumente capturada no litoral de São Paulo, foi estudada a partir de exemplares capturados acidentalmente com pesca de arrasto de parelha de fundo entre Ilhabela (~24°00'S, 45°15'W) e Cananéia (~25°10'S, 47°52'W). Em amostragens mensais de setembro/2007 a agosto/2009 foram obtidos e analisados 752 exemplares de *R. percellens*. A amplitude de comprimento total (CT) variou de 260 a 855 mm e de 271 a 1020 mm e o peso total (PT) de 48 a 2140 g e de 60 a 2982 g, para machos e fêmeas, respectivamente. Houve predomínio dos machos nas classes de CT intermediárias e das fêmeas nos maiores CTs. A proporção sexual total foi 1,00 : 0,51 em favor dos machos porém, apenas entre os adultos o número de machos foi significativamente maior que o de fêmeas. A relação peso-comprimento foi estabelecida para os sexos agrupados através da equação  $PT = 1,29 \times 10^{-6} CT^{3,15}$ . A anatomia do aparelho reprodutor foi descrita para cada um dos estádios de maturidade de ambos os sexos. Machos de todos os estádios de maturidade foram capturados em todas as estações do ano, exceto na primavera/07, enquanto que em nenhuma das estações do ano foram capturados os sete estádios de maturidade das fêmeas. O CT médio de maturidade sexual foi 558 mm de CT para os machos e 592 mm de CT para as fêmeas. O crescimento dos cláspes foi alométrico e ocorreu em três fases distintas, sendo a segunda caracterizada por rápido crescimento num estreito intervalo de CT; a maioria dos cláspes a partir de 80-84 mm de comprimento está rígida. O diâmetro médio do maior ovócito maduro foi 29,86 mm, a fecundidade ovariana foi estimada em 6,59 ovócitos e a ovulação ocorre entre agosto e novembro. A fecundidade uterina variou de dois a 13 embriões (média 4,88). Fêmeas maiores têm ninhadas maiores e com embriões maiores; o tamanho de nascimento foi estimado entre 182-197 e 260 mm de CT. Foi observada paridade funcional de todos os órgãos do aparelho reprodutor de ambos os sexos. A relação hepatossomática apresentou variação sazonal para machos e fêmeas; nos machos, as relações gonadossomática e reprodutor-somática oscilaram suavemente, enquanto que para as fêmeas revelaram os períodos de ovulação e de gestação, respectivamente. A detecção do estágio de maturidade por observação externa é importante para a liberação de animais vivos, contribuindo para a conservação da população. A presença de muitas fêmeas adultas não grávidas sugere que há período de descanso entre as gestações e o reduzido número de grávidas evidencia a utilização ocasional do litoral de São Paulo para a reprodução de *R. percellens*.

Palavras-chave: *Rhinobatos percellens*, Rhinobatidae, reprodução, anatomia.

## ABSTRACT

The reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos percellens*, commonly caught in the coast of São Paulo, was studied on the basis of specimens accidentally caught by bottom pair trawlers between Ilhabela (~24°00'S, 45°15'W) and Cananéia (~25°10'S, 47°52'W). In monthly samplings from September/2007 to August/2009 a total of 752 specimens of *R. percellens* were captured. The total length (TL) ranged from 260 to 855 mm and from 271 to 1020 mm and the total weight (TW) from 48 to 2140 g and from 60 to 2982 g, for males and females, respectively. There were predomination of males in intermediate TL and of females in bigger TL. Total sex ratio was 1,00 : 0,51 with males dominating, but only between adults the proportion of males was significantly greater than females. The length-weight relationship was established for both sexes together by the equation  $TW = 1,29 \times 10^{-6} TL^{3,15}$ . The anatomy of the reproductive system was described for each maturity stage for both sexes. All males' maturity stages were captured in all the seasons, except in the spring/2007; while none of the seasons were captured all the seven females' maturity stages. The mean TL of sexual maturity was 558 mm TL for males and 592 mm TL for females. The clasper growth was allometric and in three distinct phases, with faster growth in small TL range in the second phase; the majority of claspers were rigid with 80-84 mm of clasper length. The mean diameter of the largest oocyte was 29,86 mm, the ovarian fecundity was 6,59 oocytes and the ovulation occurs between August and November. The uterine fecundity ranged from two to 13 embryos (mean 4,88). Larger females have more numerous litters and with larger embryos; the size at birth was estimated to be between 182-197 and 260 mm TL. All the organs examined were both functional. The hepatosomatic relation varied seasonally for males and females; for males, the relations gonadosomatic and reproductive-somatic showed small oscillations, while for females they revealed the periods of ovulation and gestation, respectively. The external detection of the maturity stages is important to the liberation of living animals, contributing to the conservation of the population. The presence of many non-pregnant adult females suggests a resting period between gestations and the low number of pregnant reveals the occasional utilization of São Paulo coast for the reproduction of *R. percellens*.

Key-words: *Rhinobatos percellens*, Rhinobatidae, reproduction, anatomy.

## SUMÁRIO

	Página
1. Introdução.....	11
2. Objetivos.....	14
3. Revisão da Literatura.....	15
4. Justificativa.....	21
5. Materiais e Métodos.....	22
5.1. Área de Estudo.....	22
5.2. Triagem.....	23
5.3. Obtenção dos Dados Biológicos.....	24
5.4. Forma de Análise dos Resultados.....	26
6. Resultados.....	32
6.1. Estrutura da População.....	32
6.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade.....	38
6.2.1. Machos.....	38
6.2.1.1. Anatomia do Aparelho Reprodutor.....	38
6.2.1.2. Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade.....	39
6.2.2. Fêmeas.....	45
6.2.2.1. Anatomia do Aparelho Reprodutor.....	45
6.2.2.2. Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade.....	46
6.3. Biologia Reprodutiva.....	58
6.3.1. Machos: Desenvolvimento da Maturidade.....	58
6.3.2. Fêmeas.....	66
6.3.2.1. Desenvolvimento da Maturidade.....	66
6.3.2.2. Grávidas e Embriões.....	80
6.3.3. Comprimentos de Maturação.....	88
6.3.4. Indicadores Biológicos.....	89

7. Discussão.....	95
7.1. Estrutura da População.....	95
7.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade.....	99
7.2.1. Machos.....	99
7.2.2. Fêmeas.....	101
7.3. Biologia Reprodutiva.....	108
7.3.1. Machos.....	108
7.3.2. Fêmeas.....	111
7.3.3. Grávidas e Embriões.....	116
7.3.4. Comprimentos de Maturação.....	121
7.3.5. Indicadores Biológicos.....	123
8. Conclusões.....	128
8.1. Estrutura da População.....	128
8.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade.....	129
8.3. Biologia Reprodutiva.....	130
9. Referências.....	132

## **1. INTRODUÇÃO**

O estudo da reprodução de peixes marinhos é assunto de grande relevância, pois sua compreensão e quantificação são ferramentas importantes no entendimento da dinâmica populacional, utilização racional e conservação de um ecossistema (ISAAC-NAHUM *et al.*, 1983; VAZZOLER, 1996).

Tubarões, raias e quimeras são peixes cartilaginosos e formam a classe Chondrichthyes. A história de vida da subclasse Elasmobranchii (tubarões e raias) data de cerca de 400 milhões de anos, ainda no Período Devoniano (CASTRO, 1987; GROGAN & LUND, 2004), e parte deste sucesso pode ser atribuída, entre outros aspectos, aos seus sofisticados mecanismos de reprodução (POUGH *et al.*, 2003). Atualmente, os elasmobrânquios estão representados por cerca de 1050 espécies, a maioria delas habitante do ambiente marinho (COMPAGNO, 2001).

Estes animais são considerados *K*-estrategistas, ou seja, apresentam baixa taxa de crescimento populacional em qualquer nível da abundância da população, sem a capacidade de resposta forte e rápida a variações de sua abundância (VOOREN & KLIPPEL, 2005). Além disso, caracterizam-se pelo crescimento lento, grande tamanho corporal, baixa taxa de mortalidade natural relativa nos primeiros estágios de vida, longevidade, maturidade sexual tardia, baixa fecundidade relativa e nascimento de filhotes completamente formados (MURRAY, 1979; BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002).

A principal forma de impacto antrópico sobre as populações de elasmobrânquios é a atividade pesqueira, à qual estes animais mostram-se particularmente vulneráveis, dados as características biológicas mencionadas (THORSON, 1987; HOENIG & GRUBER, 1990; MOTTA, 2001). Somente níveis moderados de pesca são suportados sem que ocorram depleção e colapso do estoque (MUSICK, 2005). Em casos de elevada pressão pesqueira, declinam mais rapidamente e não se recuperam das reduções populacionais como ocorre com a maioria dos peixes ósseos (SMINKEY & MUSICK, 1996). Nestes casos, a população precisa de um longo tempo para voltar a sua abundância anterior (VOOREN & KLIPPEL, 2005).

O crescimento das populações de elasmobrânquios é comprometido, principalmente, de duas formas, ambas associadas à pesca intensiva: a captura de fêmeas reprodutoras reduz o número de neonatos e a captura de neonatos e jovens

reduz o número de novas fêmeas reprodutoras, o que torna extremamente necessária a sobrevivência de neonatos e de adultos em número suficiente para manter a população (VOOREN & KLIPPEL, 2005).

Apesar de muitos elasmobrânquios terem reduzido valor comercial, o impacto econômico do colapso de seus estoques pode ser similar ao das espécies mais produtivas, devido à maior duração do tempo de recuperação e da perda econômica (MUSICK, 1999).

Não obstante, existem registros de pescarias dirigidas a várias espécies de elasmobrânquios. Estas têm sido de curta duração, com elevadas capturas durante 5-20 anos, seguidas por um rápido declínio até o colapso. Isto acontece porque elevadas capturas de animais *K*-estrategistas excedem rapidamente a capacidade de suporte da população, causando o declínio rápido e contínuo da mesma (HOENIG & GRUBER, 1990; PRATT & CASEY, 1990; VOOREN & KLIPPEL, 2005).

Apesar das pescarias dirigidas serem a causa do colapso dos estoques de numerosas espécies de elasmobrânquios, a maior ameaça aos elasmobrânquios tem sido a captura acidental com elevada mortalidade em pescarias mistas (MUSICK *et al.*, 2000; MUSICK, 2005). Nessas pescarias, espécies com taxas de produção maiores sustentam a atividade pesqueira, enquanto espécies com menor potencial de recuperação populacional são levadas ao colapso ou mesmo à extinção (PRATT & CASEY, 1990; VOOREN & KLIPPEL, 2005).

As pescarias mistas são numerosas, devido à ocorrência em grande número de espécies de peixes de valor comercial numa mesma área, sobretudo no ambiente bentônico; todas podem ser capturadas por apenas uma arte de pesca não seletiva, sendo a rede de arrasto-de-fundo a mais utilizada (MUSICK *et al.*, 2000; VOOREN & KLIPPEL, 2005).

Tanto as pescarias dirigidas com captura acidental quanto pescarias mistas causam impactos ao ambiente e à conservação dos elasmobrânquios (COMPAGNO, 1990; VOOREN & KLIPPEL, 2005). Os organismos capturados que não são o alvo da pesca são designados como *by-catch* ou fauna acompanhante. Estes rotineiramente são descartados mortos ou moribundos porque têm reduzido ou nenhum valor comercial ou porque sua captura é proibida por lei (COMPAGNO, 1990; HALL, 1996).

Elevadas taxas de fauna acompanhante são preocupantes porque podem afetar espécies ameaçadas (HALL, 1996; STOBUTZKI *et al.*, 2001). No caso dos

elasmobrânquios, que são predadores, o rápido declínio populacional pode ter efeitos negativos não só em suas presas-alvo, mas até efeitos secundários e terciários nas espécies que não são suas presas, devido a relações tróficas complexas que envolvem estes organismos (MUSICK, 2005).

Nas últimas décadas, a captura de elasmobrânquios vem crescendo acentuadamente em todo o mundo, com capturas anuais superiores a um milhão de toneladas, valor possivelmente subestimado por não incluir numerosas atividades de pesca de menor escala assim como descartes de espécies de baixo interesse comercial, o que poderia representar um número pelo menos duas vezes superior ao das estatísticas oficiais (BONFIL, 1994). Ao longo de toda a costa brasileira, a frota pesqueira industrial e a artesanal capturam elevado número de elasmobrânquios como fauna acompanhante (LESSA *et al.*, 1999). Juntamente com o aumento na captura dos elasmobrânquios, vem aumentando o interesse sobre a biologia e sobre a importância da retirada de espécies de um ecossistema como fauna acompanhante (CEDROLA *et al.*, 2005; MARSHALL *et al.*, 2007).

Apesar de a reprodução ser um aspecto crítico no sucesso do manejo de pescarias (PRATT & OTAKE, 1990), os dados de captura e biologia básica das espécies de elasmobrânquios ainda são escassos no litoral brasileiro, a despeito desses animais serem importantes para a pesca (MOTTA, 2001). Dentre os elasmobrânquios da costa atlântica da América do Sul, as raias são mais negligenciadas e menos estudadas que os tubarões (MENNI & STEHMANN, 2000).

No Estado de São Paulo, a raia-viola *Rhinobatos percellens* Walbaum, 1792 é comumente capturada por diversas modalidades de pesca-de-arrasto que atuam na região. Entretanto, estudos específicos que detalham informações biológicas da espécie são escassos e inexistentes no Sudeste brasileiro.

## **2. OBJETIVOS**

O objetivo geral deste estudo é analisar e estudar a biologia reprodutiva de *Rhinobatos percellens* da plataforma continental do Estado de São Paulo.

### *Objetivos Específicos*

- Verificar a ocorrência sazonal dos sexos em diferentes estádios de maturidade;
- Identificar o período reprodutivo da espécie na área de estudo;
- Determinar o comprimento médio de primeira maturação sexual;
- Determinar a fecundidade uterina e ovariana;
- Determinar o tamanho ao nascer;
- Propor método de reconhecimento externo dos diferentes estádios de maturidade;
- Comparar os parâmetros reprodutivos aqui observados com aqueles obtidos em outros estudos.
- Fornecer dados que subsidiem futuros planos de manejo e outras políticas públicas que objetivem a conservação desta espécie na área em questão.

### **3. REVISÃO DA LITERATURA**

As raias-viola, família Rhinobatidae Müller & Henle, 1837, são representadas por quatro gêneros (*Aptychotrema* NORMAN, 1926, *Rhinobatos* LINCK, 1790, *Trygonorrhina* MÜLLER & HENLE, 1838 e *Zapteryx* JORDAN & GILBERT, 1880) e cerca de 44 espécies (COMPAGNO, 2005).

Distinguem-se morfologicamente das demais raias pelo focinho projetado anteriormente em forma de seta e parte posterior do corpo com pedúnculo caudal destacado, duas nadadeiras dorsais e nadadeira caudal desenvolvidas. São animais que vivem normalmente em águas rasas costeiras e estuarinas de regiões tropicais, subtropicais e temperadas, geralmente associados ao substrato arenoso ou lamoso (McEACHRAN & CARVALHO, 2002).

Além dos estudos sobre a reprodução, apresentados a seguir, mundialmente, outros trabalhos com Rhinobatidae envolvem, em sua grande maioria, aspectos taxonômicos (e.g., NORMAN, 1926; LAST, 2004; LAST *et al.*, 2004; BEN SOUSSI *et al.*, 2007), aspectos alimentares (e.g., CAPAPÉ & ZAOUALI, 1979; LESSA, 1982; WILGA & MOTTA, 1998; ABDEL-AZIZ *et al.*, 1993; SHIBUYA *et al.*, 2005; ISMEN *et al.*, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007; NAVIA *et al.*, 2007), idade e crescimento (e.g., LESSA, 1982; ROSSOUW, 1984; ISMEN *et al.*, 2007; BAŞUSTA *et al.*, 2008), aspectos fisiológicos (e.g., DONALD *et al.*, 2004), distribuição e dinâmica populacional (e.g., LESSA, 1982; MARTINS, 2005) e pesca e conservação (e.g., LESSA, 1982; SALAZAR-HERMOSO & VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1999; MÁRQUEZ-FARIAS, 2005; VOOREN *et al.*, 2005; MEJÍA-FALLA *et al.*, 2006; BIZZARRO *et al.*, 2009).

As raias da família Rhinobatidae apresentam como forma de reprodução a viviparidade lecitotrófica (WOURMS, 1977; McEACHRAN & CARVALHO, 2002; MUSICK & ELLIS, 2005). Esta estratégia de reprodução envolve a retenção no útero de ovos fertilizados ao longo do desenvolvimento embrionário, sem nenhuma contribuição materna adicional além do vitelo do ovo. Nos Rhinobatidae, uma cápsula temporária envolve os embriões no início da gestação, da qual eles emergem para completar o desenvolvimento no útero (WOURMS, 1977). Pode haver diapausa ou atraso no desenvolvimento embrionário, descrita inicialmente em Rhinobatidae por Lessa (1982) na espécie *R. horkelii*, o que ocorre quando o

embrião é mantido num estado de animação suspensa, no estágio de blastocisto, prolongando a gestação (RENFREE & SHAW, 2000).

Os estudos sobre a biologia reprodutiva de Rhinobatidae são numerosos em várias regiões do mundo. No Mar Mediterrâneo, *Rhinobatos cemiculus* foi estudada por Capapé & Zaouali (1994) e *R. rhinobatos* por Abdel-Aziz *et al.* (1993), Ismen *et al.* (2007) e Enajjar *et al.* (2008); no Pacífico Oriental, *R. productus* teve a reprodução estudada por Márquez-Farias (2007) e *Z. xyster* por Mejía-Falla *et al.* (2006); no Atlântico Central Ocidental, *R. lentiginosus* por Hamlett *et al.* (1998a) e Hensley *et al.* (1998) e *Zapteryx exasperata* por Villavicencio-Garayzar (1995); no Indo-Pacífico, *R. hynnicephalus* por Wenbin & Shuyuan (1993) e Kume *et al.* (2009); na Austrália, *Trygonorrhina fasciata* por Marshall *et al.* (2007) e *Aptychotrema rostrata* por Kyne & Bennett (2002).

No Brasil a família está representada pelos gêneros *Rhinobatos* e *Zapteryx* e, pelo menos, quatro espécies, a saber: *Zapteryx brevirostris* (MÜLLER & HENLE, 1841), *Rhinobatos lentiginosus* GARMAN, 1880, *R. horkelii* MÜLLER & HENLE, 1841 e *R. percellens* WALBAUM, 1792 (FIGUEIREDO, 1977; MENNI & STEHMANN, 2000; VOOREN *et al.*, 2005). O gênero *Rhinobatos* difere-se de *Zapteryx* basicamente pelo focinho mais longo, com angulação menor do que 90° e pela presença de duas cristas dérmicas projetadas da margem posterior do espiráculo (BIGELOW & SCHROEDER, 1953, GOMES & GADIG, 2003).

*Zapteryx brevirostris* ocorre na plataforma continental do Atlântico Sul ocidental, desde o Rio de Janeiro até a Argentina (FIGUEIREDO, 1977; McEACHRAN & CARVALHO, 2002) e foi bem estudada sob diversos aspectos: a reprodução por Batista (1991) no Rio de Janeiro, por Ponz-Louro (1995) e Martins (2005) ambos os estudos em Ubatuba, litoral norte de São Paulo, e por Abilhoa *et al.* (2007) em Santa Catarina; a alimentação foi analisada por Pasquino & Gadig (2004) e Marion (2009) também na costa de São Paulo; aspectos da estrutura populacional por Batista (1987), Santos *et al.* (2006) e Pasquino (2006) no Rio de Janeiro, Paraná e São Paulo, respectivamente. O primeiro nascimento em cativeiro desta espécie foi registrado no Brasil por Gonzalez (2004). Ela ainda consta nos levantamentos faunísticos realizados por Barcellos (1963), Gadig (1998), Menni & Stehmann (2000), Chaves *et al.* (2003), Costa & Chaves (2006), Tamini *et al.* (2006) e Menni & Lucifora (2007).

*Rhinobatos lentiginosus*, de ocorrência confirmada no Atlântico Norte ocidental, ocorre apenas no Nordeste brasileiro, onde aspectos morfométricos foram estudados por Lima (2007). Fora do Brasil algumas informações sobre parte de sua biologia reprodutiva são encontradas nos trabalhos de Hamlett *et al.* (1998a) e Hensley *et al.* (1998) e sobre aspectos funcionais da alimentação no estudo de Wilga & Motta (1998). Apesar do trabalho de Lima (2007) no Nordeste, a ocorrência desta espécie em águas brasileiras é considerada duvidosa (GADIG, O.B.F.<sup>1</sup>, *comun. pes.*).

*Rhinobatos horkelii* é outro Rhinobatidae de distribuição geográfica restrita ao Atlântico Sul ocidental, desde o Rio de Janeiro até a Argentina (FIGUEIREDO, 1977; McEACHRAN & CARVALHO, 2002) e os dados disponíveis sobre a biologia e dinâmica populacional são restritos à plataforma continental do Rio Grande do Sul, onde a espécie foi amplamente estudada (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986), além de alguns dados da costa Norte de São Paulo (PONZ-LOURO, 1995). De acordo com Vooren *et al.* (2005), *R. horkelii*, classificada pela IUCN como “criticamente em perigo” (LESSA & VOOREN, 2007), é o elasmobrânquio de status populacional mais ameaçado, com abundância atual reduzida à cerca de 16% da original. Ela foi intensamente explorada pela frota pesqueira industrial da região Sul do Brasil, com perfil de captura marcado por um pico em 1984 (quase 2000 toneladas), seguido de declínio acentuado nos anos seguintes (entre 200-300 toneladas/ano). Entre 1975 e 1986 estima-se que foram capturados cerca de 2,6 milhões de indivíduos adultos naquela área; com média de 100.000 fêmeas grávidas por ano e considerando-se a média de seis embriões nascidos a cada gestação, calcula-se que foram mortos 6,6 milhões de neonatos em 11 anos (VOOREN *et al.*, 2005). A espécie aparece em muitos levantamentos faunísticos regionais (e.g.: FIGUEIREDO, 1977; GADIG, 1998; MENNI & STEHMANN, 2000; CHAVES *et al.*, 2003; MENNI & LUCIFORA, 2007).

Esta não é a única espécie de Rhinobatidae sob algum tipo de ameaça. Por habitarem águas rasas da plataforma continental, muitos representantes deste grupo têm sido frequentemente capturados como produto ou subproduto de diversas pescarias de pequena, média e larga escala. E o impacto de tais capturas na conservação dos Rhinobatidae pode ser dimensionado através da constatação de que 28 das 44 espécies desta família aparecem na Lista Vermelha de Espécies

---

<sup>1</sup> GADIG, O.B.F., Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente, SP, Brasil.

Ameaçadas da IUCN (IUCN, 2010). Destas, 20 são do gênero *Rhinobatos* e cinco são encontradas no Oceano Atlântico: *R. cemiculus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1817, *R. rhinobatos* (LINNAEUS, 1758), *R. thouin* (ANONYMOUS, 1798), *R. blochii* (MÜLLER & HENLE, 1841) e *R. horkelii* MÜLLER & HENLE, 1841 (IUCN, 2010). Os estudos de biologia reprodutiva de *R. rhinobatos* (ABDEL-AZIZ *et al.*, 1993; ISMEN *et al.*, 2007; ENAJJAR *et al.*, 2008) e *R. cemiculus* (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994) são restritos ao Mar Mediterrâneo; a presença de *R. thouin* no Atlântico é incerta (WHITE & MARSHALL, 2006) e nenhum trabalho publicado sobre biologia reprodutiva desta espécie foi encontrado até o momento, bem como para *R. blochii*.

*Rhinobatos percellens* (Figura 1), vulgarmente chamada de raia-viola, distribui-se sobre a plataforma continental do Atlântico ocidental, desde o Panamá até possivelmente o Sul do Brasil (FIGUEIREDO, 1977; McEACHRAN & CARVALHO, 2002). Os dados prévios na literatura indicam que cresce até cerca de 100 cm de comprimento total, vive normalmente sobre substratos não consolidados, até cerca de 110 m de profundidade, onde se alimentam preferencialmente de invertebrados bentônicos, sobretudo pequenos crustáceos (BIGELOW & SCHROEDER, 1953; FIGUEIREDO, 1977; MENNI & STEHMANN, 2000; McEACHRAN & CARVALHO, 2002).



**Figura 1:** Exemplar de *Rhinobatos percellens* com 635 mm de comprimento total. Escala: 30 cm.

Esta espécie aparece em diversos levantamentos faunísticos regionais, dentro de sua área de distribuição conhecida, entre os quais se destacam: Bigelow & Schroeder (1953), Figueiredo (1977), Gadig (1998), Mazzoleni & Schwingel (1999), Guéguen (2000), Menni & Stehmann (2000), McEachran & Carvalho (2002), Gomes

& Gadig (2003), Chaves *et al.* (2003), Costa & Chaves (2006) e Mejía-Falla *et al.* (2007).

Lima (2007) estudou padrões de discriminação morfológica entre as espécies *R. percellens* e *R. lentiginosus* utilizando técnicas multivariadas e morfometria geométrica e concluiu que, proporcionalmente, o disco de *R. percellens* é mais largo, tanto em comprimento quanto em altura, que o de *R. lentiginosus*.

Cervigón & Alcalá (1999), na Venezuela, Shibuya *et al.* (2005), na costa da Paraíba e Durigon (2008), no litoral de São Paulo, estudaram a alimentação de *R. percellens* e, de uma forma geral, verificaram que a dieta é predominantemente composta por crustáceos da família Caridae.

Ao listar as espécies de elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Costa & Chaves (2006) puderam inferir que *R. percellens*, uma das espécies mais presentes nos desembarques, utiliza a área em questão, ao menos, durante parte de sua gestação. Este fato é preocupante, pois, de acordo com Santos *et al.* (2006), a espécie possui importância comercial no litoral do Paraná. No entanto, a dificuldade normalmente encontrada na separação desta espécie em relação à *R. horkelii*, pode gerar erros interpretativos importantes no que se refere à abundância de ambas em cada área geográfica, já que *R. percellens* aparentemente não é abundante na costa sul do Brasil (GADIG, O.B.F.<sup>2</sup>, *comun. pes.*).

Em águas caribenhas, onde esta espécie consta como o único Rhinobatidae (MEJÍA-FALLA *et al.*, 2007), sua condição reprodutiva foi avaliada por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008). Os autores verificaram que os desenvolvimentos vitelogênico e embrionário eram simultâneos e admitem a possibilidade de haver diapausa no desenvolvimento embrionário. Neste caso também aparentemente há incoerência nos dados de Mejía-Falla *et al.* (2007), visto que a distribuição geográfica atribuída a *R. lentiginosus* também incluiria a região caribenha.

No Nordeste do Brasil, no município de Caiçara do Norte, litoral do Rio Grande do Norte, Barbosa (2006) verificou a presença de todas as fases de vida ao longo do ano, sendo que neonatos e jovens representaram cerca de 70% da amostra total. De acordo com Yokota (2005) e Yokota & Lessa (2006), este predomínio de juvenis caracteriza a utilização das águas costeiras da região de

---

<sup>2</sup> GADIG, O.B.F., Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente, SP, Brasil.

Caiçara do Norte por *R. percellens* como área de berçário primário e secundário durante todo o ano.

O primeiro caso de má formação embrionária em *R. percellens* foi registrado por Bornatowski & Abilhoa (2009). Em uma fêmea grávida capturada na Baía de Paranaguá, litoral do Paraná, os autores encontraram um embrião com duas cabeças, nadadeiras peitorais não fusionadas às cabeças e nadadeiras dorsais e caudal enroladas e deformadas. Os demais embriões estavam em condições normais.

#### **4. JUSTIFICATIVA**

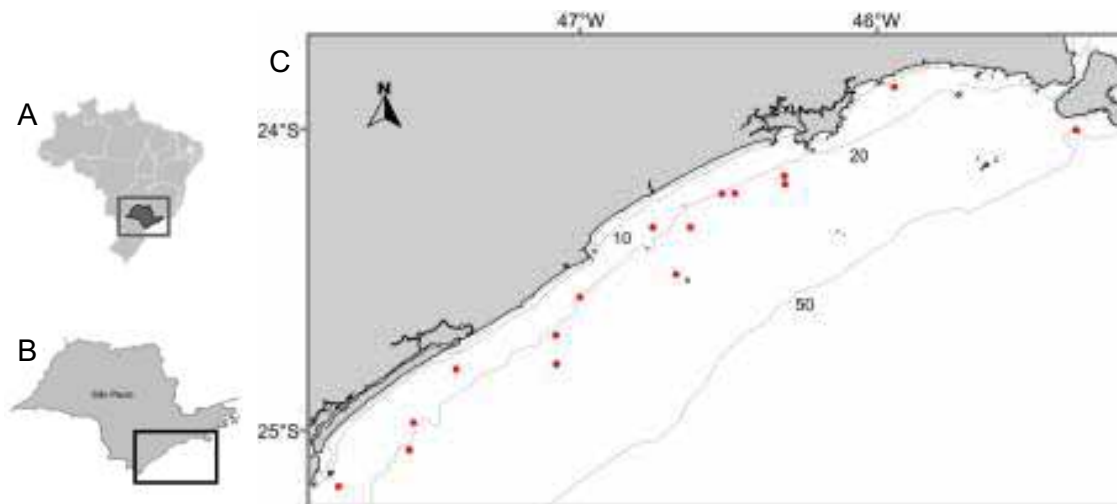
*Rhinobatos percellens* é comum sobre a plataforma continental do Sudeste brasileiro, onde possivelmente ocorre simpatricamente com *R. horkelii* pelo menos em parte desta região. A espécie estudada foi classificada pela IUCN como ameaçada de extinção mesmo sem estudos específicos, devido à similaridade com *R. horkelii* e por também ser capturada por pesca intensa (CASPER & BURGESS, 2004). Estudos sobre a biologia de *R. percellens* são, portanto, fundamentais na medida em que poderão fornecer subsídios para que se estabeleçam parâmetros comparativos com sua congênere *R. horkelii*, objetivando evitar o mesmo fenômeno de depleção constatado no sul do Brasil, por meio de ações que visem o manejo das pescarias deste recurso pesqueiro ao longo de sua área de distribuição.

## 5. MATERIAIS E MÉTODOS

### 5.1. Área de Estudo e Amostragem

Os exemplares aqui estudados foram capturados como fauna acompanhante ou *by-catch* da pesca de arrasto de parelha de fundo que opera na plataforma continental de São Paulo, entre as isóbatas de 10 e 50 m, desde o litoral Norte, nas proximidades do município de Ilhabela (~24°00'S, 45°15'W), até o litoral Sul, nas proximidades do município de Cananéia (~25°10'S, 47°52'W) (Figura 2).

As amostragens junto às embarcações Antares I & Polares III e Eldorado & Araguaia se deram no Terminal Públicos Pesqueiro de Santos (TPPS), com frequência mensal, entre setembro/2007 e agosto/2009, perfazendo 24 meses de amostragem.



**Figura 2:** A, mapa do Brasil com destaque para o Estado de São Paulo; B, Estado de São Paulo com destaque para a área de estudo; C, área de estudo com localização dos pontos de coletas.

A pesca de arrasto-de-parelha é uma das mais tradicionais e importantes no segmento industrial da região Sudeste-Sul (CASTRO *et al.*, 2003; MADUREIRA & ROSSI-WONGTSCHOWSKI, 2005). A pesca de parelha é uma pescaria multiespecífica de peixes ósseos demersais, sendo que na Região Sudeste as principais espécies eletivas das capturas da Família Sciaenidae: corvina (*Micropogonias furnieri*), goete (*Cynoscion jamaicensis*), peixe-porco (*Balistes capriscus*) e pescadinha-real (*Macrodon ancylodon*) (VALENTINI & PEZZUTO, 2006).

No litoral do Estado de São Paulo a plataforma continental é larga, com cerca de 230 km em frente à cidade de Santos, com topografia suave e isóbatas dispostas paralelamente à linha de costa (CASTRO *et al.*, 2006). As condições oceanográficas apresentam variabilidade sazonal acentuada, principalmente devido à intrusão das águas relativamente frias da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) principalmente no final da primavera e do verão; no inverno, com o recuo da massa da ACAS para a margem da plataforma continental, a distribuição vertical da temperatura da maior parte da plataforma continental torna-se homogênea (CARVALHO, 2009). A temperatura superficial média da água varia de 25-27°C no verão a 20-23°C no inverno, enquanto que as temperaturas nas proximidades do fundo se aproximam de 20-23°C na faixa mais interna da plataforma continental (CASTRO *et al.*, 2006).

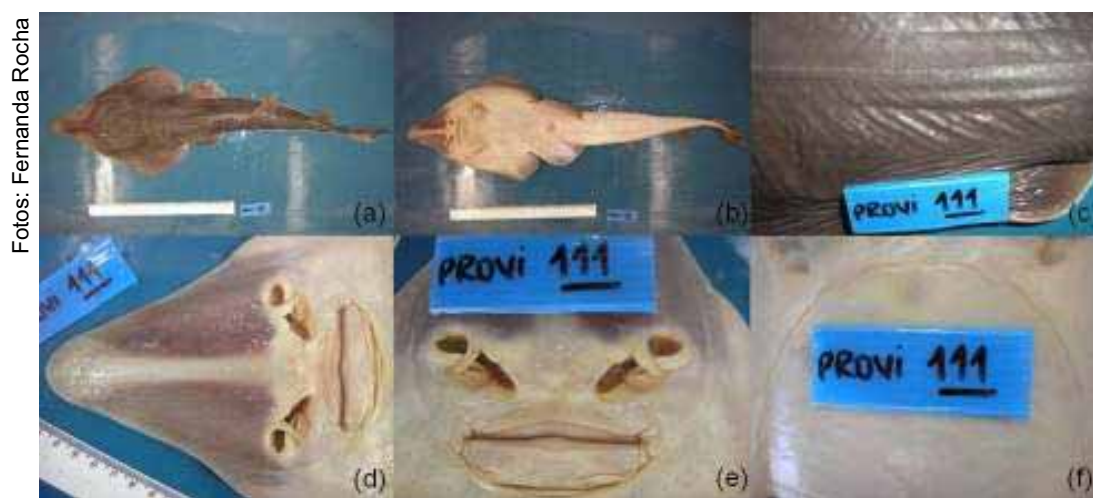
## 5.2. Triagem

A separação dos animais utilizados neste estudo foi feita ainda a bordo pela tripulação dos barcos, que já os desembarcava em sacos por estação de pesca, juntamente com dados completos de captura (data, local, coordenadas geográficas, hora e profundidade das capturas).

No laboratório Didático da UNESP, Campus Experimental do Litoral Paulista, em São Vicente, SP, os animais recebidos foram triados e receberam etiqueta individual (em número crescente sequencial), também foram identificados quanto à espécie com base em Figueiredo (1977) e Gomes *et al.* (1997), medidos quanto ao comprimento total (CT) e largura do disco (LD) (ambos em mm), pesados quanto ao peso total (PT, em g) e determinado o sexo. Em seguida, foram embalados individualmente em sacos plásticos e mantidos em frigorífico a -15°C até a evisceração. Desta forma, todas as análises da biologia reprodutiva de *R. percellens* foram feitas com material após descongelamento.

### 5.3. Obtenção dos Dados Biológicos

Como a separação inicial dos animais foi feita ainda a bordo pela tripulação do barco, as amostras de *Rhinobatos* ocasionalmente também incluíam exemplares de *R. horkelii*. Antes da evisceração e para assegurar a correta separação das congêneres, foi obtido um conjunto de seis fotografias (Figura 3) de cada exemplar de *Rhinobatos* sp. analisado, mantidas em um banco de imagens e utilizadas quando a confirmação posterior da espécie foi necessária.



**Figura 3:** Exemplo do conjunto básico de fotografias obtidas de cada exemplar de *Rhinobatos* sp. (CT = 720 mm): a, vista dorsal total; b, vista ventral total; c, porção inicial do pedúnculo caudal em vista dorsal; d, vista ventral da cabeça; e, detalhe ventral – boca e narinas; f, sulcos peitorais ventrais.

Durante a evisceração dos exemplares, os constituintes do aparelho digestório foram individualizados, etiquetados, acondicionados em tecido de lycra® poroso (meia feminina), fixados em formol 4% e conservados em álcool 70%, para estudos posteriores de biologia e anatomia alimentar. Além disso, foi obtido o peso do fígado (em g). Após a evisceração, os exemplares foram re-congelados e armazenados em frigorífico a -15°C, para estudos anatômicos e taxonômicos posteriores, no âmbito de outras linhas de pesquisa.

A metodologia utilizada nas observações do aparelho reprodutor foi adaptada à presente amostra de *R. percellens*, segundo principalmente Lessa (1982), Lessa *et al.* (1986), Capapé & Zaouali (1994), Girard *et al.* (2000) e Kyne & Bennett (2002).

As análises do aparelho reprodutor dos machos foram baseadas nas seguintes medidas e observações: cláspes - comprimento da margem interna,

grau de calcificação de sua cartilagem de sustentação e comprimento de sua glândula; testículos (sem remoção do órgão epigonal) – comprimento, largura, peso, morfologia geral dos lobos e diâmetro do maior lóbulo testicular (quando visíveis); ductos espermáticos – morfologia geral, largura dos epidídimos e presença de esperma. No caso das fêmeas, os ovários (sem remoção do órgão epigonal) foram observados quanto ao peso, comprimento, largura, grau de desenvolvimento, número de ovócitos maduros e diâmetro do maior ovócito; das glândulas nidamentárias, foram obtidos peso e largura; os úteros foram observados quanto ao comprimento, largura e peso. Nas fêmeas grávidas, cada útero teve seu conteúdo examinado para a contagem de ovos encapsulados ou embriões e destes, foram obtidos dados de sexo, comprimento total, peso total, peso do saco vitelínico externo (quando presente) e comprimento da margem interna dos cláspes dos machos.

Todos os dados morfométricos e pesos foram tomados separadamente em ambas as estruturas pares, sempre em milímetros ou em gramas, respectivamente com duas e quatro casas decimais de precisão. O comprimento de cada um dos órgãos citados anteriormente foi tomado paralelo ao eixo ântero-posterior do animal e a largura, perpendicular a este eixo. As nomenclaturas anatômicas utilizadas seguem as propostas por Deluigi & Pulerà (2007).

Os estádios de maturidade foram determinados com base em Ponz-Louro (1995), Girard & Du Buit (1999) e Kyne & Bennett (2002) (Tabelas 1 e 2).

**Tabela 1:** Critérios utilizados na determinação dos estádios de maturidade dos machos de *Rhinobatos percellens*; adaptados de Ponz-Louro (1995), Girard & Du Buit (1999) e Kyne & Bennett (2002).

Estádio	Descrição
A	<b>imaturo:</b> cláspes pequenos e flexíveis (menores que as nadadeiras pélvicas); testículos e ductos espermáticos pouco visíveis macroscopicamente;
B	<b>em maturação:</b> cláspes em desenvolvimento (maiores que as nadadeiras pélvicas) e flexíveis, testículos e ductos espermáticos iniciando desenvolvimento;
C	<b>adulto/maduro:</b> cláspes desenvolvidos e rígidos, testículos vascularizados e lobulados, ductos espermáticos meandrados.

**Tabela 2:** Critérios utilizados na determinação dos estádios de maturidade das fêmeas de *Rhinobatos percellens*; adaptados de Ponz-Louro (1995), Girard & Du Buit (1999) e Kyne & Bennett (2002).

Estádio	Descrição
A	<b>imatura:</b> ovários pequenos, sem ovócitos, úteros filiformes, glândulas nidamentais não desenvolvidas;
B	<b>em maturação:</b> ovários em desenvolvimento, com ovócitos claros, visíveis macroscopicamente, úteros em processo de alargamento, glândulas nidamentais em desenvolvimento;
C	<b>madura:</b> ovários com ovócitos no início da vitelogênese (não maduros), úteros largos (em forma de garrafa), glândulas nidamentais desenvolvidas;
C*	<b>madura/em ovulação:</b> ovários muito aumentados com ovócitos no final da vitelogênese (maduros, maiores que 25 mm de diâmetro), útero largo (em forma de garrafa), glândulas nidamentais desenvolvidas;
D	<b>grávida (1):</b> ovários com ovócitos pequenos, glândulas nidamentais desenvolvidas, úteros alargados com ovos encapsulados;
E	<b>grávida (2):</b> ovários com ovócitos pequenos, glândulas nidamentais desenvolvidas, úteros alargados com embriões (nos diferentes estágios de desenvolvimento);
F	<b>parida:</b> ovários com ovócitos pequenos, glândulas nidamentais desenvolvidas, úteros vazios e flácidos.

*Obs.: em conjunto, os estádios C, C\*, D, E e F correspondem às fêmeas adultas.*

#### 5.4. Forma de Análise dos Resultados

A proporção sexual é aquela entre os machos e as fêmeas, sendo 1:1 a proporção esperada para uma população (ZAR, 1996). Ela foi calculada para a amostra total, por estágio de maturidade, para os embriões, por classe de CT, mensalmente e anualmente. Para se identificar diferenças estatisticamente significativas entre as proporções sexuais esperadas e observadas, foi aplicado o teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ) (SOKAL & ROHLF, 1995). A frequência absoluta média de machos e fêmeas ao longo dos meses de coleta foi testada com análise de variância de uma via (ANOVA) (ZAR, 1996).

A relação peso-comprimento é utilizada em vários modelos de Biologia Pesqueira e permite interconversões de medidas de peso em comprimento (LE CREN, 1951), além de descrever o aumento em comprimento e o consequente ganho em peso (BRAGA, 1997). Ela é comumente descrita pela formula:

$$PT = a \cdot CT^b$$

onde:  $PT$  é o peso total (g),  
 $CT$  é o comprimento total (mm),  
 $a$  é o intercepto,  
 $b$  é a inclinação.

A inclinação e o intercepto foram estimados após transformação logarítmica dos dados de  $PT$  e  $CT$  e subsequente ajuste de uma linha reta aos dados pelo método dos mínimos quadrados (KING, 1995). As retas obtidas para machos e fêmeas foram testadas entre si quanto à inclinação e ao intercepto através da comparação das equações de regressão linear simples (ZAR, 1996).

A capacidade copulatória dos machos foi estudada através da análise da condição das cartilagens de sustentação dos cláspes, se flexíveis ou rígidas. Os indivíduos foram agrupados em classes de 5 mm de comprimento do cláster (CC) para a obtenção da porcentagem de cláspes rígidos e flexíveis.

O desenvolvimento da maturidade nos machos foi estudado via análise de regressão do crescimento relativo do cláster, cujos resultados foram comparados com a equação alométrica:

$$y = a \cdot x^b$$

onde:  $y$  é o comprimento do cláster (CC) (mm),  
 $x$  é o comprimento total (CT) (mm),  
 $a$  é o intercepto,  
 $b$  é a inclinação.

Utilizou-se o teste  $t$ :

$$t_b = \frac{|b - 1|}{s_b}$$

onde:  $b$  é a inclinação,  
 $s_b$  é o desvio da inclinação.

para verificar a alometria-isometria da relação entre CC e CT, testando se a inclinação ( $b$ ) é igual (isometria) ou diferente (alometria) de 1 (um), com graus de liberdade ( $n - 1$ ) e comparados com o valor de  $t$  de uma distribuição de Student bicaudal (ZAR, 1996). Se constatada alometria, a inclinação ( $b$ ) foi novamente testada, se maior (alometria positiva) ou menor do que 1 (um) (alometria negativa),

através do mesmo teste  $t$ , porém em valor absoluto (não em módulo), com graus de liberdade  $(n - 2)$  e distribuição de Student monocaudal (ZAR, 1996).

As observações e medidas feitas nos aparelhos reprodutores de machos e de fêmeas foram lançadas em diagramas de dispersão em função do comprimento total (CT) ou do peso total (PT) dos exemplares, tanto para os diferentes estádios de maturidade quanto para os embriões. As relações entre essas variáveis foram então analisadas, o coeficiente de correlação de Pearson ( $r$ ) foi obtido e comparado com os valores críticos de  $r$  para testar sua significância (ZAR, 1996). Por conveniência, os dados do peso do aparelho reprodutor, peso médio dos ovários e peso médio dos úteros foram também plotados em diagramas de dispersão com o eixo Y convertido em escala logarítmica.

A fim de identificar paridade funcional entre os componentes do aparelho reprodutor, as observações e medidas feitas em ambas as estruturas pares foram verificadas com testes- $t$  para amostras pareadas (ZAR, 1996). Nas estruturas em que não houve diferença entre direito e esquerdo, a média aritmética foi utilizada nos diagramas de dispersão.

Para o estudo da ocorrência e do período reprodutivo, foram calculadas as frequências médias mensais de cada estágio de maturidade determinado.

A fecundidade ovariana foi obtida pela contagem do número de ovócitos maduros presentes em ambos os ovários das fêmeas no estágio C\*. Conforme observações de Kyne & Bennett (2002) e do presente estudo, os ovócitos foram considerados maduros a partir de 25 mm de diâmetro. Já a fecundidade uterina foi obtida pela contagem do número de ovos encapsulados e/ou de embriões presentes em ambos os úteros das fêmeas grávidas (LESSA, 1982). A fim de verificar a eventual existência de incremento nas fecundidades em função do tamanho das fêmeas, os valores para ambas as fecundidades foram plotados em diagramas de dispersão em função do comprimento total. O mesmo foi feito para verificar eventual relação entre o comprimento total de embriões e de fêmeas grávidas. Em ambos os casos, foi obtido o coeficiente de correlação de Pearson ( $r$ ) e comparado com os valores críticos de  $r$  para testar sua significância (ZAR, 1996) para complementar as análises.

O comprimento médio de primeira maturação gonadal ( $L_{50}$ ) é aquele com o qual 50% dos indivíduos apresentam gônadas maduras, ou seja, iniciaram o ciclo reprodutivo e estão habilitados a se reproduzirem (KING, 1995). O  $L_{100}$ , por sua vez,

representa o comprimento com o qual todos os indivíduos já atingiram a maturidade sexual. Estes parâmetros foram determinados graficamente após o ajuste de uma curva logística às proporções de indivíduos maduros por classe de comprimento.

A fim de comparar com os comprimentos obtidos graficamente, também foi utilizada manipulação algébrica para determinar o  $L_{50}$ , a partir da equação da reta dos dados de  $X$  (CT) e  $Y$  (porcentagem de indivíduos adultos num determinado CT) logaritmizados, com a respectiva transformação de  $Y = 0,5$ , onde:

$$Y = \ln[-\ln(1 - 0,5)]$$

onde:  $Y$  é o logaritmo natural da porcentagem de indivíduos adultos num determinado CT,

O valor de  $X$  foi então estimado pela substituição de  $Y$  na equação da reta:

$$Y = A + BX$$

onde:  $Y$  é o logaritmo natural da porcentagem de indivíduos adultos num determinado CT,

$X$  é o logaritmo natural do comprimento total (CT),

$A$  e  $B$  são parâmetros estimados pelo método dos mínimos quadrados aos dados de  $X$  e  $Y$ .

O valor do  $L_{50}$  foi obtido convertendo o valor de  $X$  (logaritmizado – logaritmo natural) através do anti-log, de acordo com:

$$L_{50} = e^X$$

onde:  $X$  é o logaritmo natural do comprimento total (CT) (mm),

Apesar do valor do  $L_{100}$  não poder ser determinado algebricamente, este foi estimado por aproximação pelo mesmo método descrito para o  $L_{50}$ , quando  $Y = 99,9999\%$ .

A relação gonadossomática (RGS) assume que a gônada aumenta em tamanho com desenvolvimento do animal e compara o peso de suas gônadas com o seu PT, de acordo com a equação (KING, 1995):

$$RGS = \frac{P_g \times 100}{PT}$$

onde:  $P_g$  é o peso das gônadas (direita + esquerda) (g);

$PT$  é o peso total (g)

A RGS global e a RGS mensal média dos adultos de ambos os sexos foram calculadas. A variação da RGS média mensal das fêmeas foi utilizada para estudar o período de ovulação.

Vazzoler (1996) observou que o período da ovulação corresponde àquele delimitado pelos valores mais elevados da diferença entre a  $RGS_1$  e a  $RGS_2$ , obtidas para todos os indivíduos, nos diferentes estádios de maturidade, de acordo com as equações abaixo:

$$RGS_1 = \frac{P_g \times 100}{PT} \quad P_c = PT - P_g \quad RGS_2 = \frac{P_g \times 100}{P_c}$$

onde:  $P_g$  é o peso das gônadas (direita + esquerda) (g);

$PT$  é o peso total (g)

$P_c$  é o peso do corpo (g)

Calculou-se então a diferença ( $\Delta RGS$ ) entre os valores médios mensais da  $RGS_1$  e  $RGS_2$ , de acordo com:

$$\Delta RGS = RGS_2 - RGS_1$$

Por ser uma espécie vivípara, após a ovulação, as fêmeas retêm os ovos no aparelho reprodutor (WOURMS, 1977), de forma que grande parte da massa dos ovários é transferida para os ovidutos, permanecendo no aparelho reprodutor até que ocorra o parto. Como a RGS é restrita às gônadas, foi criada a relação reprodutor-somática (RRS), por analogia à equação da RGS, de acordo com:

$$RRS = \frac{P_{ap} \times 100}{PT}$$

onde:  $P_{ap}$  é o peso do aparelho reprodutor (inclui todos os seus constituintes, de ambos os lados direito e esquerdo) (g);

$PT$  é o peso total (g)

A RRS também permite acompanhar o desenvolvimento dos constituintes do aparelho reprodutor, sendo então calculada para todos os estádios não só das fêmeas, como também dos machos.

Para relacionar a atividade reprodutiva com o peso do fígado, a relação hepatossomática (RHS) foi calculada pela seguinte equação:

$$RHS = \frac{P_{fig} \times 100}{PT}$$

onde:  $P_{fig}$  é o peso do fígado (g);

$PT$  é o peso total (g).

Foram realizados dois tipos de análises da relação hepatossomática: média por classe de comprimento e média mensal, para cada sexo.

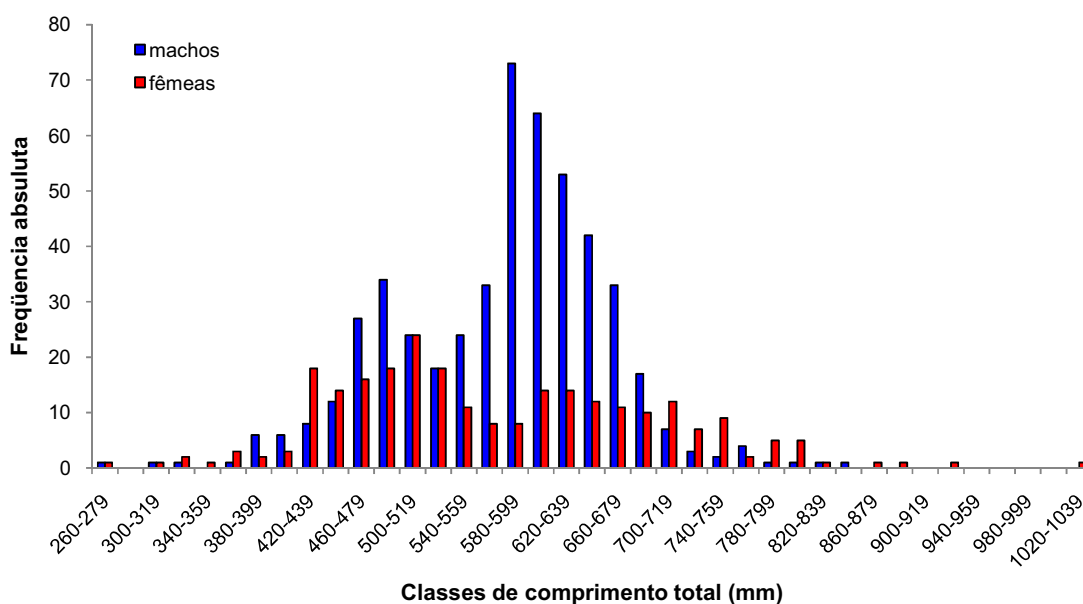
A classificação utilizada para as amostras nas estações do ano foi feita com base no dia das coletas e não apenas nos meses. Considerou-se: outono, de 21 de março a 20 de junho; inverno, de 21 de junho a 22 de setembro; primavera, de 23 de setembro a 21 de dezembro; e verão, de 22 de dezembro a 20 de março.

Todos os testes de significância foram feitos com o nível de 5% ( $\alpha = 0,05$ ) e todas as médias são apresentadas com os respectivos desvios padrões (média  $\pm$  desvio padrão).

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Estrutura da População

Entre setembro de 2007 e agosto de 2009 foram coletados e analisados 754 exemplares de *R. percellens*, sendo 498 machos e 253 fêmeas. Os exemplares mediram entre 260 e 855 mm de CT (entre 48 e 2140 g de PT) e entre 271 e 1020 mm de CT (entre 60 e 2982 g de PT), para machos e fêmeas, respectivamente (Figura 4).



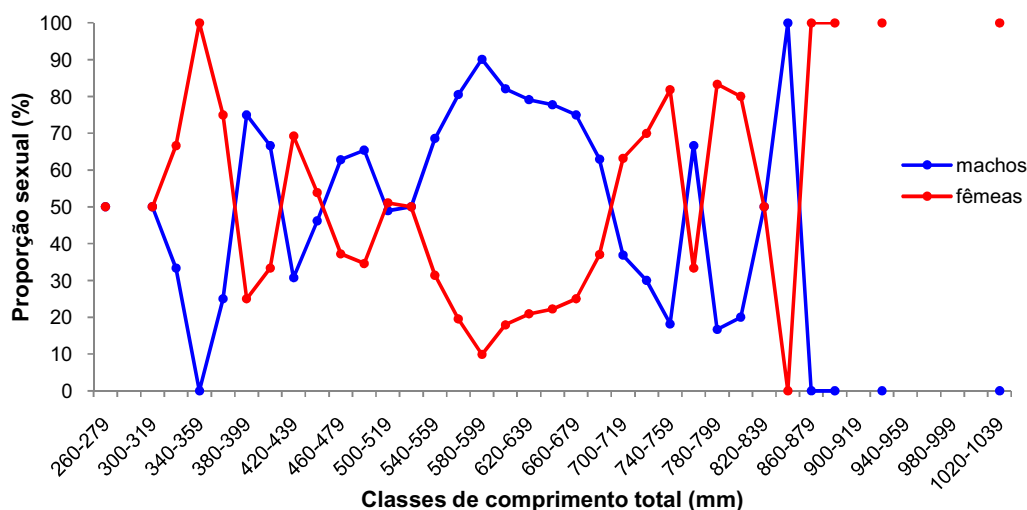
**Figura 4:** Distribuição de frequência das classes de comprimento total (CT) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o sexo.

A proporção sexual (machos : fêmeas) da amostra total foi 1,00 : 0,51, as demais proporções são apresentadas na Tabela 3. Apenas entre os indivíduos adultos a proporção observada foi significativamente diferente da esperada de 1:1.

**Tabela 3:** Valores das proporções sexuais de *Rhinobatos percellens* e respectivo valor calculado do  $\chi^2$ . \*significativo ao nível de 5% ( $P = 0,044$ ).

Tipo	n machos	n fêmeas	Proporção (m : f)		Valor $\chi^2$
total	498	253	1,00	0,51	0,94
imaturos	64	101	1,00	1,58	0,13
em maturação	114	47	1,00	0,41	2,03
adultos	320	105	1,00	0,32	4,19 *
embriões	38	25	1,00	0,66	0,27
ano 1	182	99	1,00	0,54	0,70
ano 2	316	154	1,00	0,49	1,11

A proporção sexual entre as classes de comprimento é apresentada na Figura 5. Para as classes de CT menores que 520-539 mm de CT há alternâncias sucessivas do sexo predominante; desta classe até a classe de 680-699 mm de CT ocorre predominância de machos; para as classes maiores de 700 mm de CT também há alternância do sexo predominante, com tendência de predomínio de fêmeas nos maiores CTs.

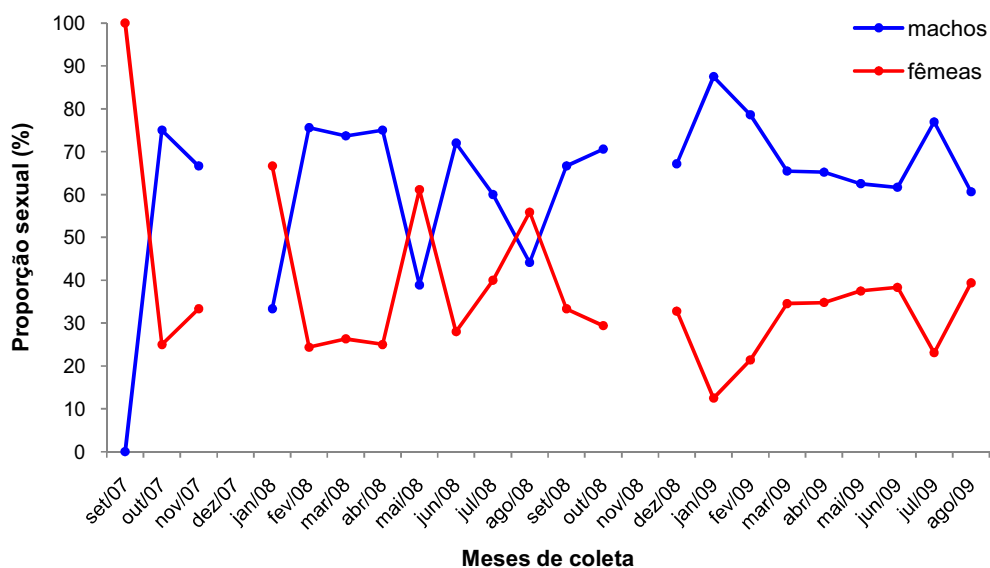


**Figura 5:** Proporção sexual por classe de comprimento total (CT) (mm) de *Rhinobatos percellens*.

A Tabela 4 e a Figura 6 apresentam as proporções sexuais mensais. Observa-se que apenas em out/07, fev/08, abr/08, jan/09, fev/09 e jul/09 as proporções sexuais foram significativamente diferentes de 1:1 (ao nível de 5%), com predomínio de machos. Apesar de não serem significativas, apenas em jan/08, mai/08 e ago/08 as proporções sexuais foram ligeiramente favoráveis às fêmeas (Figuras 6 e 7).

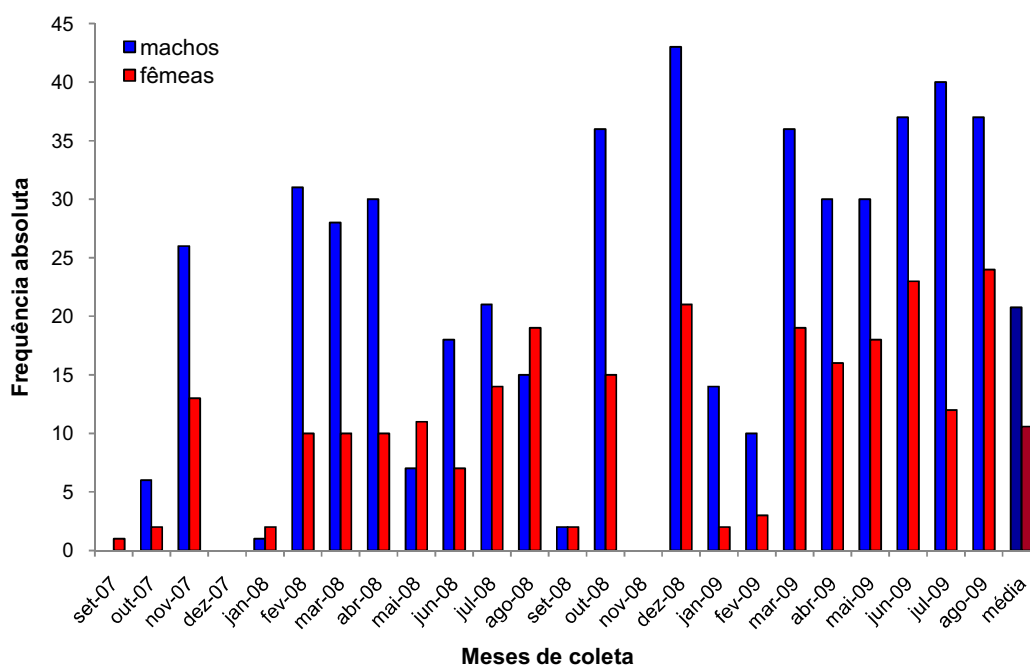
**Tabela 4:** Valores das proporções sexuais mensais de *Rhinobatos percellens* e respectivo valor calculado do  $\chi^2$ . \*significativo ao nível de 5%.

Mês	n machos	n fêmeas	Proporção (m : f)		Valor $\chi^2$
set/07	0	1	—	—	—
out/07	6	2	1,00	0,33	4,00 *
nov/07	26	13	1,00	0,50	1,00
dez/07	0	0	—	—	—
jan/08	1	2	1,00	2,00	0,25
fev/08	31	10	1,00	0,32	4,41 *
mar/08	28	10	1,00	0,36	3,24
abr/08	30	10	1,00	0,33	4,00 *
mai/08	7	11	1,00	1,57	0,13
jun/08	18	7	1,00	0,39	2,47
jul/08	21	14	1,00	0,67	0,25
ago/08	15	19	1,00	1,27	0,04
set/08	2	1	1,00	0,50	1,00
out/08	36	15	1,00	0,42	1,96
nov/08	0	0	—	—	—
dez/08	43	21	1,00	0,49	1,10
jan/09	14	2	1,00	0,14	36,00 *
fev/09	11	3	1,00	0,27	7,11 *
mar/09	36	19	1,00	0,53	0,80
abr/09	30	16	1,00	0,53	0,77
mai/09	30	18	1,00	0,60	0,44
jun/09	37	23	1,00	0,62	0,37
jul/09	40	12	1,00	0,30	5,44 *
ago/09	37	24	1,00	0,65	0,29



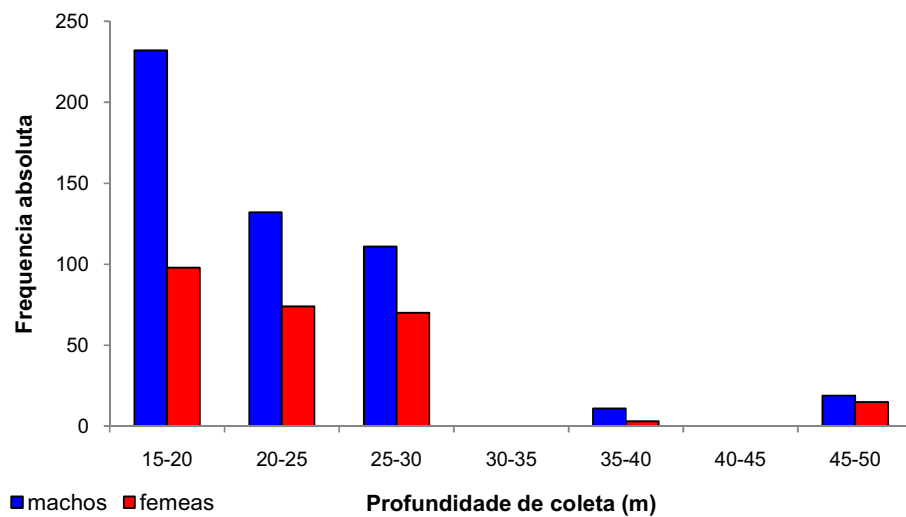
**Figura 6:** Proporção sexual de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o mês de coleta.

A Figura 7 mostra a distribuição do número de exemplares analisados a cada mês de amostragem, de acordo com o sexo. Considerando todos os 24 meses de coleta, inclusive dezembro/07 e novembro/08, nos quais não foram capturados exemplares de *R. percellens*, a diferença do número de exemplares machos e fêmeas entre os meses é estatisticamente significativa (ANOVA:  $F = 2,29$ ;  $P = 0,027$ ). Porém, se apenas os 22 meses em que houve a captura de exemplares *R. percellens* forem considerados, não houve diferença estatística entre os números de exemplares machos e fêmeas (ANOVA:  $F = 1,79$ ;  $P = 0,096$ ).

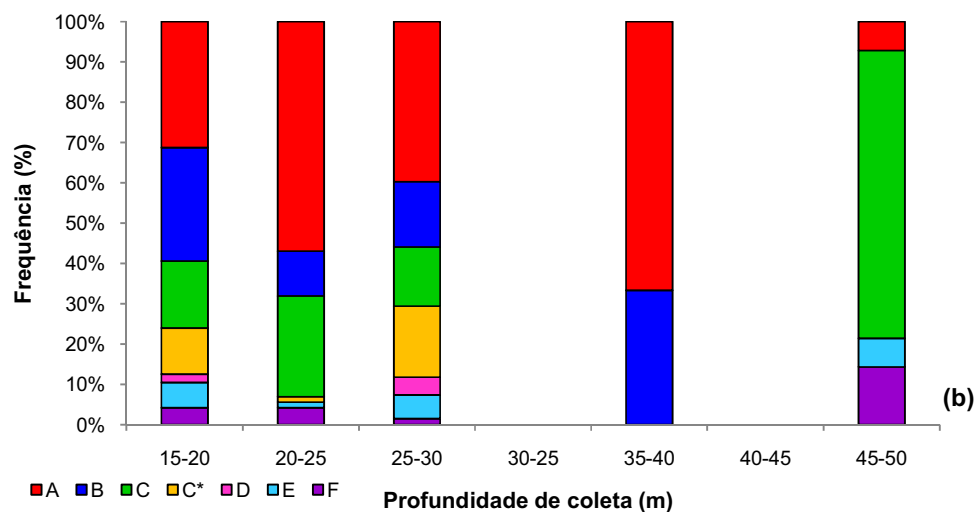
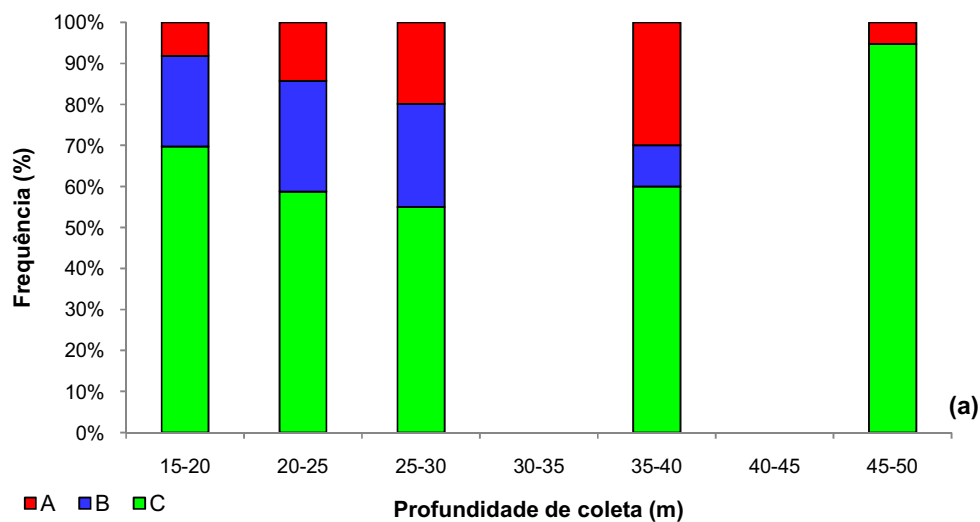


**Figura 7:** Número mensal dos exemplares de *Rhinobatos percellens* capturados, ao longo de todo o período de estudo, de acordo com o sexo. O último par de colunas representa a média de cada sexo.

A distribuição dos exemplares de acordo com a profundidade mostra que as três primeiras faixas de profundidade (entre 15 e 30 m) concentram 93,7% do total da amostra (94,2% dos machos e 92,9% das fêmeas) (Figura 8). Nesse intervalo de profundidade é possível encontrar todos os estádios de maturidade dos machos e fêmeas (Figura 9 a e b), sendo que as fêmeas no estágio C\* não ocorrem acima dos 30 m de profundidade. Nenhum exemplar de *R. percellens* foi coletado entre 30 e 35 m e nem entre 40 e 45 m de profundidade.

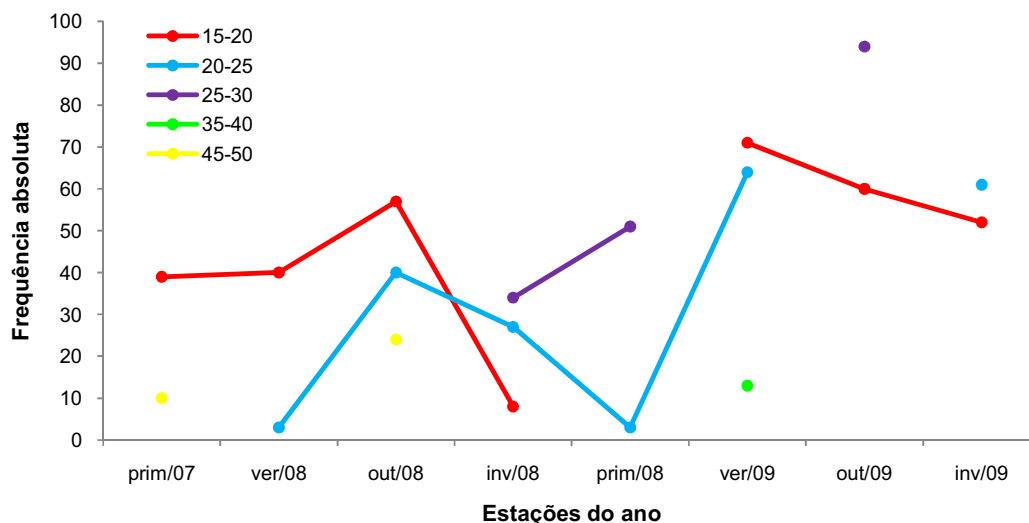


**Figura 8:** Número de exemplares de *Rhinobatos percellens* capturados por faixa de profundidade (m), de acordo com o sexo.



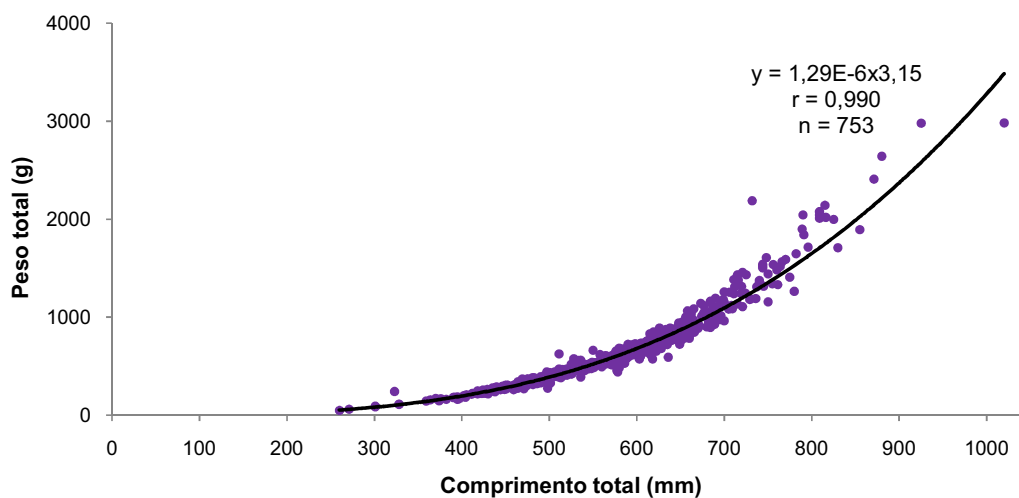
**Figura 9:** Proporção dos exemplares de *Rhinobatos percellens* capturados por faixa de profundidade (m), de acordo com o estágio de maturidade dos machos (a) e das fêmeas (b).

Em nenhuma faixa de profundidade foram coletados exemplares em todas as estações amostradas, e em nenhuma estação amostrada foram coletados exemplares de todas as faixas de profundidade (Figura 10).



**Figura 10:** Número de exemplares de *Rhinobatos percellens* capturados por estação do ano, de acordo com a faixa de profundidade.

A análise da relação peso-comprimento revelou que não há diferença significativa entre as curvas obtidas para machos e fêmeas ( $P > 0,05$ ,  $P = 0,770$ ), permitindo que os dados sejam agrupados. A relação peso-comprimento foi descrita pela equação  $PT = 1,29 \times 10^{-6} CT^{3,15}$  ( $r = 0,990$ ,  $n = 753$ ) (Figura 11).



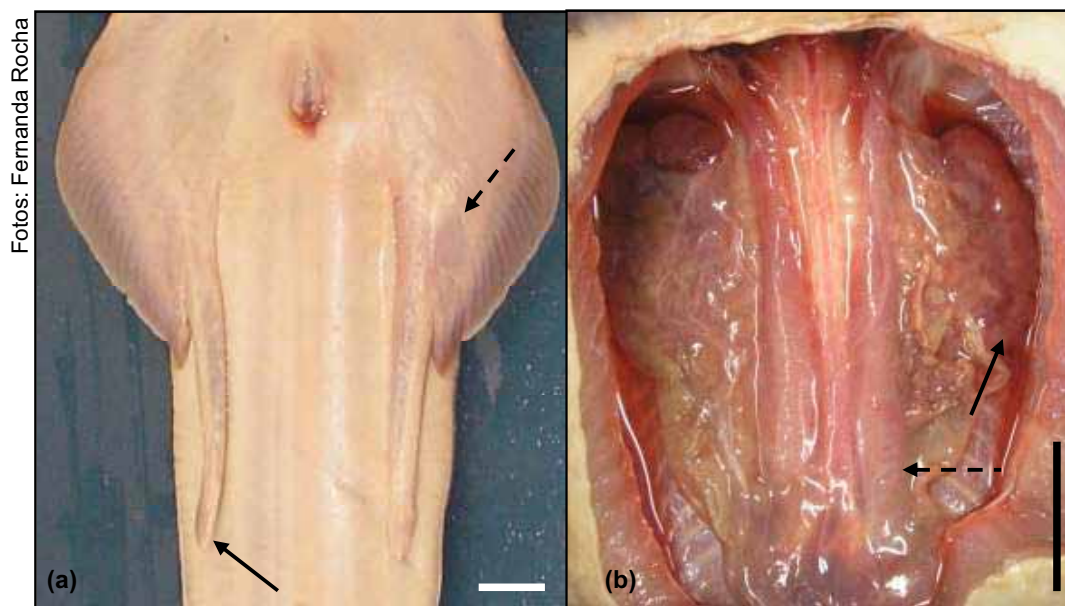
**Figura 11:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso total (PT) (g) para ambos os sexos de *Rhinobatos percellens* agrupados.

## 6.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade

### 6.2.1. Machos

#### 6.2.1.1. Anatomia do Aparelho Reprodutor

O aparelho reprodutor dos machos é formado por órgãos pares, internos e externos à cavidade abdominal do animal; internamente estão alojados, ao lado da coluna vertebral, um par de testículos e um par de ductos espermáticos; externamente, a partir da base das nadadeiras pélvicas, existe um par de cláspes (ou pterigopódios) e um par de glândulas contíguas à base dos cláspes (Figura 12).



**Figura 12:** Aparelho reprodutor de um macho adulto de *Rhinobatos percellens* (a com CT = 782 mm e b com CT = 630 mm). Em a, a seta cheia aponta o cláster direito e a seta tracejada a glândula do cláster esquerda (sob a pele). Em b, a seta cheia aponta o testículo esquerdo e a seta tracejada o ducto espermático esquerdo. Barras de escala: 20 mm.

Os testículos situam-se nas laterais da cavidade abdominal, cada um ao lado do eixo da coluna vertebral. Têm formato ovalado e aparência de cacho de uvas nos adultos, são envolvidos pelo órgão epigonal e suspensos na cavidade abdominal pelos mesórquios.

Os ductos espermáticos são paralelos à coluna vertebral desde a porção anterior da cavidade abdominal até a cloaca, cobertos em toda a sua extensão pelo peritônio parietal. Conforme a maturação sexual dos animais, estes ductos vão se diferenciando micro e macroscopicamente, originando um par de epidídimos, um par de glândulas de Leydig e um par de vesículas seminais, respectivamente da região anterior para a posterior.

Os cláspes são resultado do prolongamento da porção posterior dos metapterígio, estruturas esqueléticas da base da nadadeira pélvica (CARRIER *et al.*, 2004; DeIULIIS & PULERÀ, 2007). Os cláspes passam por um processo de calcificação conforme o animal atinge a maturidade sexual. São retos, lisos e sem rugosidades. Em sua porção distal, chamada de apópila, os cláspes dos indivíduos adultos apresentam um ligeiro alargamento do esqueleto de sustentação, que se apresentam mais calcificados que o restante do órgão. Os cláspes são inseridos na cloaca da fêmea durante a cópula, efetuando a transferência de esperma, permitindo a fecundação interna.

As glândulas dos cláspes são estruturas ovaladas em forma de saco, localizadas abaixo da pele da superfície ventral da nadadeira pélvica. Elas contribuem com o volume de esperma ejaculado para o trato reprodutor das fêmeas.

#### 6.2.1.2. Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade

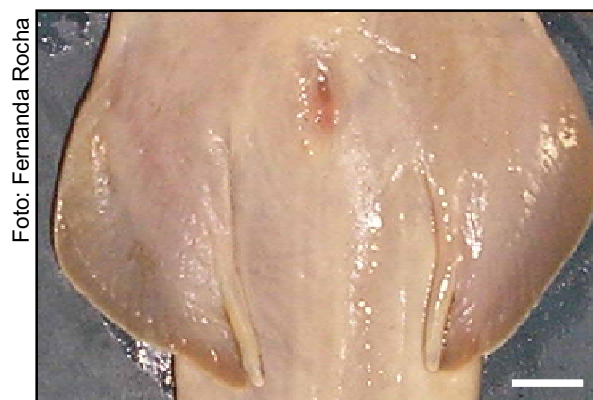
As modificações nos órgãos do aparelho reprodutor permitiram caracterizar anatomicamente os estádios de maturidade. A seguir a descrição de cada órgão em cada estágio de maturidade.

Estádio A – imaturo (Figura 13):

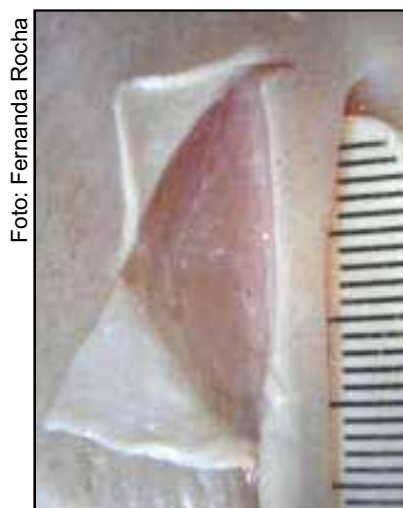
- cláspes pequenos, que não ultrapassam ou ultrapassam pouco a extremidade da nadadeira pélvica; são totalmente flexíveis, ainda sem qualquer esqueleto de sustentação (Figura 14);
- glândulas dos cláspes ausentes ou pequenas, com espessura reduzida, visíveis apenas com a remoção da pele que as recobrem (Figura 15);
- testículos pequenos, delgados e filiformes, não desenvolvidos;
- ductos espermáticos retilíneos, com pequeno calibre e pouco visíveis.



**Figura 13:** Exemplar macho imaturo (estádio A) de *Rhinobatos percellens*, em vista ventral (CT = 395 mm). Escala: 30 cm.



**Figura 14:** Detalhe dos cláspes de um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio A, em vista ventral (CT = 395 mm). Barra de escala: 10 mm.



**Figura 15:** Glândula do cláspes direito de um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio A (CT = 491 mm). Escala em mm.

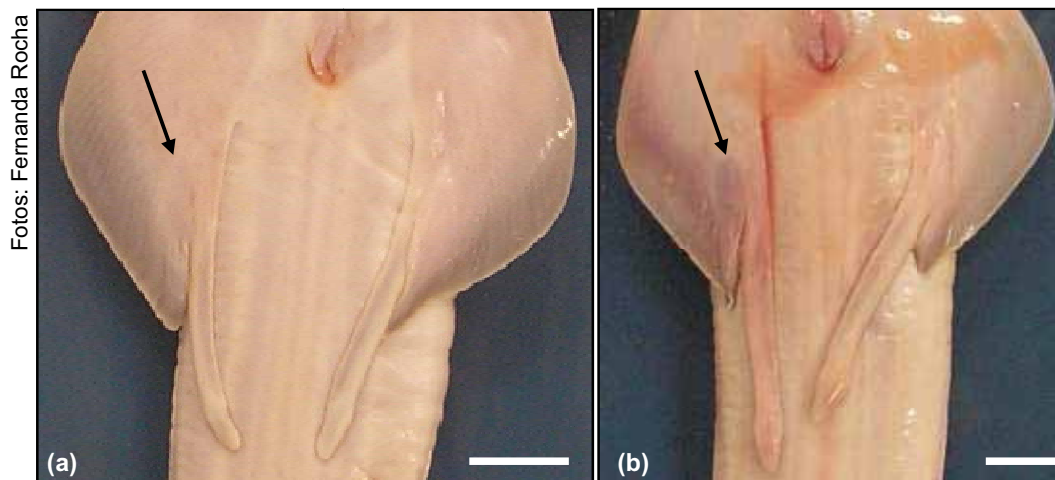
Estádio B – em maturação (Figura 16):

- clásperes maiores, ultrapassando as extremidades da nadadeira pélvica (Figura 17), mas ainda flexíveis, porém menos que os do estágio A, devido ao início do desenvolvimento do esqueleto de sustentação; num estágio mais avançado do estágio B, verifica-se calcificação parcial e alargamento da porção distal (Figura 17b);
- glândulas dos clásperes iniciando o seu desenvolvimento, maiores e mais espessas do que as do estágio A, já perceptíveis sob a pele (Figura 17b);
- testículos já iniciaram desenvolvimento, estão mais largos e espessos que os do estágio A, lóbulos podem estar totalmente ausentes ou presentes, porém pequenos, no início do desenvolvimento (Figura 18);
- ductos espermáticos iniciando meandramento, com curvas suaves (em forma de S) (Figura 19), com calibre maior e mais visíveis do que os do estágio A.

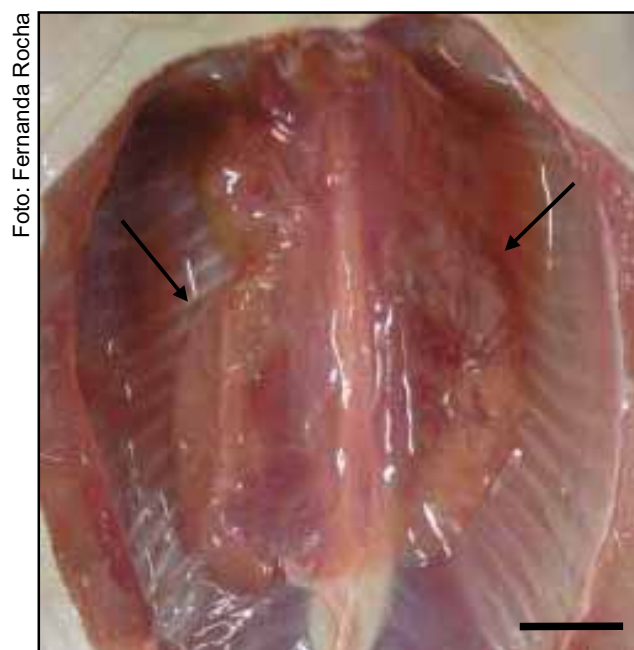
Foto: Fernanda Rocha



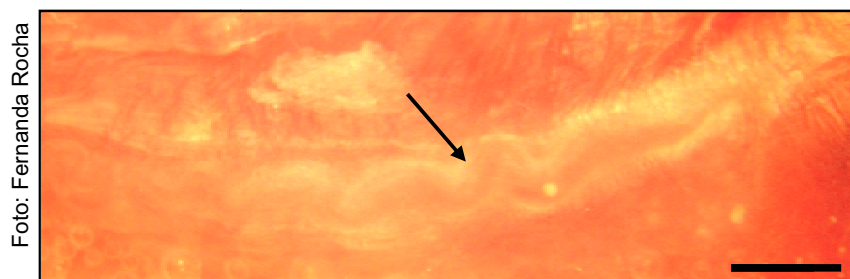
**Figura 16:** Exemplar macho em maturação (estádio B) de *Rhinobatos percellens*, em vista ventral (CT = 520 mm). Escala: 30 cm.



**Figura 17:** Detalhe dos cláspes de machos de *Rhinobatos percellens* no estágio B inicial (a) (CT = 520 mm) e avançado (b) (CT = 578 mm). Em b, as setas apontam as glândulas dos cláspes, sob a pele. Barra de escala: 20 mm.



**Figura 18:** Órgãos do aparelho reprodutor de um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio B (CT = 550 mm) na cavidade abdominal, em vista ventral, com destaque para os testículos (setas). Barra de escala: 10 mm.



**Figura 19:** Região mediana do ducto espermático de um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio B (CT = 462 mm), visível após a remoção do peritônio parietal. Barra de escala: 2 mm.

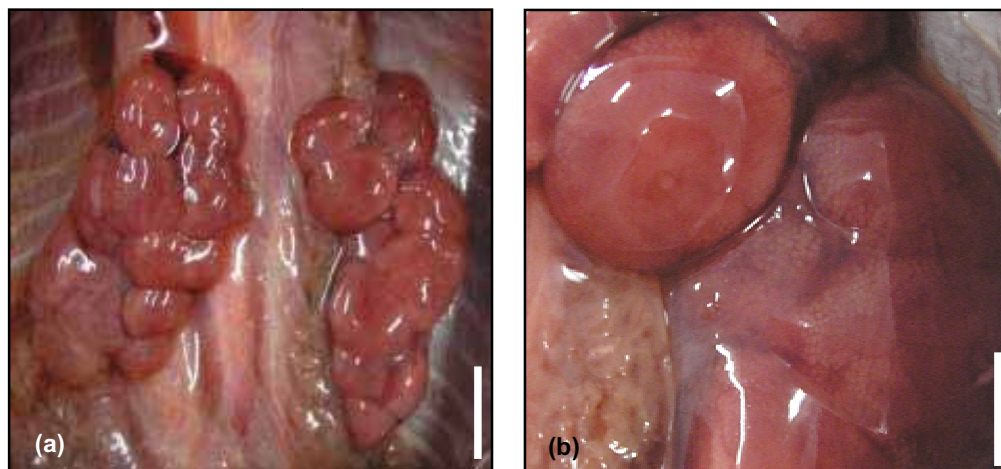
Estádio C – adulto maduro (Figura 20):

- cláspes rígidos ao toque, ultrapassando muito a extremidade da nadadeira pélvica, com esqueleto de sustentação desenvolvido e calcificado, conferindo alargamento às suas porções distais. A calcificação é suave, o que permite que eles sejam dobrados ou flexionados, sendo que as extremidades oferecem maior resistência (Figura 12a);
- glândulas dos cláspes desenvolvidas, espessas e perceptíveis sob a pele, podendo estar túrgidas (Figura 12a);
- testículos vascularizados e lobulados, com aspecto de cacho de uvas (Figuras 12b e 21);
- ductos espermáticos já completamente meandrados e calibrosos, com curvas acentuadas, podendo estar túrgidos. É possível identificar o epidídimo na porção anterior, a glândula de Leydig na porção mediana e a vesícula seminal na porção posterior, com aumento gradual do calibre no sentido ântero-posterior (Figura 22). A Figura 22 c corresponde à mesma porção do duto espermático mostrado na Figura 19.



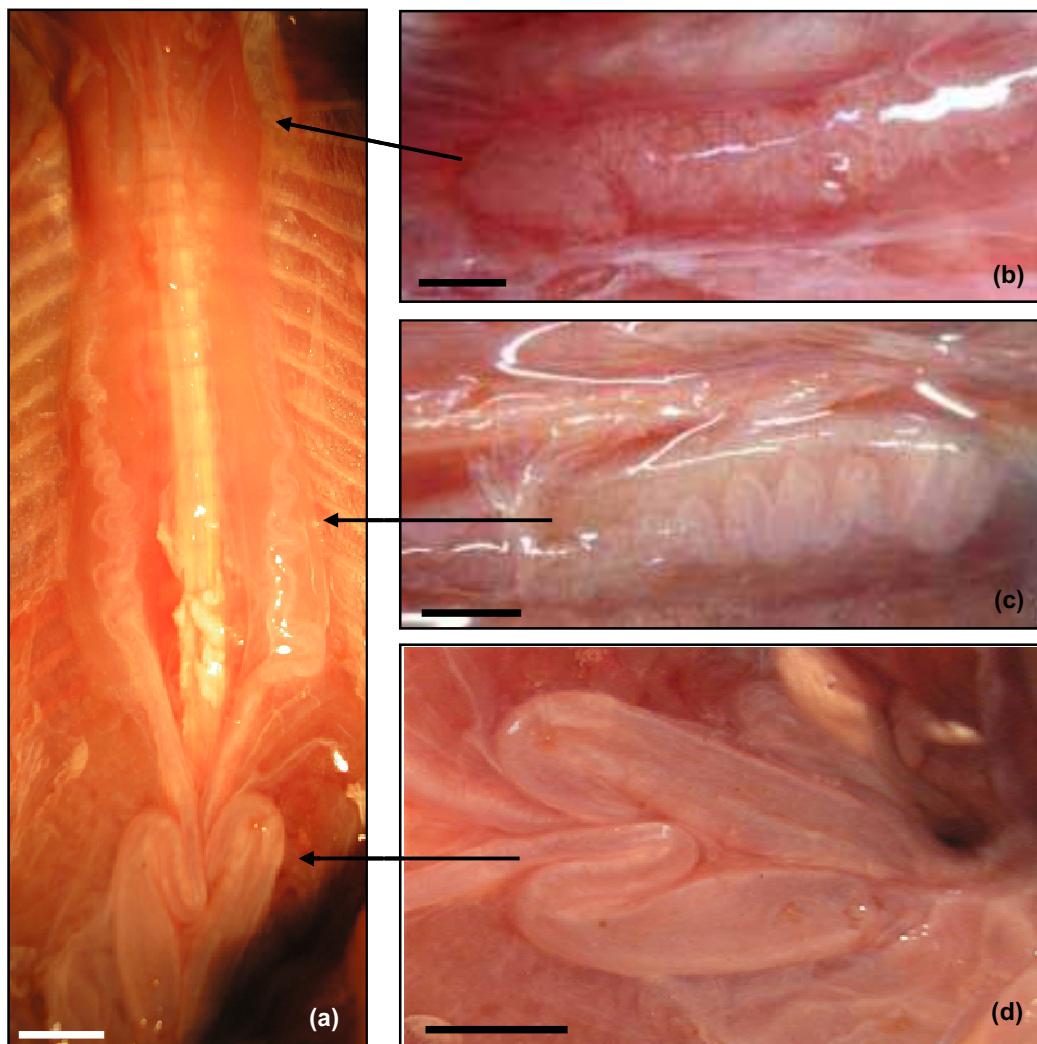
**Figura 20:** Exemplar macho maduro/adulto (estádio C) de *Rhinobatos percellens*, em vista ventral (CT = 782 mm). Escala: 30 cm.

Fotos: Fernanda Rocha



**Figura 21:** Testículos um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio C (CT = 745 mm). Em a, na cavidade abdominal e rebatidos para mostrar seus lóbulos. Em b, detalhe dos lóbulos testiculares. Barras de escala: 10 mm.

Fotos: Fernanda Rocha

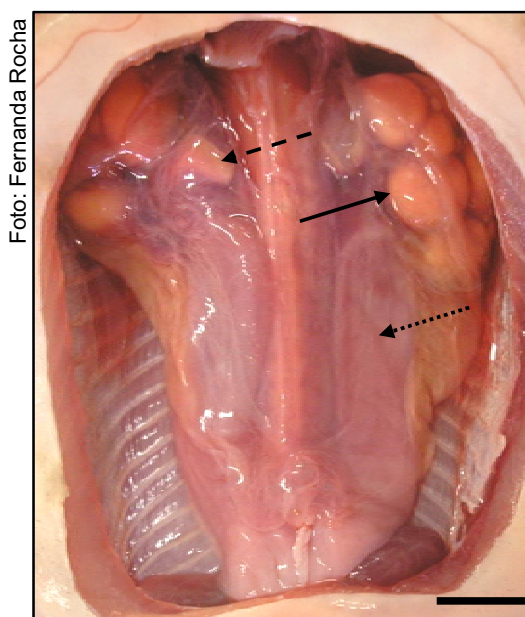


**Figura 22:** Ductos espermáticos (visíveis após a remoção do peritônio parietal) de um macho de *Rhinobatos percellens* no estágio C (CT = 581 mm), mostrado inteiro em a. Nos detalhes, o epidídimo em b, a glândula de Leydig em c e a vesícula seminal em d. Barras de escala: 5 mm.

## 6.2.2. Fêmeas

### 6.2.2.1. Anatomia do Aparelho Reprodutor

Nas fêmeas, o aparelho reprodutor também é composto por órgãos pares, sendo um par de ovários e um par de ovidutos, todos localizados dentro da cavidade abdominal, alojados simetricamente ao lado da coluna vertebral (Figura 23). Os ovários e ovidutos não estão fisicamente conectados, mas sim funcionalmente de acordo com o estágio de maturidade do animal.



**Figura 23:** Órgãos do aparelho reprodutor de uma fêmea adulta de *Rhinobatos percellens* (CT = 590 mm) ainda na cavidade abdominal, em vista ventral, com destaque para os ovários (seta cheia), glândulas nidamentais (seta tracejada) e úteros (seta pontilhada). Barra de escala: 10 mm.

Os ovários estão localizados na região ântero-lateral da cavidade abdominal, limitados dorsalmente pela parede dorsal da cavidade abdominal e ventralmente pelos órgãos do trato digestório. São envolvidos pelo órgão epigonal e suspensos pelo mesovário. Nas adultas, observam-se ovócitos na periferia dos ovários, com tamanho e quantidade de vitelo relacionado à fase da vitelogênese e ao estágio de maturidade.

Os ovidutos são túbulos longos, retos e achatados que se estendem paralelamente à coluna vertebral, ao longo de toda a cavidade abdominal; próximo

da ligação com a cloaca, eles se unem formando uma vagina única, para então se ligar à cloaca. À medida que os animais atingem a maturidade sexual, os ovidutos se diferenciam morfo-funcionalmente. A porção anterior dos ovidutos se diferencia em um par de óstios, orifícios de entrada dos ovócitos para os ovidutos. A porção mediana sofre alargamento e há a formação de glândulas do oviduto ou nidamentais, estruturas ovaladas responsáveis pela produção da fina cápsula que envolve os ovos de cada útero no início da gestação (durante o estágio D). A porção posterior de cada oviduto (a partir de suas glândulas até a cloaca) também sofre alargamento, formando os úteros, que comportam os ovos encapsulados e os embriões.

#### 6.2.2.2. Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade

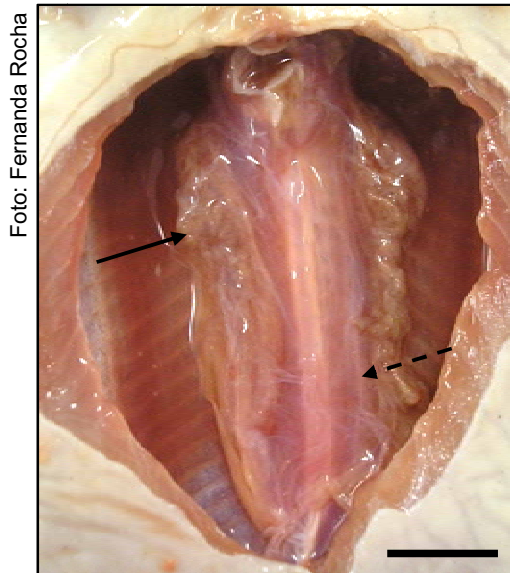
Como nos machos, nas fêmeas as modificações nos órgãos do aparelho reprodutor também permitiram caracterizar anatomicamente os estádios de maturidade. A seguir a descrição de cada órgão em cada estágio de maturidade, bem como as diferenças externas marcantes entre as adultas.

Estádio A – imatura (Figura 24):

- ovários pequenos, delgados e filiformes (Figura 25);
- ovidutos filiformes, delgados e pouco visíveis, indiferenciados (glândulas nidamentais não desenvolvidas) (Figura 25).



**Figura 24:** Exemplar fêmea imatura (estádio A) de *Rhinobatos percellens*, em vista ventral (CT = 323 mm). Escala: 30 cm.



**Figura 25:** Órgãos do aparelho reprodutor de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* no estágio A (CT = 432 mm) ainda na cavidade abdominal, em vista ventral, com destaque para os ovários (seta cheia) e ovidutos (seta tracejada). Barra de escala: 10 mm.

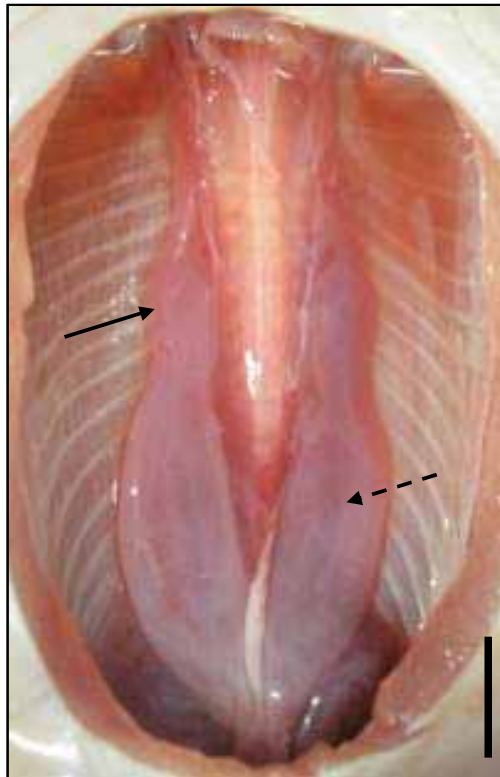
Estádio B – em maturação (Figura 26):

- ovários em desenvolvimento, com folículos claros e visíveis macroscopicamente;
- ovidutos em processo de alargamento e diferenciação, já é possível notar as regiões que originarão as glândulas nidamentais e os úteros (Figura 27).



**Figura 26:** Exemplar fêmea em maturação (estádio B) de *Rhinobatos percellens*, em vista ventral (CT = 519 mm). Escala: 30 cm.

Foto: Fernanda Rocha



**Figura 27:** Ovidutos de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* no estágio B (CT = 512 mm) ainda na cavidade abdominal, em vista ventral. A seta cheia aponta a futura glândula nidamental e a seta tracejada, o futuro útero. Barra de escala: 10 mm.

Estádio C – madura (Figura 28):

- ovários com folículos vitelogênicos (ainda não maduros) (Figuras 23 e 29);
- ovidutos já diferenciados em glândulas nidamentais e os úteros (Figura 23);
- úteros largos, em forma de garrafa (Figura 23);
- glândulas nidamentais desenvolvidas, com três zonas de colorações distintas, apical escura, intermediária clara e terminal amarelada (Figuras 23 e 30).
- cavidade abdominal sem arredondamento externo (Figura 28).

Fotos: Fernanda Rocha



**Figura 28:** Exemplar fêmea madura (estádio C) de *Rhinobatos percellens*, em vista dorsal (a) e ventral (b) (CT = 635 mm). Escala: 30 cm.

Foto: Fernanda Rocha



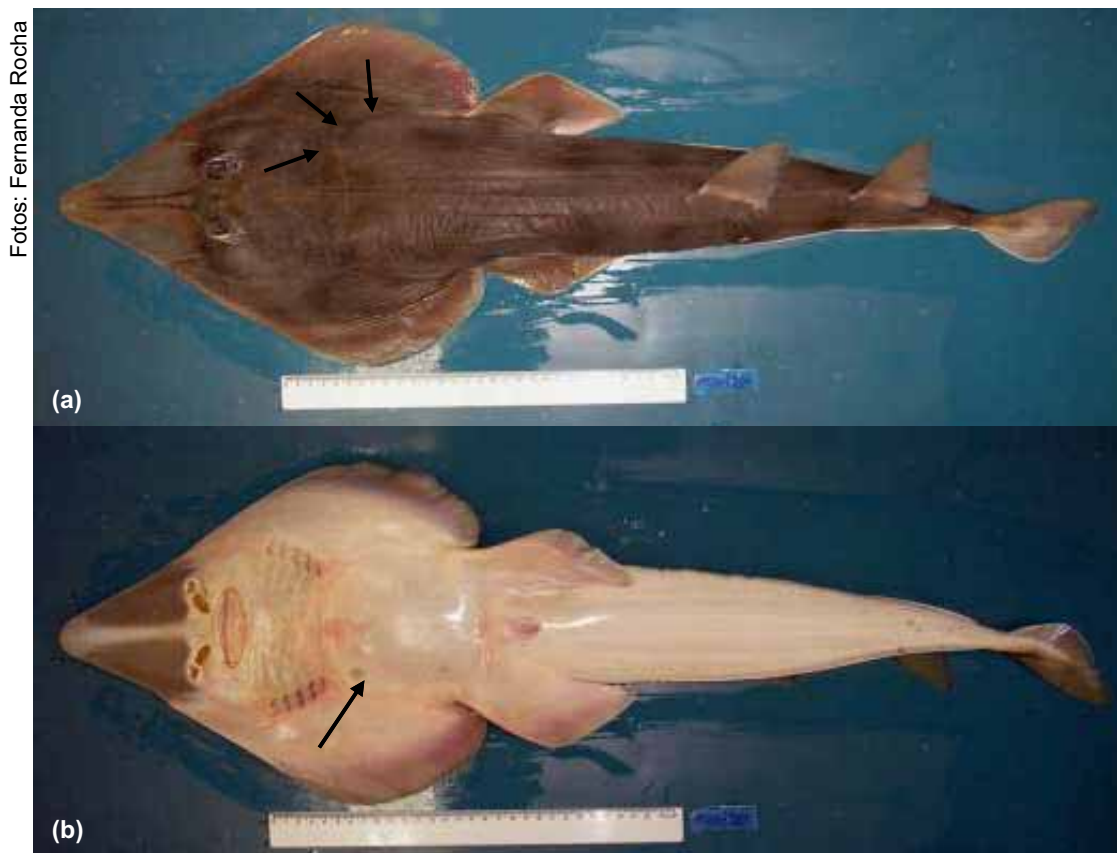
**Figura 29:** Ovário de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* no estágio C (CT = 640 mm) ainda na cavidade abdominal, rebatido para mostrar folículos. Notar a existência de folículos de tamanhos diferentes. Barra de escala: 5 mm.



**Figura 30:** Glândula nidamental isolada do aparelho reprodutor de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* (CT = 764 mm). Notar zonas de colorações distintas. Barra de escala: 5 mm.

Estádio C\* – madura/em ovulação (Figura 31):

- ovários muito aumentados, com folículos vitelogênicos maduros (maiores que 25 mm de diâmetro) (Figura 32);
- glândulas nidamentais e úteros com as mesmas características do estágio C;
- cavidade abdominal com suave arredondamento externo, perceptível tanto dorsal quanto ventralmente (Figura 31).



**Figura 31:** Exemplar fêmea madura/em ovulação (estádio C\*) de *Rhinobatos percellens* (CT = 816 mm), em vista dorsal (a) e ventral (b). Setas apontam arredondamento da cavidade abdominal. Escala: 30 cm.

Foto: Fernanda Rocha



**Figura 32:** Órgãos do aparelho reprodutor de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* (CT = 720 mm) no estágio C\* ainda na cavidade abdominal, em vista ventral, com destaque para os ovários muito aumentados. Notar folículos menores junto aos pré-ovulatórios. Barra de escala: 20 mm.

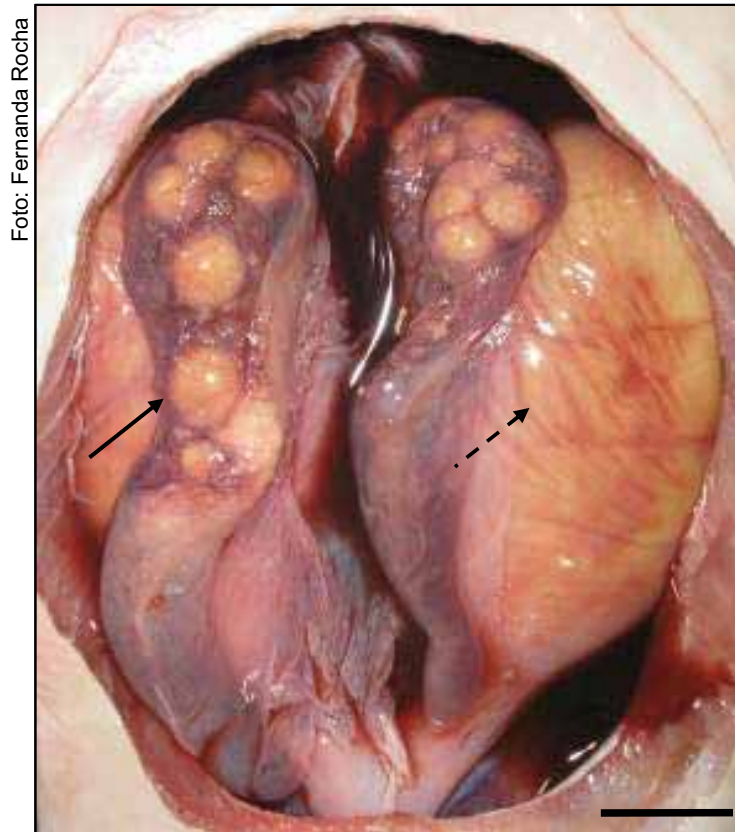
Estádio D – grávida (1) (Figura 33):

- ovários pequenos, com folículos pequenos (Figura 34);
- glândulas nidamentais com as mesmas características do estágio C;
- úteros muito alargados, contendo ovos encapsulados (Figura 34);
- cavidade abdominal mais arredondada que no estágio C\*, visível tanto dorsal quanto ventralmente (Figura 33).

Fotos: Fernanda Rocha



**Figura 33:** Exemplar fêmea grávida (1) (estádio D) de *Rhinobatos percellens* (CT = 677 mm), em vista dorsal (a) e ventral (b). Setas apontam arredondamento da cavidade abdominal. Escala: 30 cm.



**Figura 34:** Órgãos do aparelho reprodutor de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* (CT = 925 mm) no estágio D ainda na cavidade abdominal, em vista ventral. A seta cheia aponta o ovário direito e a seta tracejada o útero esquerdo. Barra de escala: 20 mm.

Estádio E – grávida (2) (Figura 35):

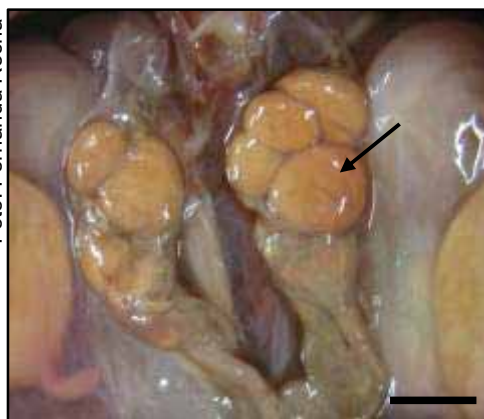
- ovários pequenos (geralmente menores que os do estágio D), com folículos pequenos e sofrendo atresia (Figuras 36 e 37);
- glândulas nidamentais com as mesmas características do estágio C;
- úteros muito alargados, contendo embriões em desenvolvimento (Figura 37);
- cavidade abdominal muito mais arredondada e proeminente que no estágio D, visível tanto dorsal quanto ventralmente (Figura 35).

Foto: Fernanda Rocha



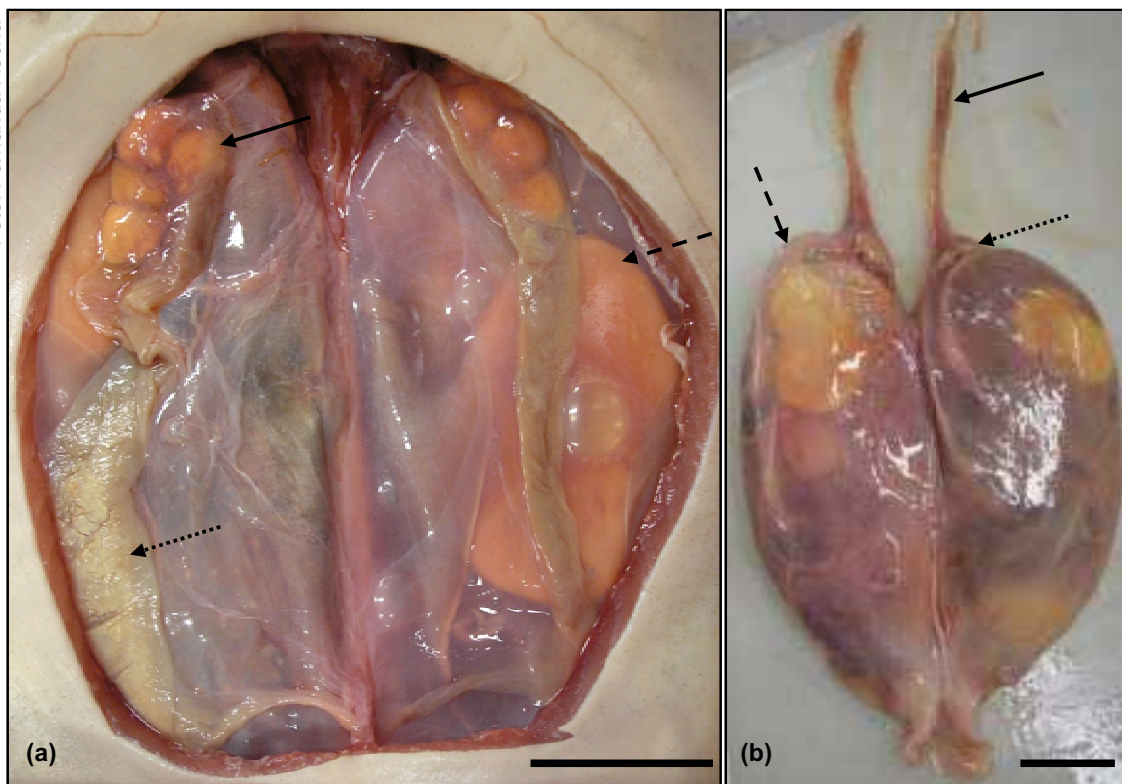
**Figura 35:** Exemplar fêmea grávida (2) (estádio E) de *Rhinobatos percellens* (CT = 790 mm), em vista dorsal (a) e ventral (b). Setas apontam arredondamento da cavidade abdominal. Escala: 30 cm.

Foto: Fernanda Rocha



**Figura 36:** Ovários (seta) de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* (CT = 648 mm) no estágio E ainda na cavidade abdominal. Barra de escala: 10 mm.

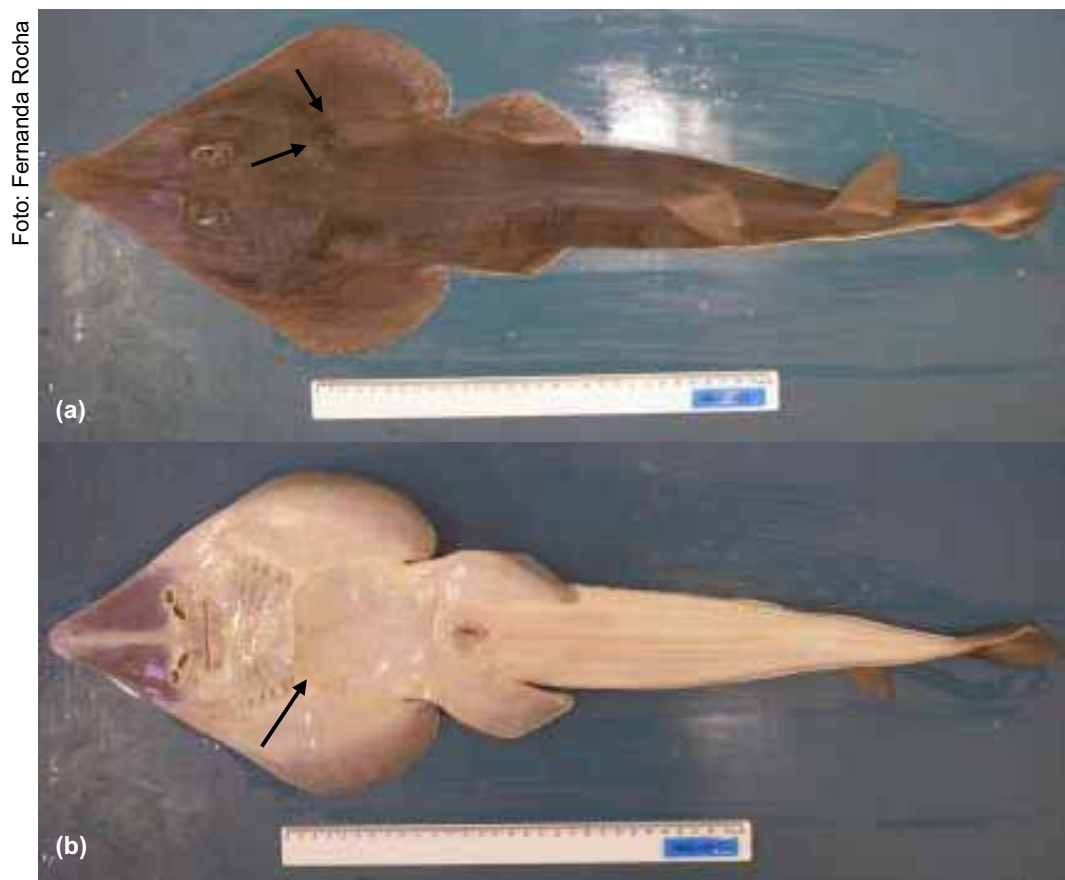
Foto: Fernanda Rocha



**Figura 37:** Órgãos do aparelho reprodutor de uma fêmea de *Rhinobatos percellens* (CT = 665 mm) no estágio E ainda na cavidade abdominal (a) e depois de removidos (b), em vista ventral. Em a, destaque para os ovários (seta cheia), órgão epigonal (seta pontilhada) e úteros contendo embriões (seta tracejada). Em b, destaque para o par de óstios (seta cheia), de glândulas nidamentais (seta pontilhada) e de úteros contendo embriões (seta tracejada). Barras de escala: 20 mm.

Estádio F – parida (Figura 38):

- ovários pequenos, com as mesmas características do estágio E;
- glândulas nidamentais com as mesmas características do estágio C;
- úteros vazios e flácidos ou com sinais de recente retração (Figuras 39 e 40)
- cavidade abdominal acentuadamente côncava, funda e deprimida, visível tanto dorsal quanto ventralmente (Figuras 38 e 41);
- cloaca alargada e flácida (Figura 41).



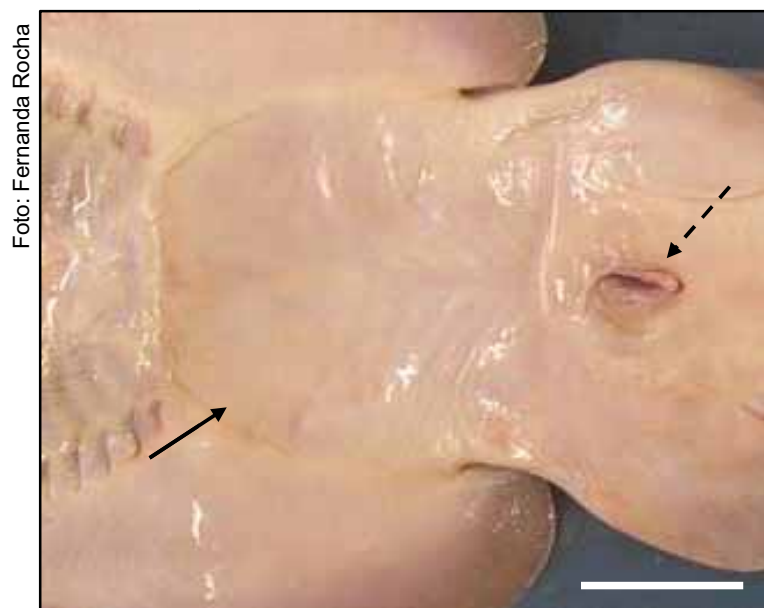
**Figura 38:** Exemplar fêmea parida (estádio F) de *Rhinobatos percellens* (CT = 695 mm), em vista dorsal (a) e ventral (b). Setas apontam depressão da cavidade abdominal. Escala: 30 cm.



**Figura 39:** Úteros de um exemplar fêmea parida (estádio F) de *Rhinobatos percellens* (CT = 1020 mm), ainda na cavidade abdominal, em vista ventral. Barra de escala: 20 mm.



**Figura 40:** Aspecto interno do útero de um exemplar fêmea parida (estádio F) de *Rhinobatos percellens* (CT = 617 mm). Notar pregas internas. Barra de escala: 5 mm.

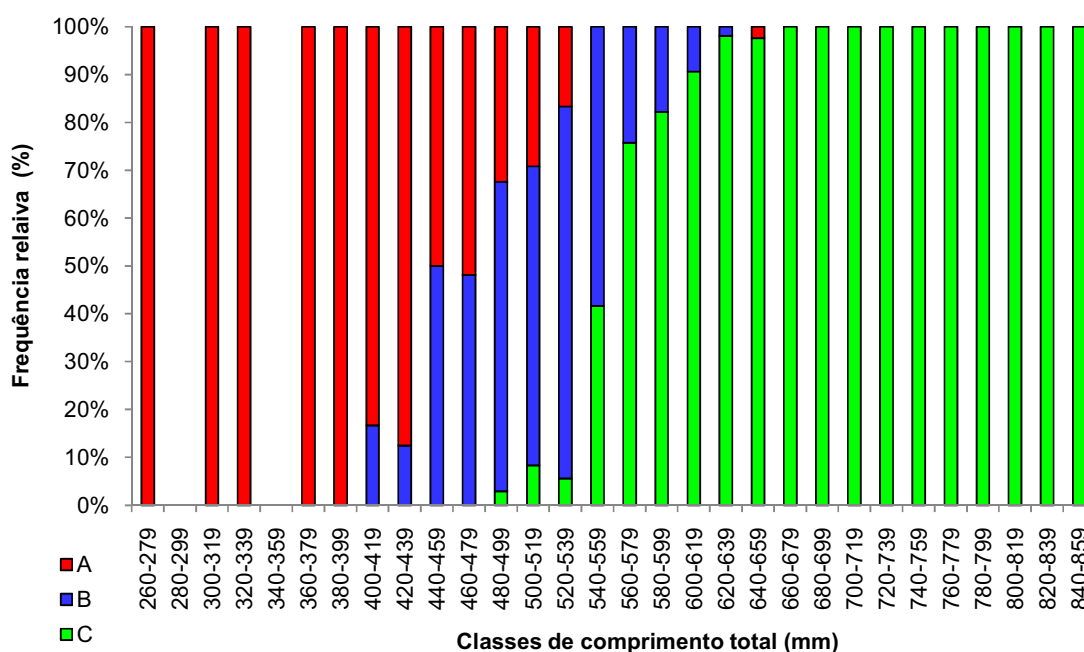


**Figura 41:** Detalhe da região da cavidade abdominal da Figura 38b. Notar depressão da região da cavidade abdominal (seta cheia) e a cloaca flácida (seta tracejada). Barra de escala: 40 mm.

### 6.3. Biologia Reprodutiva

#### 6.3.1. Machos: Desenvolvimento da Maturidade

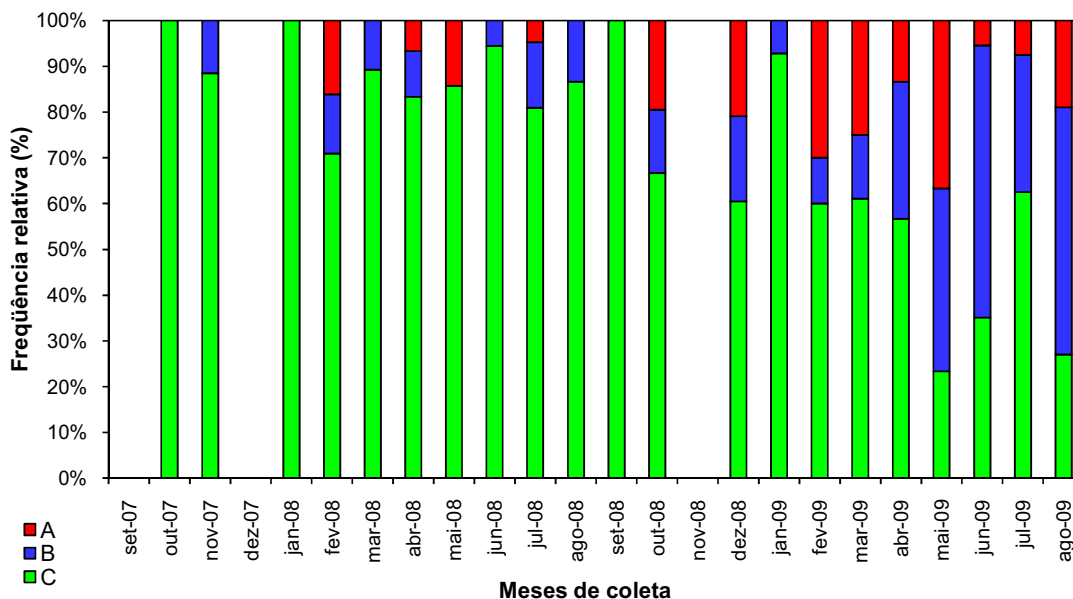
O CT dos machos variou de 260 a 855 mm. O maior macho imaturo (estádio A) tinha 641 mm de CT (63% do CT máximo) e o menor macho maduro (estádio C) tinha 489 mm de CT (48% do CT máximo) (Figura 42). Tal intervalo de CT, do menor maduro até o maior imaturo, pode indicar entre quais classes ocorre a maturação sexual.



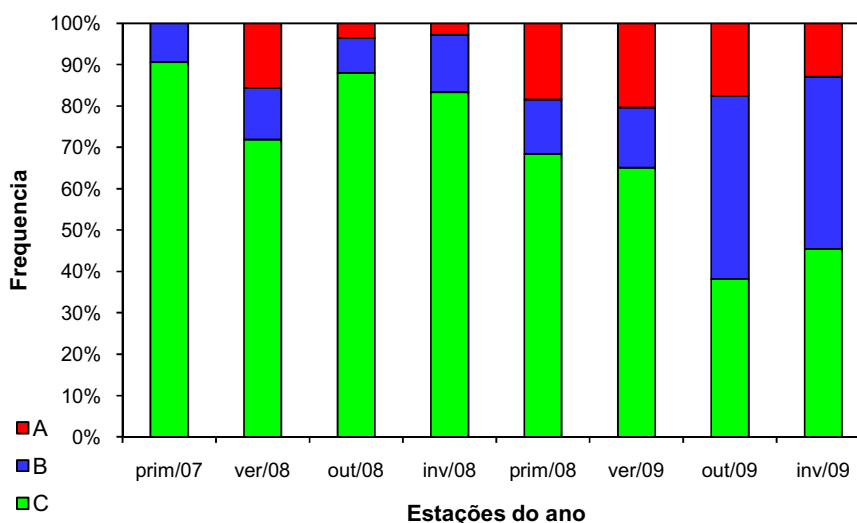
**Figura 42:** Distribuição de frequência (%) dos estádios de maturidade por classe de comprimento total (CT) (mm), dos machos de *Rhinobatos percellens*.

Os indivíduos imaturos (estádio A) representam 12,9% de todos os machos coletados. Eles têm entre 260 e 641 mm de CT e entre 48 e 786 g de PT. Os indivíduos em maturação (estádio B) representam 22,94% dos machos capturados e têm entre 419 e 636 mm de CT e entre 224 e 746 g de PT. Os adultos/maduros (estádio C), que têm entre 489 e 855 mm de CT e entre 362 e 2140 g de PT, foram os mais abundantes durante todo o período amostral, representando 64,3% de todos os machos capturados (Figuras 42 e 43). Na Figura 44 observa-se que os estádios A e B foram mais frequentes nos últimos 12 meses de coleta do que nos primeiros, enquanto que a frequência do estágio C variou menos ao longo dos 24 meses. Com

exceção da primavera/07, em todas as outras estações foram capturados todos os estádios de maturidade (Figura 44).

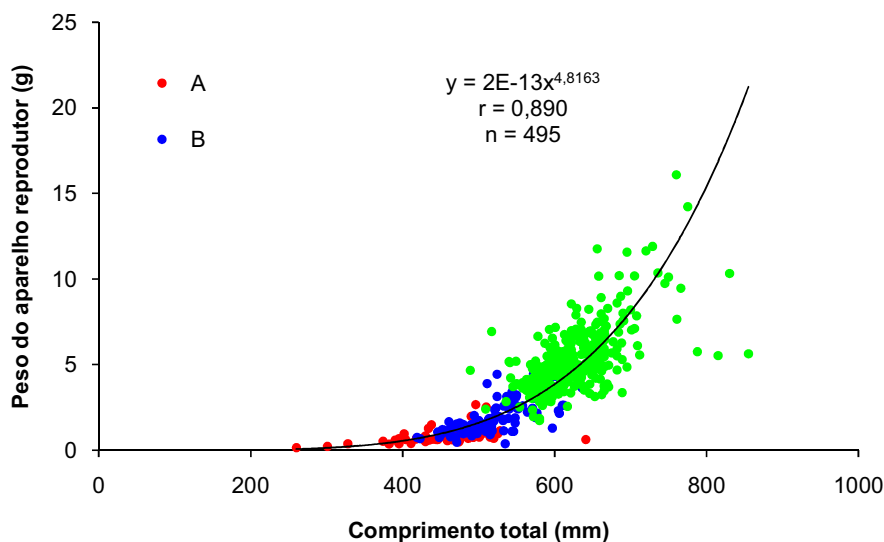


**Figura 43:** Distribuição de frequência entre os estádios de maturidade por cada mês de coleta, dos machos de *Rhinobatos percellens*.



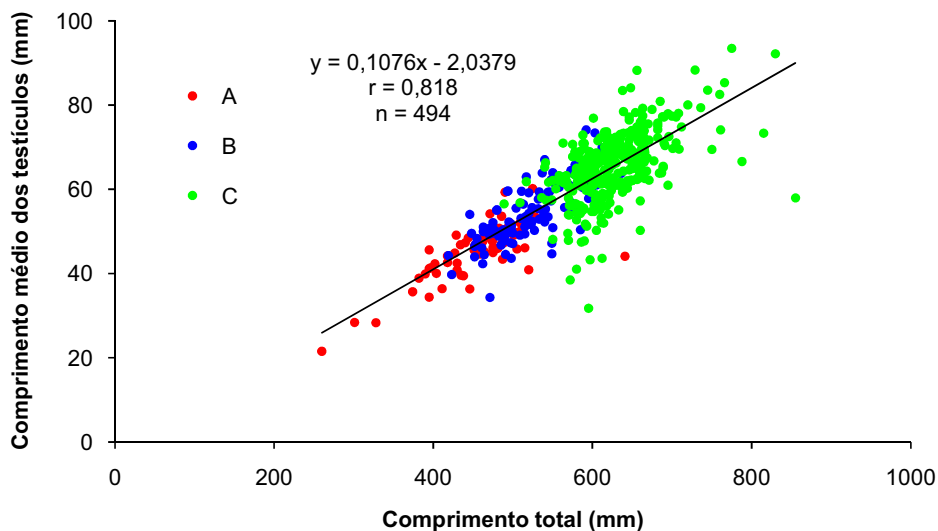
**Figura 44:** Distribuição de frequência (%) dos estádios de maturidade dos machos de *Rhinobatos percellens*, de acordo com as estações dos dois anos de coleta.

O peso dos aparelhos reprodutores ( $P_{ap}$ , testículos e ductos deferentes) analisados variou entre 0,149 e 16,092 g (média  $\pm$  desvio padrão;  $4,054 \pm 2,464$  g). Observa-se correlação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ) entre o CT e o  $P_{ap}$  (Figura 45), descrita pela equação  $P_{ap} = 2 \times 10^{-13} CT^{4,8163}$ ,  $r = 0,890$ .

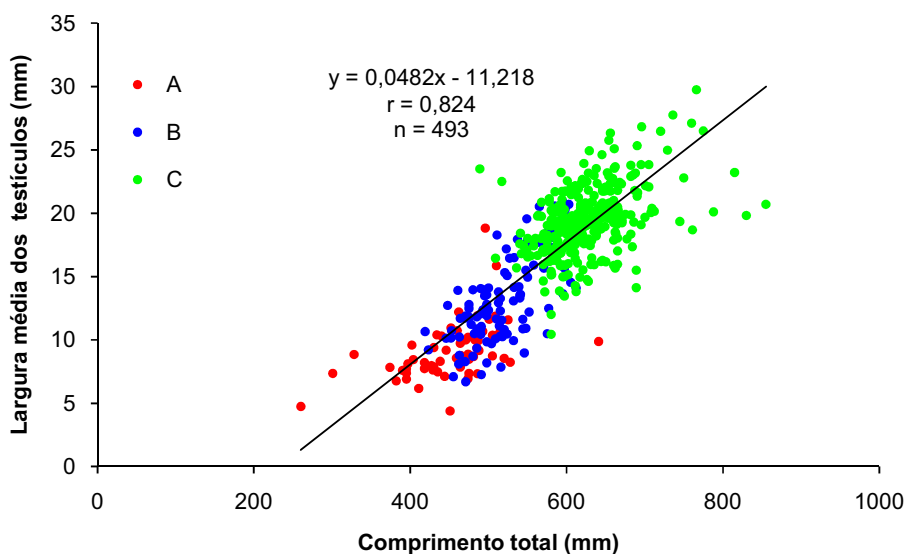


**Figura 45:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso do aparelho reprodutor ( $P_{ap}$ ) (g) dos machos de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

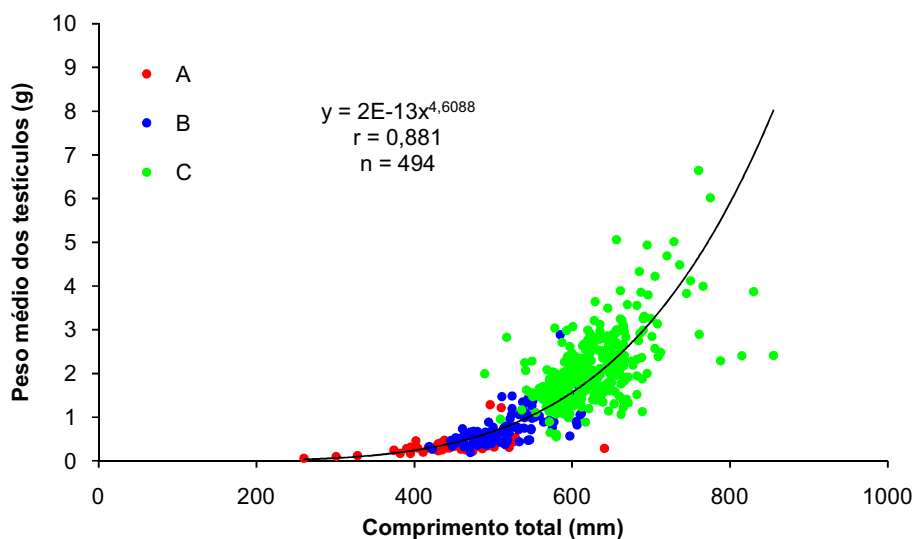
As dimensões dos testículos variaram entre 21,55 e 97,45 mm ( $60,69 \pm 10,97$  mm) para o comprimento ( $C_{tes}$ ) e entre 1,75 e 32,10 mm ( $16,85 \pm 4,95$  mm) para a largura ( $L_{tes}$ ). A relação entre as dimensões dos testículos e o CT apresentaram correlações positivas e significativas ( $P < 0,05$ ), descritas pelas equações  $C_{tes} = 0,176CT - 2,0379$  ( $r = 0,818$ ) e  $L_{tes} = 0,0482CT - 11,218$  ( $r = 0,824$ ), para o comprimento (Figura 46) e largura (Figura 47), respectivamente. O peso dos testículos ( $P_{tes}$ ) variou entre 0,064 e 6,955 g ( $1,650 \pm 1,030$  g), sua relação com o CT, de correlação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), é descrita pela equação  $P_{tes} = 2 \times 10^{-13} CT^{4,6088}$  ( $r = 0,881$ ) (Figura 48).



**Figura 46:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o comprimento dos testículos ( $C_{tes}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

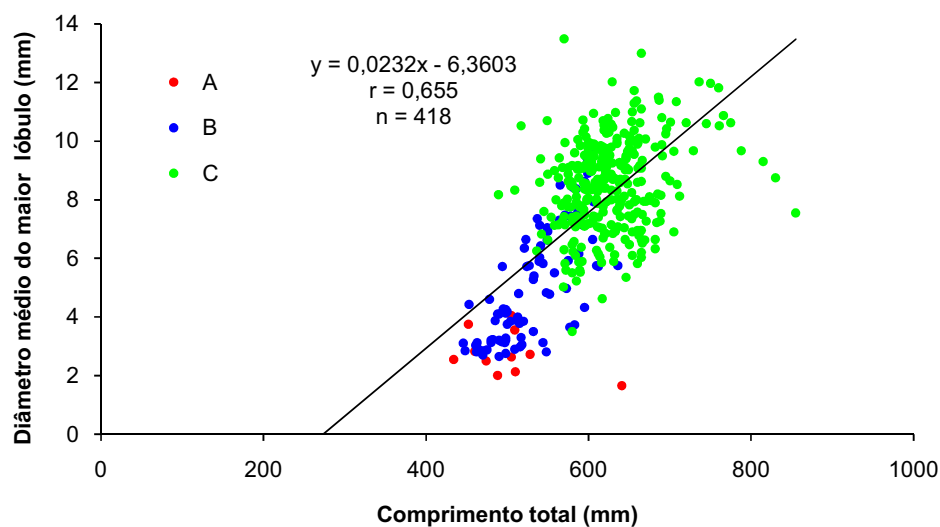


**Figura 47:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a largura dos testículos ( $L_{tes}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.



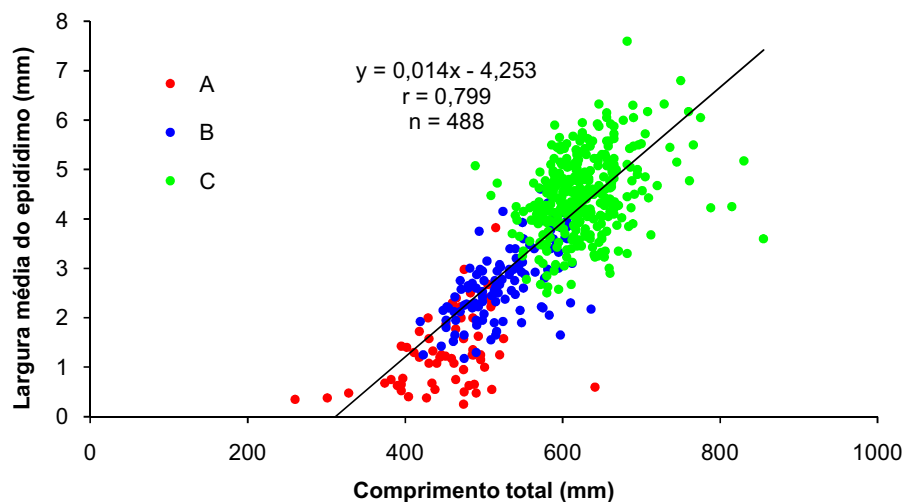
**Figura 48:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso dos testículos ( $P_{tes}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

Apesar de serem máximos nos indivíduos do estágio C, os lóbulos testiculares começaram a ser observados em alguns indivíduos do estágio A. O diâmetro do maior lóbulo variou entre 1,35 e 19,15 mm ( $7,69 \pm 2,39$  mm), sua relação com o CT, de correlação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), é descrita pela equação  $D_{tes} = 0,0232CT - 6,3603$  ( $r = 0,655$ ) (Figura 49).



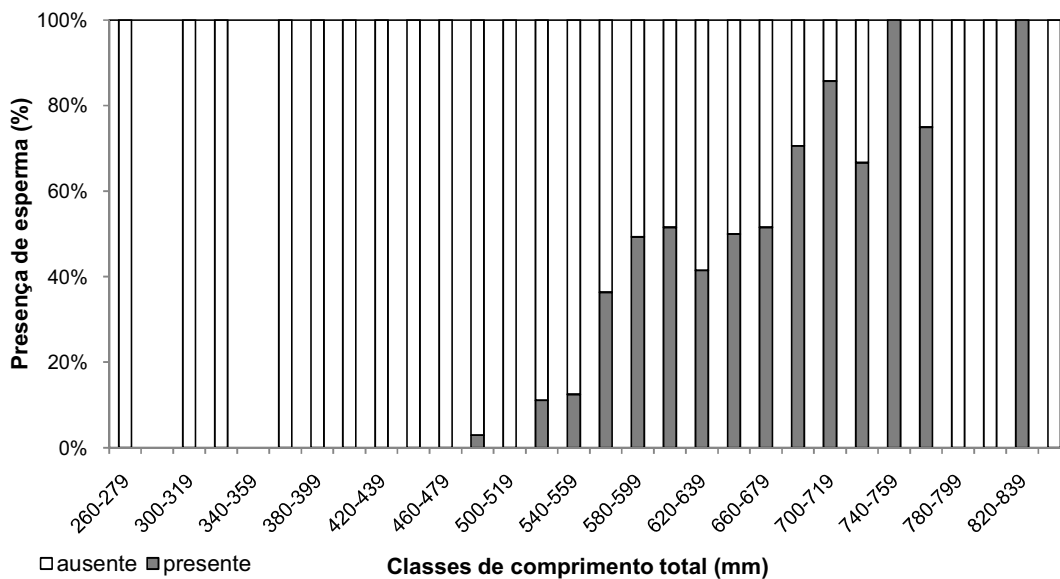
**Figura 49:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o diâmetro do maior lóbulo testicular ( $D_{tes}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

A largura dos epidídimos ( $L_{epi}$ ) variou entre 0,25 e 7,95 mm ( $3,70 \pm 1,45$  mm) e teve relação com o CT descrita pela equação  $L_{epi} = 0,014CT - 4,253$  ( $r = 0,799$ ) (Figura 50), com correlação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ).

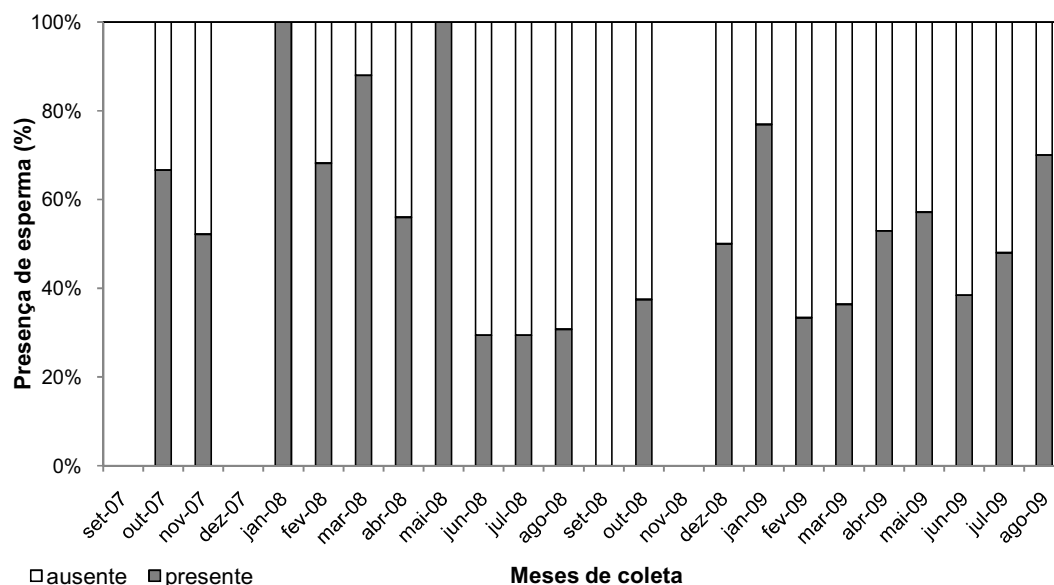


**Figura 50:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a largura do epidídimo ( $L_{epi}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

Nem todos os machos no estágio C estavam com esperma (visível macroscopicamente) em seus ductos espermáticos, apenas 52,2% deles (Figura 51); porém, em todos os meses em que foram capturados machos de *R. percellens*, foram capturados machos com esperma (Figura 52), exceto no mês de setembro/08. Ou seja, existem indivíduos aptos para a cópula em qualquer momento do ano.



**Figura 51:** Distribuição de frequência (%) da presença de esperma, por classe de comprimento total (CT) (mm), nos machos de *Rhinobatos percellens* no estágio C.

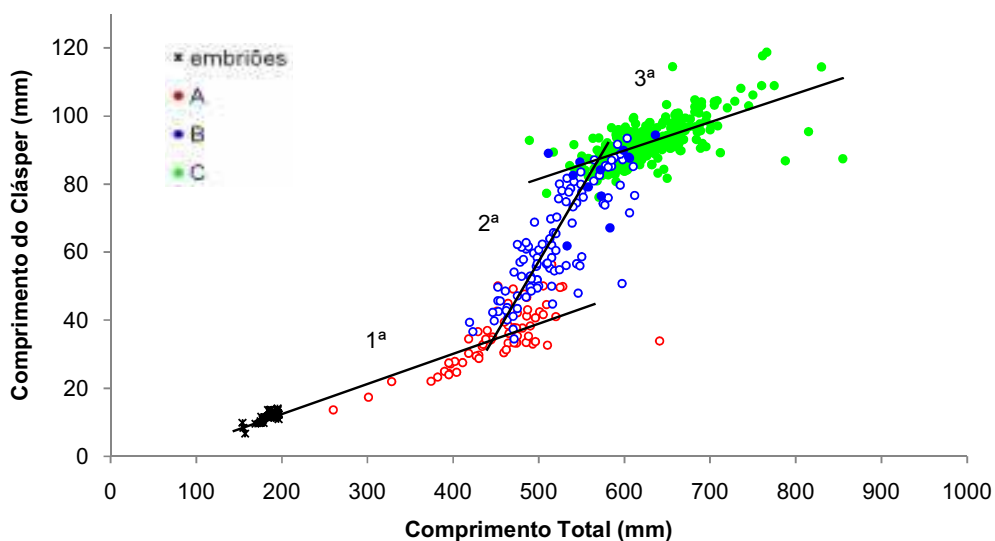


**Figura 52:** Distribuição de frequência (%) da presença de esperma, de acordo com os meses de coleta, nos machos de *Rhinobatos percellens* no estágio C.

O comprimento do clássper (CC) variou entre 13,25 e 119,50 mm ( $78,46 \pm 22,29$  mm). A análise da condição das cartilagens de sustentação dos clássperes de *R. percellens* (Tabela 5) revelou que entre 75-79 e 80-84 mm de CC mais da metade dos clássperes já estão rígidos. Apenas a partir dos 100 mm de CC atinge-se 100% de clássperes rígidos (Figura 53).

**Tabela 5:** Condição dos cláspes de *Rhinobatos percellens*, por classe de comprimento do cláster (CC).

Classes de CC (mm)	n	Flexível (%)	Rígido (%)
<50	86	100	0
50-54	14	100	0
55-59	15	100	0
60-64	11	91	9
65-69	6	83	17
70-74	7	100	0
75-79	14	71	29
80-84	42	24	76
85-89	98	12	88
90-94	123	2	98
95-99	55	2	98
100-104	18	0	100
105-109	4	0	100
>110	4	0	100



**Figura 53:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o comprimento do cláster (CC) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade. Os círculos vazados representam os clásteres flexíveis, enquanto que os círculos cheios representam os rígidos. “1ª”, “2ª”, “3ª” e as retas referem-se às três fases de crescimento dos clásteres descritas no texto.

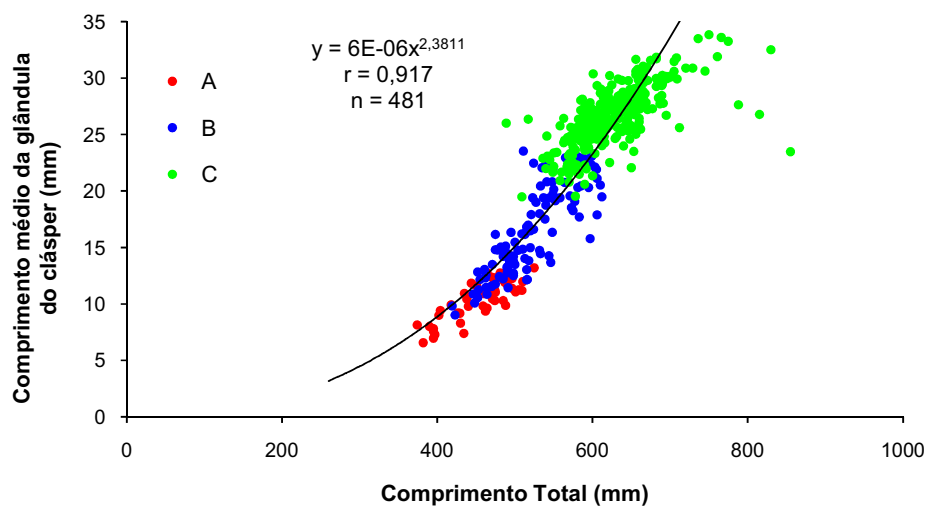
O crescimento dos clásteres ocorreu em três fases distintas, marcadas por duas alterações na taxa de crescimento ou duas “*stanzas*” (Figura 53). A primeira fase de crescimento compreende indivíduos desde a fase embrionária até 450-500 mm de CT, com clásteres pequenos (entre 6,20 e 14,55, na fase embrionária, e

entre 13,25 e 39,90 mm, após o nascimento) e flexíveis, de crescimento alométrico positivo; a relação entre CC e CT é definida pela equação:  $CC = 2,26 \times 10^{-2} CT^{1,191}$  ( $r = 0,969$ ). A segunda fase compreende indivíduos de 450-500 até 525-575 mm de CT, com cláspes ainda flexíveis ou já rígidos e em crescimento acelerado, medindo de 33,40 e 85,95 mm. Nesta fase o crescimento também é alométrico positivo, porém mais acentuado do que na fase anterior; obteve-se a seguinte equação  $CC = 3,2 \times 10^{-4} CT^{1,939}$  ( $r = 0,614$ ). Na terceira fase de crescimento há redução na velocidade de crescimento dos cláspes, que passa a ser alométrico negativo. Os cláspes medem entre 80,95 e 119,50 mm e são rígidos; a relação entre CC e CT é definida pela equação:  $CC = 2,64 CT^{0,551}$  ( $r = 0,666$ ). Os resultados da análise de regressão para os dados agrupados e para cada fase de crescimento dos cláspes são apresentados na Tabela 6.

**Tabela 6:** Resultados da análise de regressão para dados de comprimento total (CT) e comprimento do cláspes (CC), para os machos de *Rhinobatos percellens*. Legenda:  $n$ , número de pares de dados;  $r$ , coeficiente de correlação de Pearson;  $s^2$ , variância da regressão;  $a$ , valor numérico do intercepto;  $b$ , valor numérico da inclinação;  $s_b$ , desvio padrão da inclinação; relação, “+” para alométrica positiva e “-” para alométrica negativa.

Parâmetro	1ª fase	2ª fase	3ª fase
$n$	84	117	332
$r$	0,969	0,614	0,666
$s^2$	121,664	196,639	34,151
$a$	22,929	59,481	92,043
$b$	1,191	1,939	0,551
$s_b$	$9,32 \times 10^{-3}$	0,034	$6,70 \times 10^{-3}$
relação	+	+	-

O comprimento da glândula do cláspes (CGC) variou de 5,45 a 36,05 mm ( $22,71 \pm 6,58$  mm) sua relação com o CT, de correlação positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), é descrita pela equação  $CGC = 5,65 \times 10^{-06} CT^{2,3811}$  ( $r = 0,917$ ) (Figura 54). Observa-se que, numa tendência geral, o incremento no CGC, que é acentuado em relação ao CT, continua mesmo após a maturidade sexual, acompanhando o crescimento do animal.



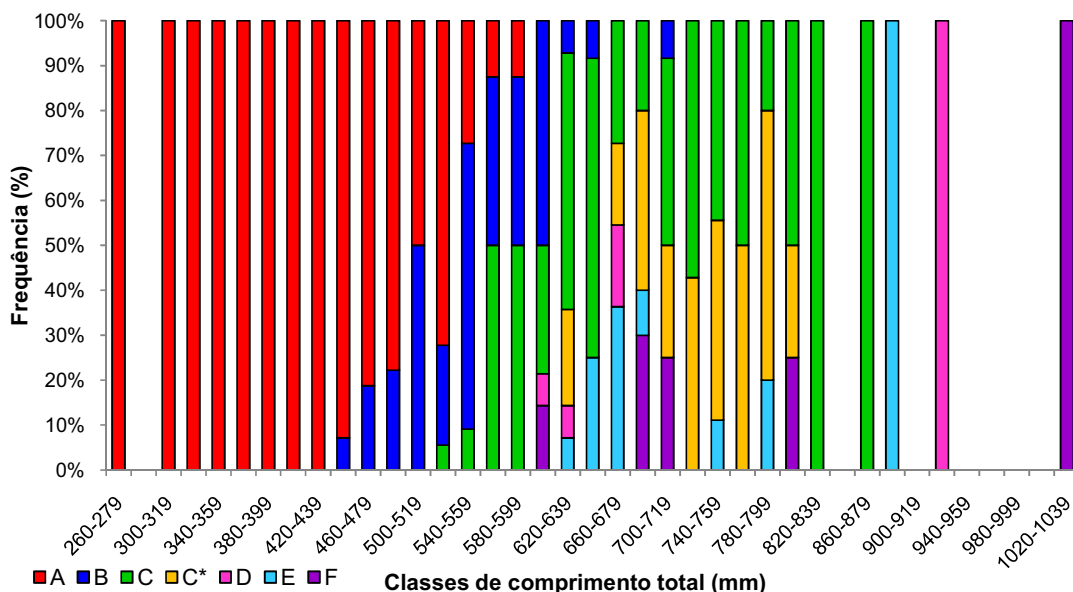
**Figura 54:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o comprimento da glândula do cláster (CGC) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

Nenhuma característica dos constituintes do aparelho reprodutor dos machos apresentou diferença significativa ( $P < 0,05$ ) quando foram comparados os lados direito e esquerdo, indicando paridade ou simetria funcional do aparelho reprodutor dos machos de *R. percellens*.

### 6.3.2. Fêmeas

#### *6.3.2.1. Desenvolvimento da Maturidade*

O CT das fêmeas variou de 271 a 1020 mm. A maior fêmea imatura (estádio A) tinha 582 mm de CT (57% do CT máximo) e a menor fêmea adulta (estádio C) tinha 528 mm de CT (52% do CT máximo), enquanto que a menor grávida foi observada com 604 mm de CT (59% do CT máximo). As fêmeas em maturação (estádio B) foram observadas de 446 a 708 mm de CT (Figura 55). A frequência de cada estágio de maturidade e suas respectivas amplitudes de CT e PT são apresentadas na Tabela 7.

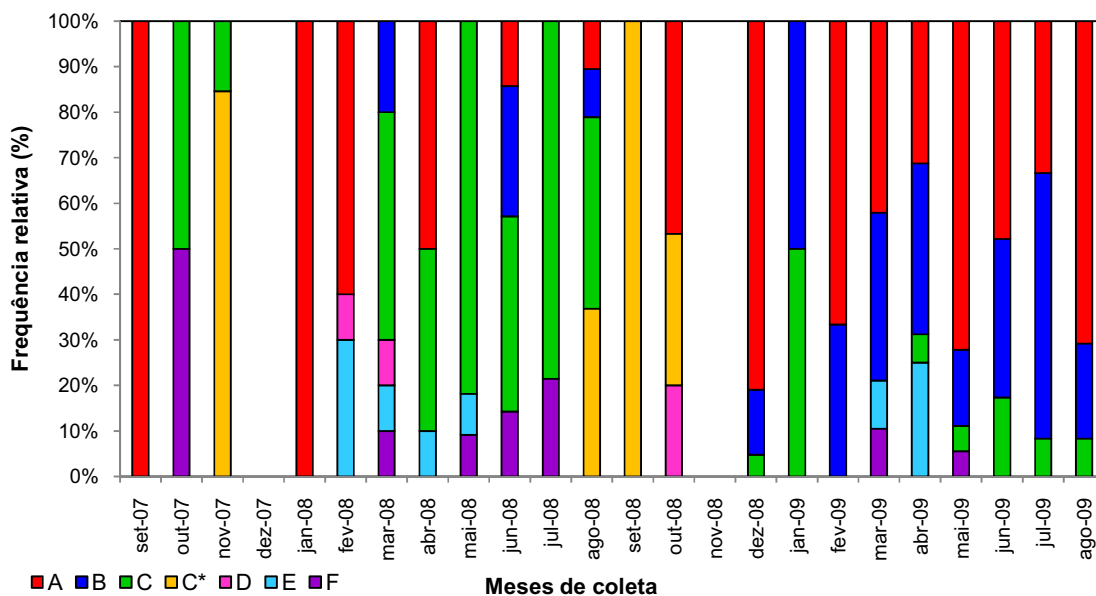


**Figura 55:** Distribuição de frequência (%) dos estádios de maturidade das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, por classe de comprimento total (CT) (mm).

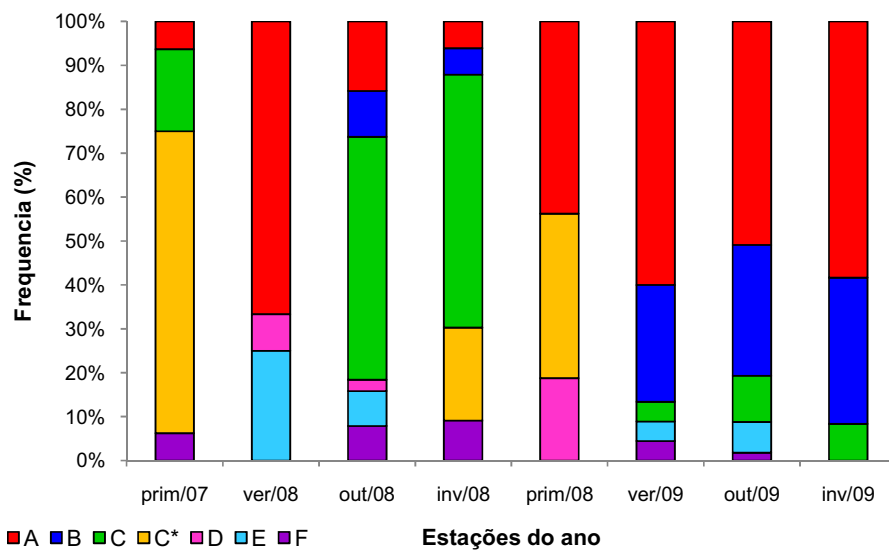
**Tabela 7:** Quantidades (n) e porcentagens de captura, amplitudes de comprimento total (CT) (em mm) e de peso total (PT) (em g) das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, por estágio de maturidade.

Estádio	n	Frequência (%)	Amplitude de CT (mm)	Amplitude de PT (g)
A	101	39,9	271 – 582	60 – 648
B	47	18,6	446 – 708	294 – 1120
C	54	21,3	528 – 871	508 – 2408
C*	24	9,5	621 – 816	760 – 2020
D	5	2,0	604 – 925	658 – 2980
E	12	4,7	628 – 880	830 – 2643
F	10	3,9	609 – 1020	700 – 2982

As fêmeas imaturas (estádio A), as únicas capturadas em todas as estações, foram as mais abundantes em todo o período amostral, com quase 40% de todas as fêmeas coletadas (Figuras 56 e 57). Em nenhum dos 24 meses de coleta foram capturadas fêmeas em todos os sete estádios de maturidade. Da mesma forma, nenhum estágio de maturidade foi capturado em todos os meses de coleta. Apenas nos meses de junho a agosto/09 houve alguma homogeneidade quanto aos estádios capturados, mas não quanto às proporções. Agrupando os meses de coletas nas quatro estações do ano, também se verifica que em nenhuma delas foram capturados os sete estádios de maturidade (Figura 57). Os resultados e análises sobre as grávidas (estádios D e E) foram agrupados na seção 6.3.2.2. *Grávidas e Embriões*.



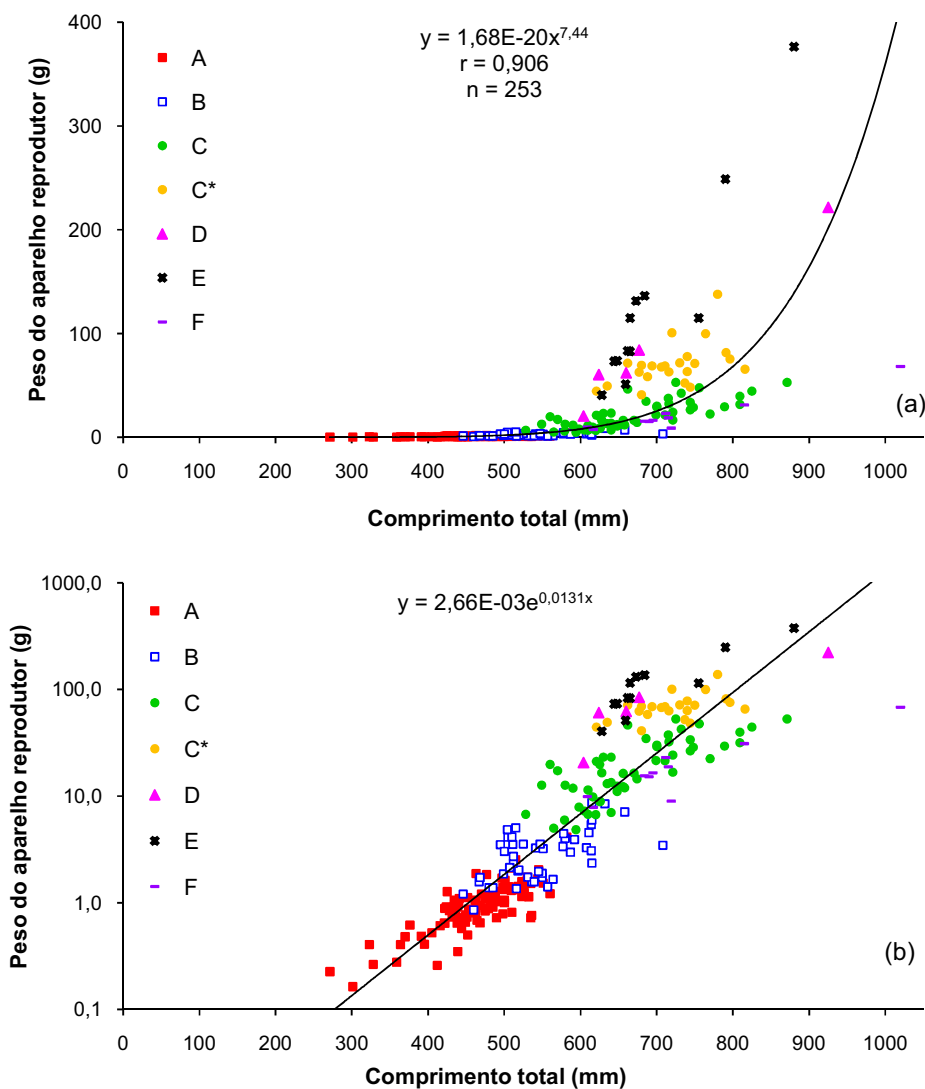
**Figura 56:** Distribuição de frequência (%) dos estádios de maturidade das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com os meses de coleta.



**Figura 57:** Distribuição de frequência (%) dos estádios de maturidade das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com as estações dos dois anos de coleta.

O peso dos aparelhos reprodutores ( $P_{ap}$ ) das fêmeas variou entre 0,163 e 376, 197 g ( $20,639 \pm 40,684$  g). Observou-se correlação positiva (e significativa,  $P < 0,05$ ) entre o CT e o  $P_{ap}$  (Figura 58a), descrita pela equação  $P_{ap} = 1,68 \times 10^{-20} CT^{7,44}$ ,  $r = 0,906$ . A mudança para a escala logarítmica (Figura 58b) facilitou a constatação de que o aumento do  $P_{ap}$  foi acentuado, mostrando o desenvolvimento de seus órgãos conforme o processo de maturação sexual.

Observa-se que o  $P_{ap}$  de todas as adultas (estádios C a F) foi desigual e que as diferenças entre os estádios foram acentuadas, exceto entre os estádios C e F, com  $P_{ap}$  no estágio F (paridas) semelhante ao do início do ciclo da reprodução (estádio C), dando indícios da exaustão no pós-parto.

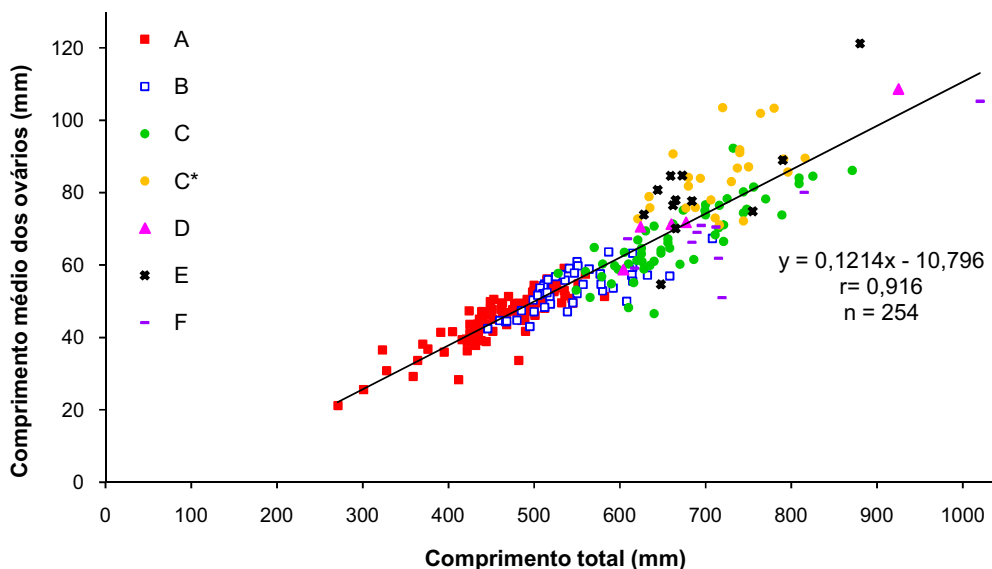


**Figura 58:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso do aparelho reprodutor ( $P_{ap}$ ) (g) das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade, em escala normal (a) e em escala logarítmica (b).

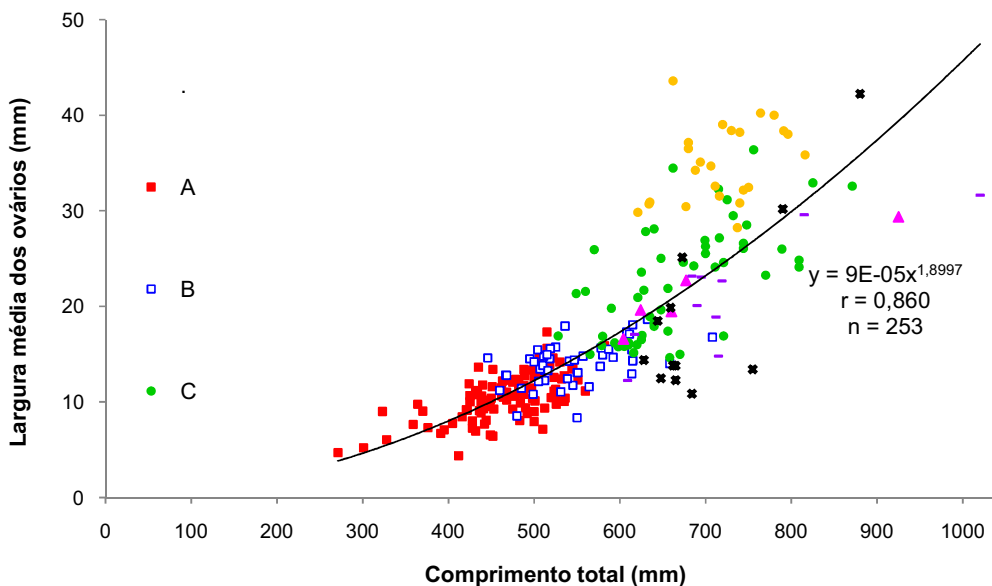
Para evidenciar o desenvolvimento sexual decorrente do crescimento, foram levadas em consideração as transformações ocorridas nos ovários, nas glândulas nidamentais e nos úteros.

O comprimento dos ovários ( $C_{ov}$ ) variou entre 19,50 e 121,35 mm ( $58,79 \pm 16,52$  mm), sua relação com o CT foi linear, positiva e significativa ( $P < 0,05$ ),

expressa pela equação  $C_{ov} = 0,1214CT - 10,796$  ( $r = 0,916$ ) (Figura 59). A largura dos ovários ( $L_{ov}$ ) variou entre 3,10 e 51,35 mm ( $17,00 \pm 8,87$  mm), cuja relação com o CT foi positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), porém não linear, sendo descrita pela equação  $L_{ov} = 9,0 \times 10^{-5} CT^{1,8997}$ ;  $r = 0,860$ ) (Figura 60).

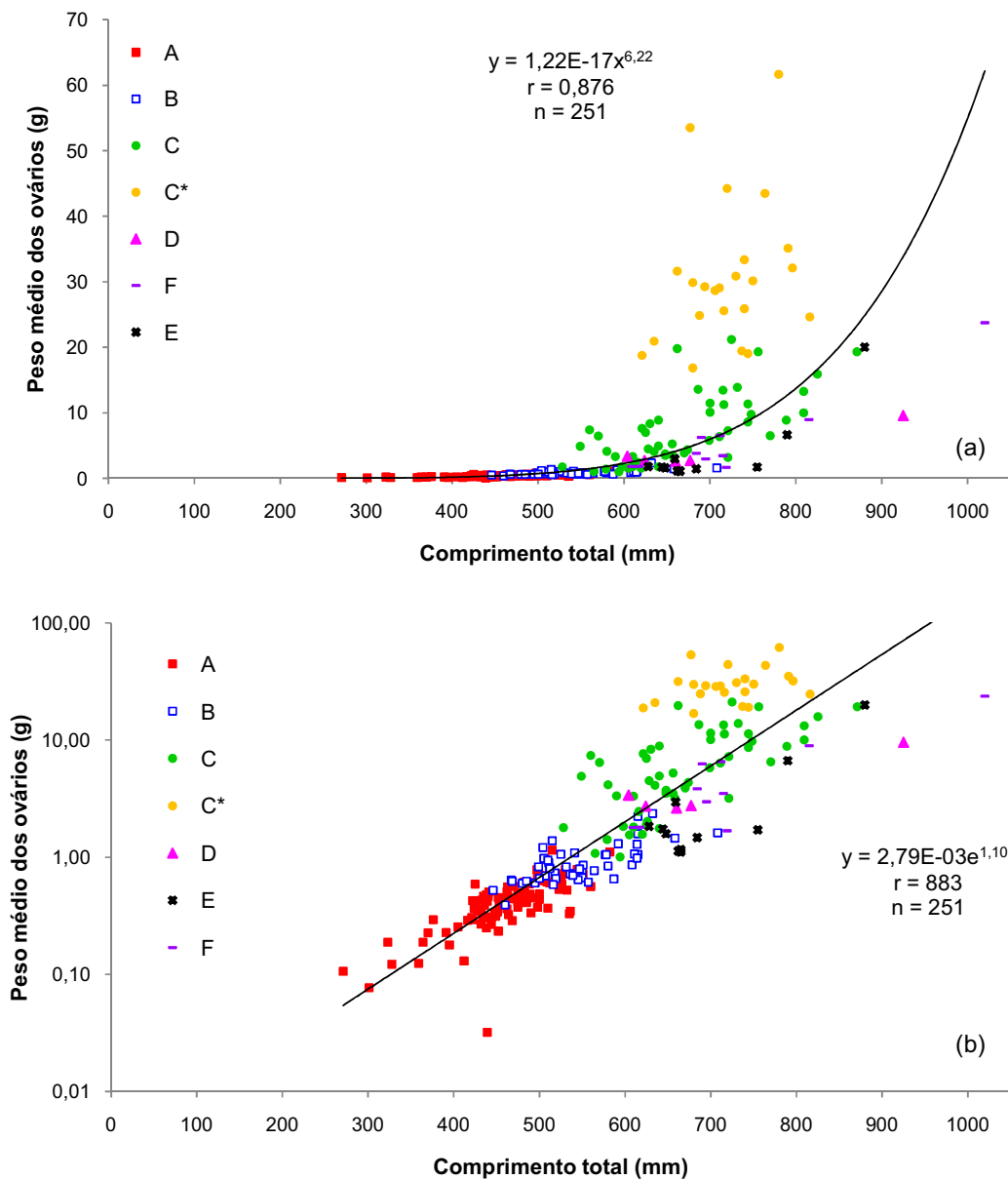


**Figura 59:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o comprimento dos ovários ( $C_{ov}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

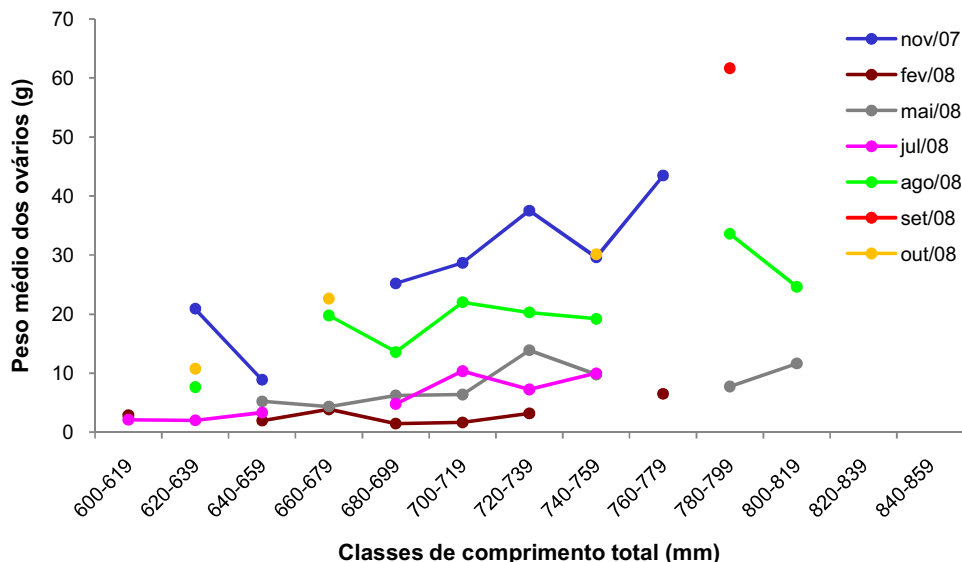


**Figura 60:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a largura dos ovários ( $L_{ov}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

O peso de cada ovário ( $P_{ov}$ ), por sua vez, variou entre 0,026 e 71,005 g ( $5,029 \pm 10,006$  g). Sua relação com o CT também foi positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), descrita pela equação  $P_{ov} = 1,22 \times 10^{-17} CT^{6,22}$  ( $r = 0,867$ ) (Figuras 61 a e b). Quando o  $P_{ov}$  das fêmeas adultas em cada mês de coleta é relacionado com o CT, nota-se aumento do início para o final do ano, como tendência geral para todas as classes de comprimento (Figura 62).

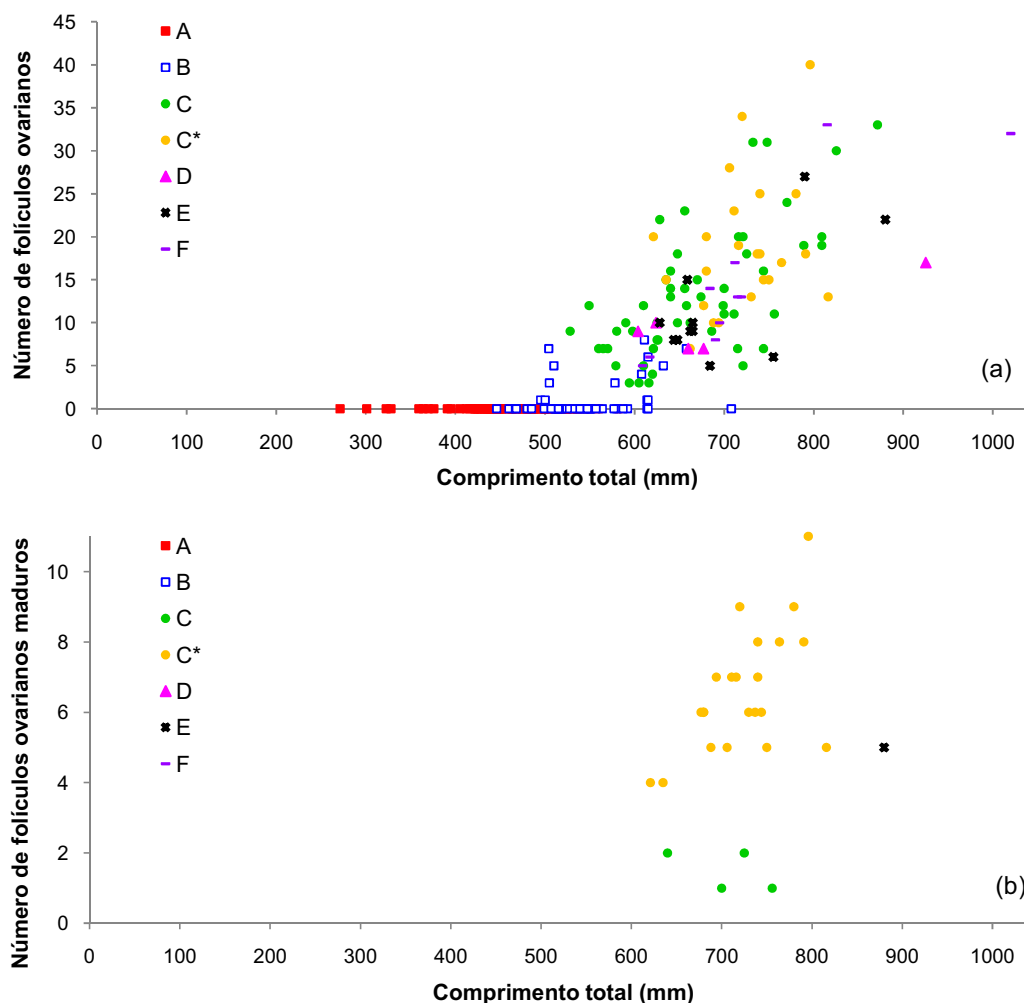


**Figura 61:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso dos ovários ( $P_{ov}$ ) (g) das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade, em escala normal (a) e em escala logarítmica (b).

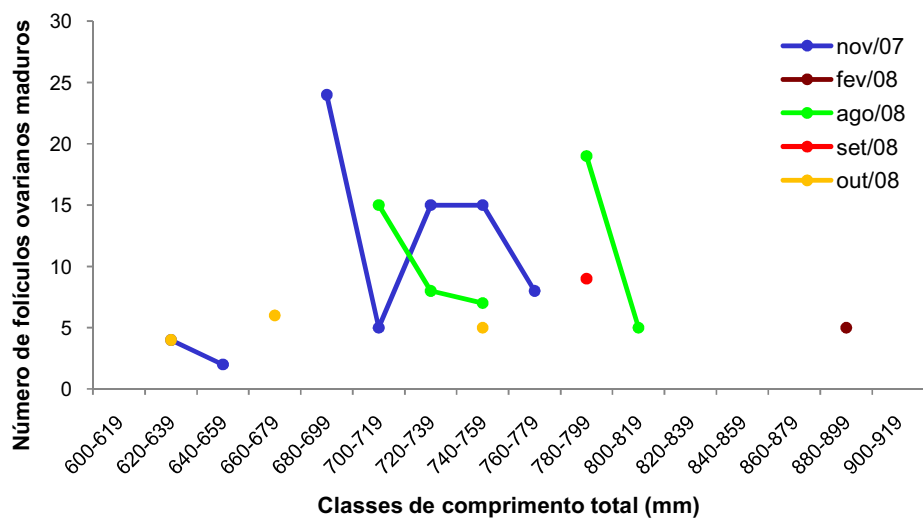


**Figura 62:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso dos ovários ( $P_{ov}$ ) (g) das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o mês de coleta. Apenas estes meses são mostrados para facilitar a visualização.

O número total de ovócitos (maiores que 5 mm) variou entre zero e 25 ( $7,42 \pm 4,64$  ovócitos), cuja distribuição com relação ao CT é apresentada na Figura 63a. Nessa mesma Figura, nota-se que não há separação entre os valores observados para as adultas (estádios C a F). Já o número de ovócitos maduros (maiores que 25 mm), que variou de um a 11 ( $6,59 \pm 1,74$  ovócitos), resulta em boa separação dos estádios C e C\* (Figura 63b), porém não houve relação com o CT. Considerando apenas os ovócitos maduros, a fecundidade ovariana foi estimada em 6,59 ovócitos ( $IC_{95\%}: \pm 4,34$ ). Relacionando o número de ovócitos maduros em cada mês de coleta com o CT, verificou-se que os meses de novembro/07 e agosto/08 se destacam com os valores mais elevados e que houve redução progressiva entre agosto/08, setembro/08 e outubro/08 (Figura 64).

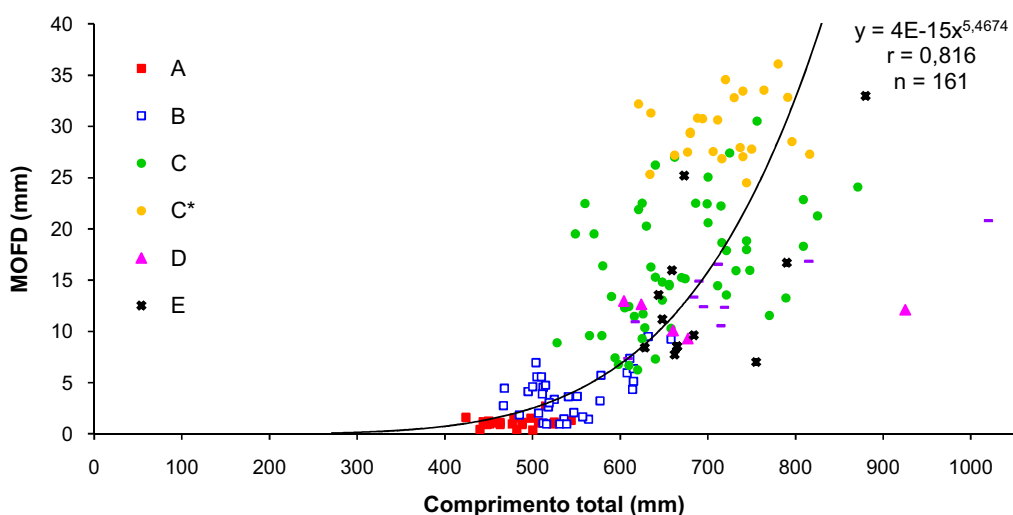


**Figura 63:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o número de ovócitos de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade. (a) ovócitos maiores que 5 mm e (b) ovócitos maiores que 25 mm.

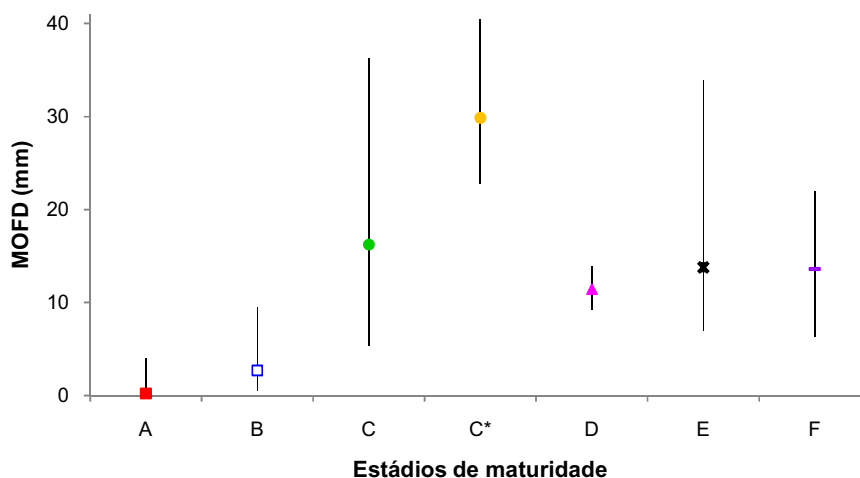


**Figura 64:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o número de ovócitos maduros de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o mês de coleta.

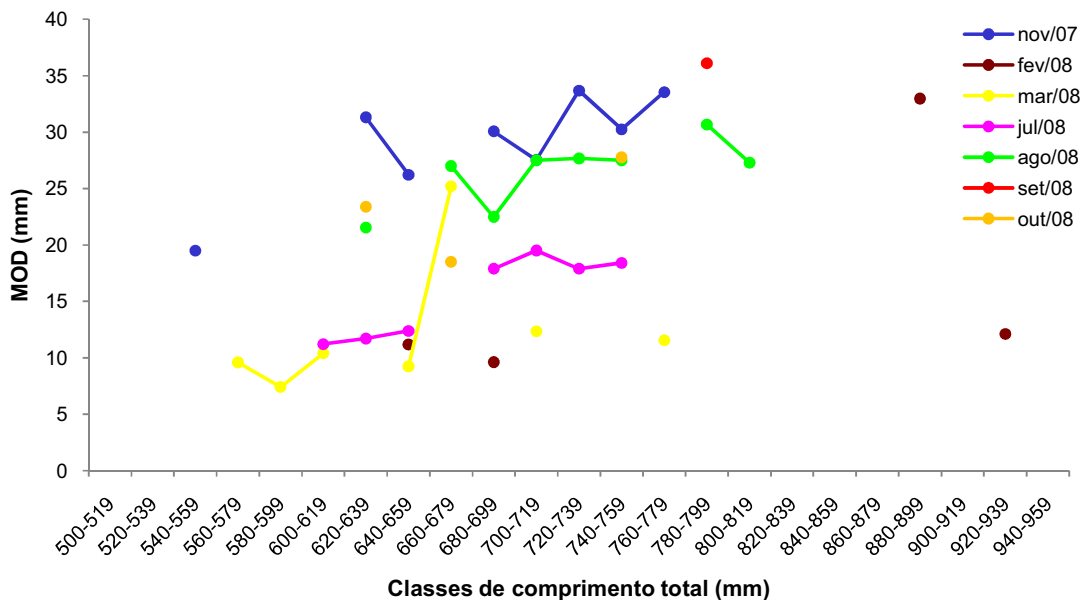
O valor máximo do diâmetro do maior ovócito (MOD) encontrado foi 40,50 mm; considerando todos os estádios de maturidade (A até F), o MOD médio foi 8,21 mm ( $\pm 10,35$  mm), mas quando apenas o estágio C\* é considerado, o valor médio do MOD sobe para 29,86 mm ( $\pm 3,58$  mm). A Figura 65 apresenta a relação do MOD com o CT, que foi positiva e significativa ( $P < 0,05$ ) e pode ser descrita pela equação  $MOD = 4 \times 10^{-15} CT^{5,4674}$  ( $r = 0,816$ ). Na Figura 66, nota-se que, com a maturação do animal, há aumento do MOD, que é máximo no estágio C\* (quando ocorre a ovulação) e reduzido nos estádios seguintes (gravidez e pós-parto). Na relação do MOD com o CT por mês de coleta, os meses de novembro/07 e agosto/08 se destacam como os que tiveram maiores valores (Figura 67).



**Figura 65:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o diâmetro do maior ovócito (MOD) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.



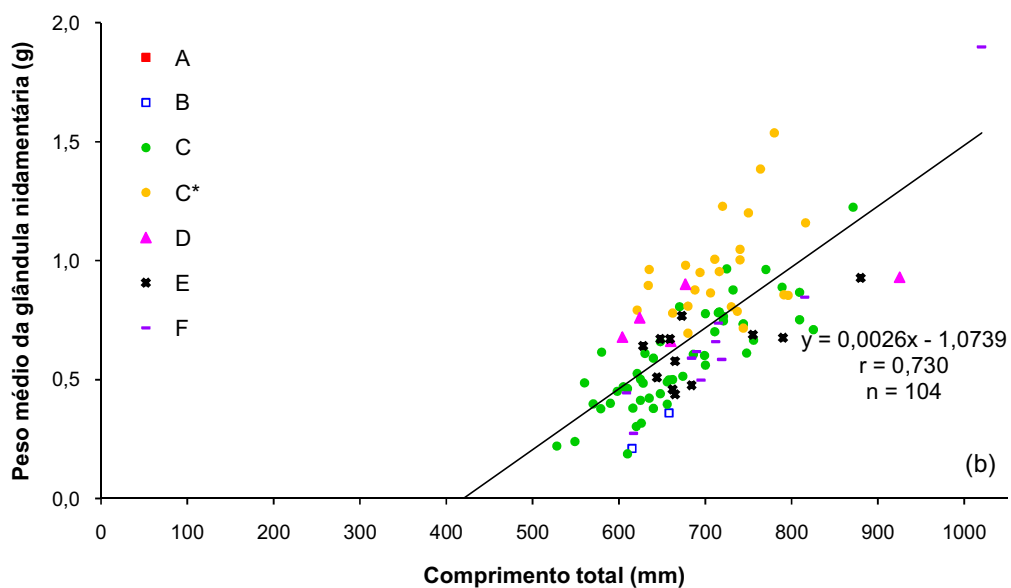
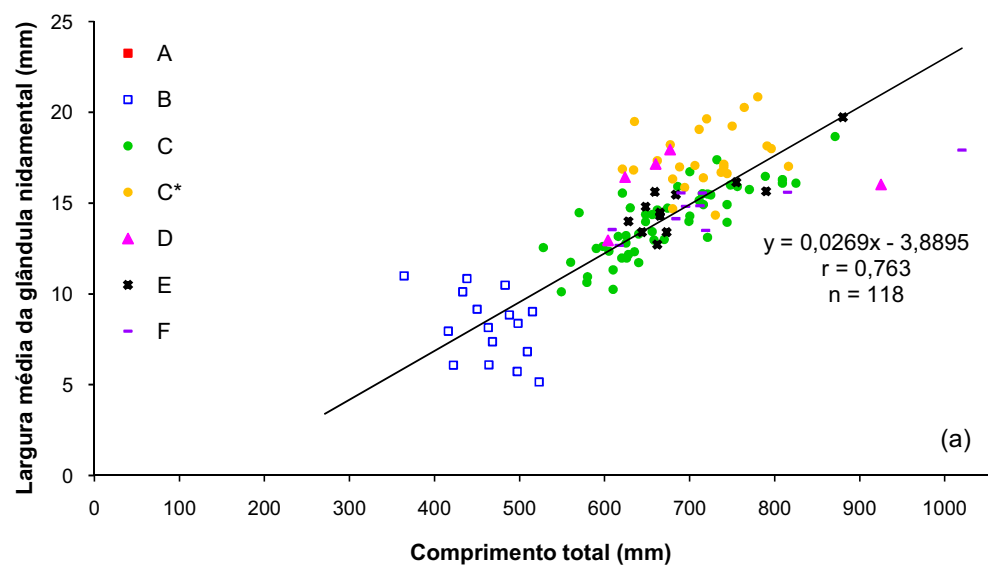
**Figura 66:** Valores médios, máximos e mínimos diâmetro do maior ovócito (MOD) (mm) de *Rhinobatos percellens*, por o estágio de maturidade.



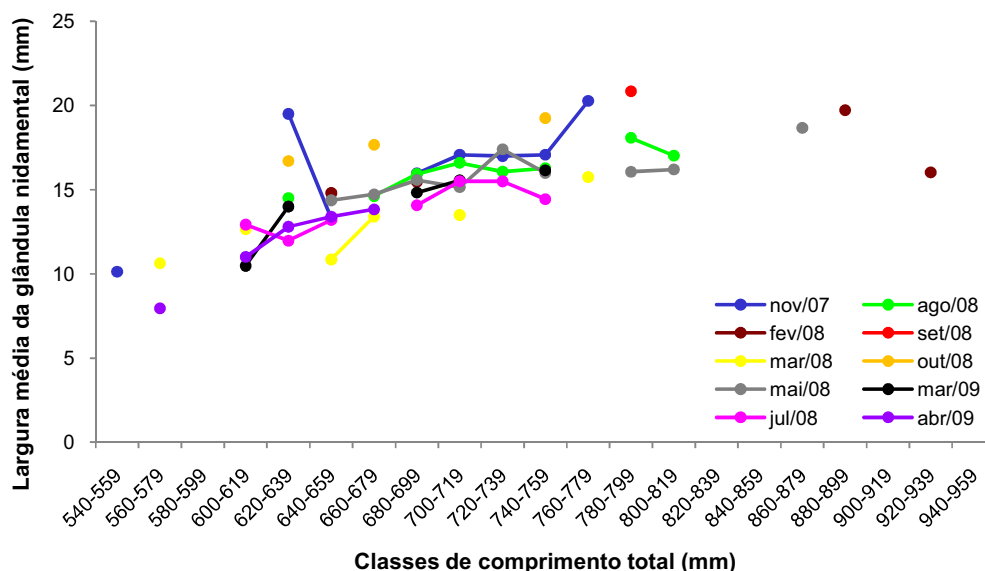
**Figura 67:** Valores médios, máximos e mínimos diâmetro do maior ovócito (MOD) (mm) de *Rhinobatos percellens*, por mês de coleta.

Os maiores valores do MOD foram observados nos mesmos meses com maiores números de ovócitos maduros e maiores pesos dos ovários, todos com picos em novembro/07 e em agosto/08. Estas tendências mostram que a ovulação deve ocorrer entre agosto e novembro.

As glândulas nidamentais estão ausentes nas fêmeas do estágio A e comumente nas do estágio B. A largura da glândula nidamental ( $L_{gn}$ ) variou entre 5,10 e 22,45 mm ( $14,17 \pm 3,37$  mm) e o peso ( $P_{gn}$ ), entre 0,176 e 2,049 g ( $0,694 \pm 0,284$  g) (Figuras 68a e b). Ambas as relações com o CT foram positivas e significativas ( $P < 0,05$ ) e podem ser descritas pelas equações  $L_{gn} = 0,0269CT - 3,8895$  ( $r = 0,763$ ) e  $P_{gn} = 0,0026CT - 1,0739$  ( $r = 0,730$ ), para a largura e peso, respectivamente. A relação da  $L_{gn}$  com o CT de acordo com o mês de coleta, apenas permite verificar que é maior em outubro/08 e menor em março/08, porém sem grande destaque dos demais meses de coleta (Figura 69).

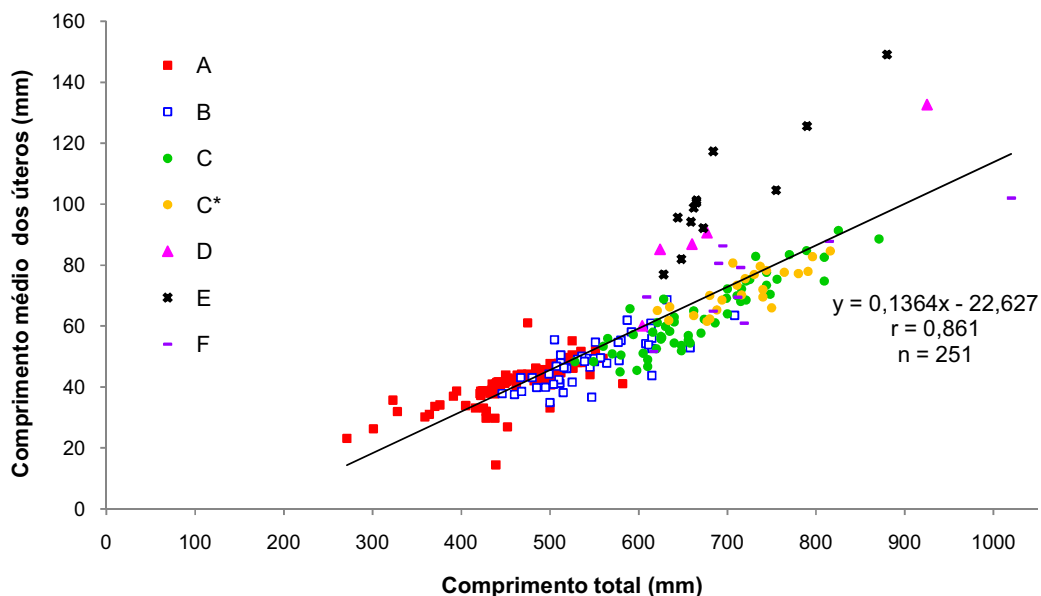


**Figura 68:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a (a) largura ( $L_{gn}$ ) (mm) e o (b) peso ( $P_{gn}$ ) (g) da glândula nidamental de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

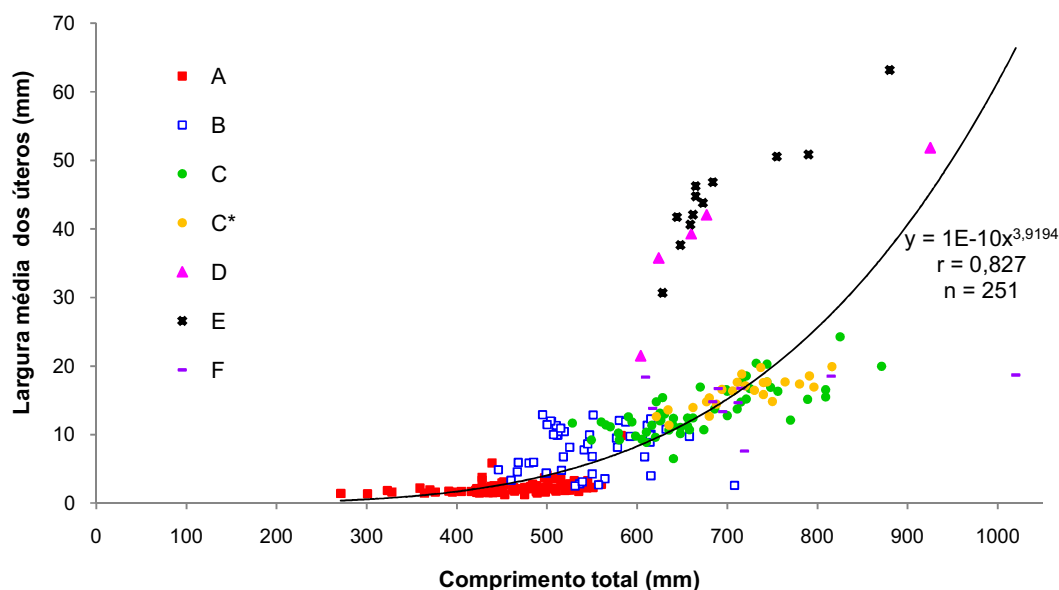


**Figura 69:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a largura da glândula nidamental ( $L_{gn}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, por mês de coleta.

Quanto aos úteros, suas dimensões variaram entre 7,45 e 135,65 mm ( $55,48 \pm 19,71$  mm) para o comprimento ( $C_{út}$ ) e entre 0,85 e 64,65 mm ( $10,35 \pm 10,86$  mm) para a largura ( $L_{út}$ ) (Figuras 70 e 71). As relações com o CT foram positivas e significativas ( $P < 0,05$ ) e podem ser descritas pelas equações  $C_{út} = 0,1364CT - 22,627$  ( $r = 0,861$ ) e  $L_{út} = 1 \times 10^{-10} CT^{3,9194}$  ( $r = 0,827$ ), para o comprimento e a largura, respectivamente.

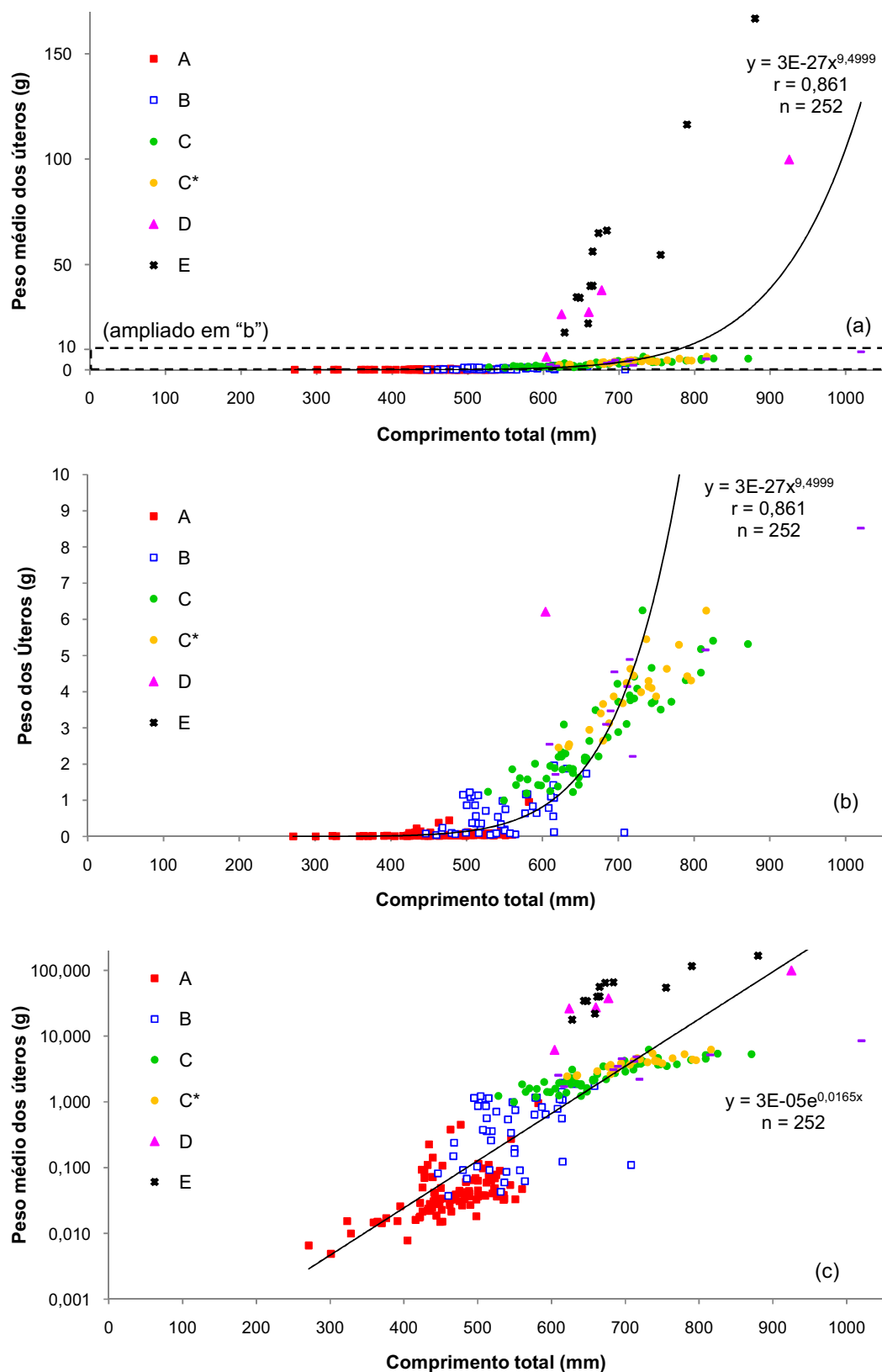


**Figura 70:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o comprimento dos úteros ( $C_{út}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.



**Figura 71:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e a largura dos úteros ( $L_{út}$ ) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade.

O peso de cada útero ( $P_{út}$ ), por sua vez, variou entre 0,003 e 176,008 ( $4,883 \pm 16,809$  g). Sua relação com o CT, positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), pode ser descrita pela equação  $P_{út} = 3 \times 10^{-27} CT^{9,4999}$  ( $r = 0,861$ ) (Figura 72). A Figura 72b apresenta os mesmos valores que a Figura 72a, porém teve o eixo Y cortado em 10 g, tal manipulação permite visualizar que, a partir do estágio B, o aumento do  $P_{út}$  acompanha o crescimento do animal e que há certa sobreposição dos valores observados para os estádios C, C\* e F. A ocorrência da gravidez e a consequente presença dos ovos encapsulados e dos embriões em desenvolvimento (estádios D e E) é responsável pela acentuada diferença de  $P_{út}$  observada numa mesma faixa de CT (Figuras 72a e c).



**Figura 72:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o peso médio dos úteros ( $P_{út}$ ) (g) das fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o estágio de maturidade, em escala regular (em a, completo e em b, com eixo cortado em 10 gramas) e em escala logarítmica (c).

Nenhuma característica dos constituintes do aparelho reprodutor das fêmeas apresentou diferença significativa ( $P < 0,05$ ) quando foram comparados os lados direito e esquerdo, indicando simetria do aparelho reprodutor das fêmeas de *R. percellens*.

#### 6.3.2.2. Grávidas e Embriões

As fêmeas grávidas (estádios D e E) foram pouco representadas ao longo de todo o período amostrado, somando apenas 6,7% de todas as fêmeas capturadas (Tabela 7). Todavia, elas foram capturadas em quase todas as estações do ano, exceto em ambos os invernos e na primavera/07 (Figura 57).

Na Figura 57 observa-se que as fêmeas no início da gestação, ainda com ovos encapsulados (estádio D), provêm do verão/08, do outono/08 e da primavera/08; enquanto que as em fases mais avançadas da gestação, com embriões de diferentes tamanhos (estádio E), provêm de ambos os verões e outonos. Nota-se que as fêmeas com ovários pré-ovulatórios foram capturadas nas mesmas estações ou naquelas que antecedem a presença das no início da gestação (primavera/07 e inverno/08); que as com embriões co-ocorreram com as com ovos encapsulados ou foram capturadas nas estações seguintes; e que as paridas (estádio F) co-ocorreram e/ou sucederam as grávidas, com exceção da primavera/07.

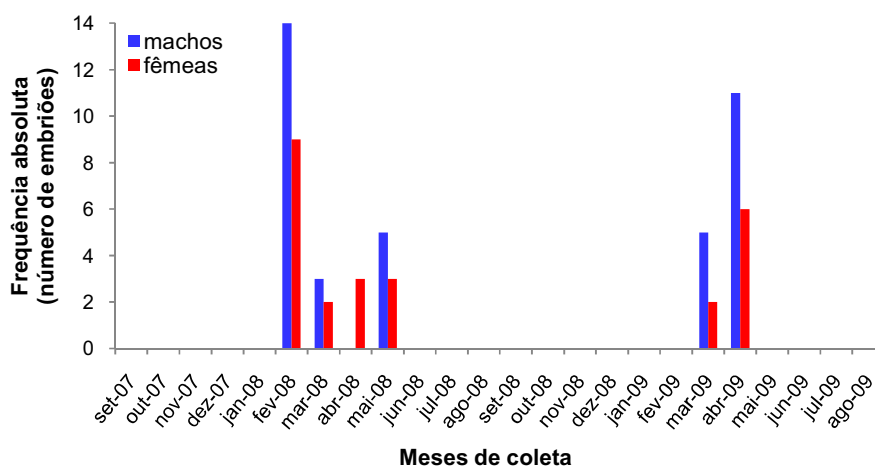
Todas as fêmeas grávidas carregavam ovos/embriões em ambos os úteros ( $n = 17$ ), exceto uma no estágio D, que o fazia apenas no útero esquerdo. Não houve diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre o número de ovos ou embriões entre os úteros direito e esquerdo, indicando que são simetricamente distribuídos.

No início da gestação, uma única cápsula ou vela envolve todos os ovos de cada útero. As cápsulas, que são secretadas pelas glândulas nidamentais, têm coloração amarelada e são finas e maleáveis. A maleabilidade das cápsulas não confere a elas uma forma específica, e estas adquirem formato do útero, que se expande até os limites laterais da cavidade abdominal. Com o avanço do desenvolvimento embrionário, as cápsulas se rompem e permanecem agregadas ou enroladas no interior dos úteros (Figura 73), liberando os embriões para completarem o desenvolvimento *in utero*.

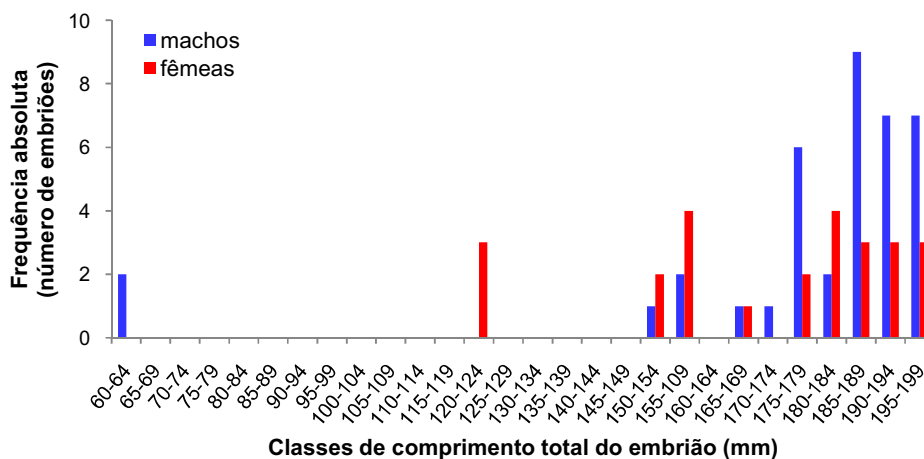


**Figura 73:** Cápsulas vazias retiradas de uma fêmea *Rhinobatos percellens* (CT = 648 mm) no estágio E. Barra de escala: 20 mm.

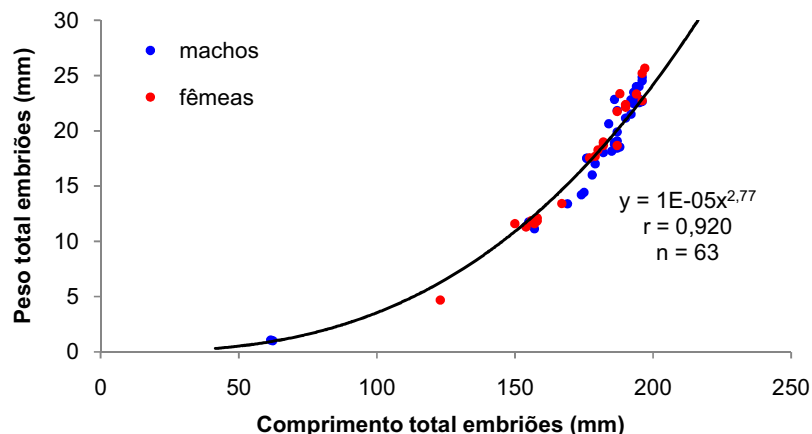
Em conjunto, das 12 fêmeas grávidas no estágio E capturadas foram obtidos 63 embriões, sendo 39 do primeiro ano de coleta (22 machos e 17 fêmeas) e 24 do segundo ano de coleta (16 machos e 8 fêmeas) (Figura 74). O comprimento total dos embriões (CT<sub>e</sub>) variou de 61,20 a 197 mm ( $175 \pm 27,48$  mm), enquanto que o peso total variou de 1,020 a 25,660 g ( $18,113 \pm 5,562$  g) (Figuras 75 e 76).



**Figura 74:** Número mensal de embriões *Rhinobatos percellens* retirados dos úteros das fêmeas, ao longo de todo o período de estudo, de acordo com o sexo.

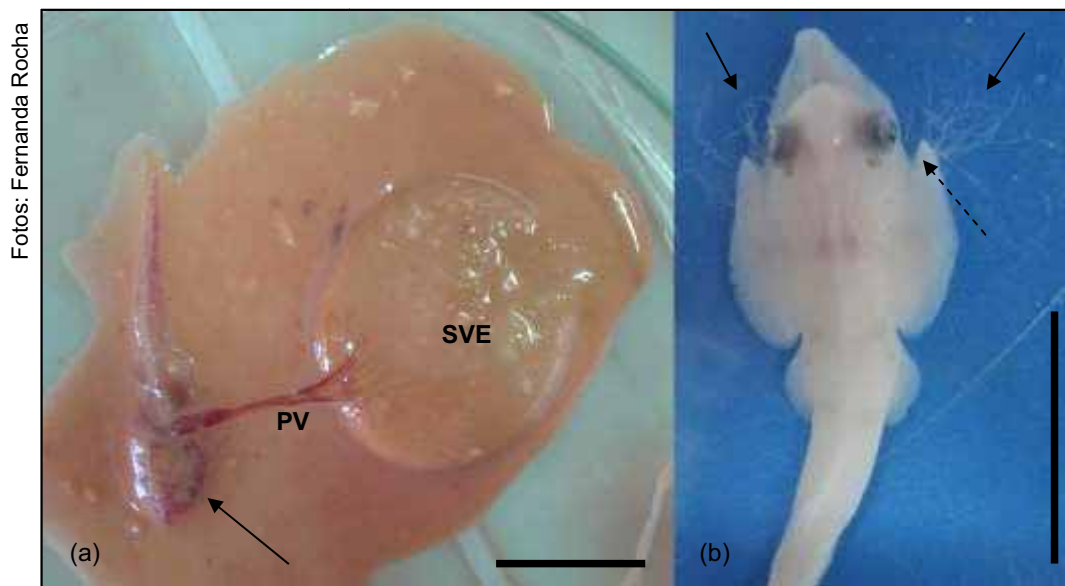


**Figura 75:** Distribuição de frequência das classes de comprimento total dos embriões (CT<sub>e</sub>) (mm) de *Rhinobatos percellens*, de acordo com o sexo.

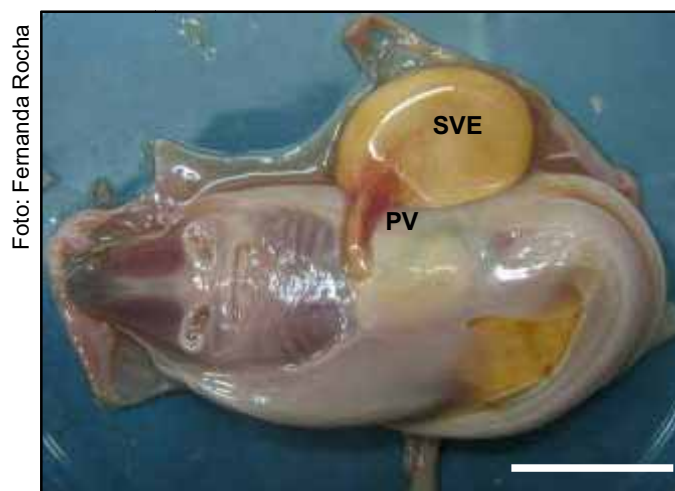


**Figura 76:** Relação entre o comprimento total ( $CT_e$ ) (mm) e o peso total ( $PT_e$ ) (g) dos embriões machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens*.

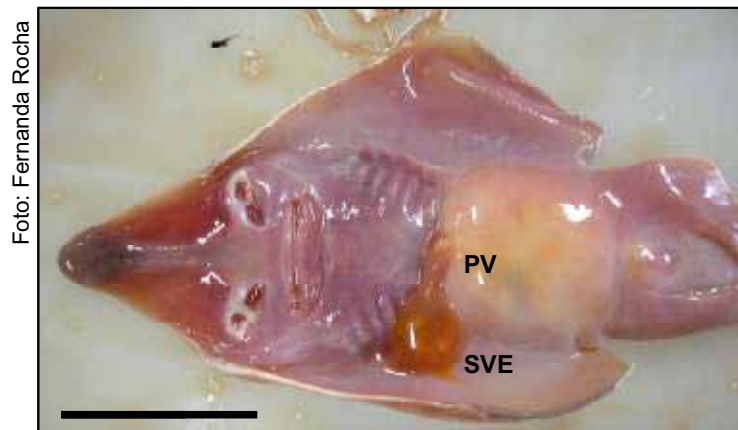
Nas Figuras 75 e 76 nota-se que não foram obtidos embriões de diversos tamanhos, impossibilitando o acompanhamento do desenvolvimento embrionário e outras análises aprofundadas relacionadas. Os embriões foram divididos em quatro grupos, de acordo com a condição do saco vitelínico externo (SVE). No primeiro grupo têm-se dois embriões com 61,20 e 62,25 mm de  $CT_e$ , o SVE é volumoso, com tamanho próximo de um ovócito pré-ovulatório, eles possuem filamentos branquiais externos e suas nadadeiras peitorais ainda não se fusionaram à cabeça (Figura 77). No segundo grupo estão 21 embriões entre 120 e 179 mm de  $CT_e$  que já apresentam todas as características externas dos adultos, o SVE tem redução visível porém ainda pode ser diferenciado facilmente do pedúnculo que o liga ao embrião (Figura 78). O terceiro grupo é formado por 8 embriões de 176 a 187 mm de  $CT_e$  e que já consumiram praticamente todo o SVE e estão absorvendo o pedúnculo vitelínico (PV) (Figura 79). No último grupo têm-se 32 embriões à termo de 182 a 197 mm de  $CT_e$ , já com SVE e PV totalmente absorvidos, em seu lugar apenas a cicatriz vitelínica (Figura 80).



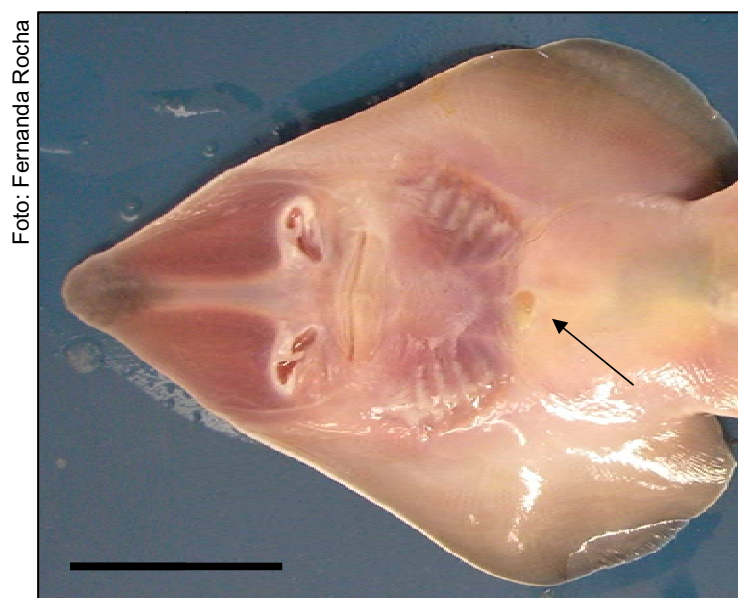
**Figura 77:** Embriões de *Rhinobatos percellens* do primeiro grupo (ver o texto para detalhes). Em a, a seta aponta a cabeça do embrião, ligado ao saco vitelínico externo (SVE) pelo pedúnculo vitelínico (PV). Em b, o mesmo embrião já fixado em formol 4%, notar filamentos branquiais externos (setas cheias) e nadadeiras peitorais não fusionadas à cabeça (seta tracejada). Barras de escala: 20 mm.



**Figura 78:** Embriões de *Rhinobatos percellens* do segundo grupo (ver o texto para detalhes). Notar desenvolvimento do embrião em relação ao do primeiro grupo. SVE, saco vitelínico externo; PV, pedúnculo vitelínico. Barra de escala: 25 mm.



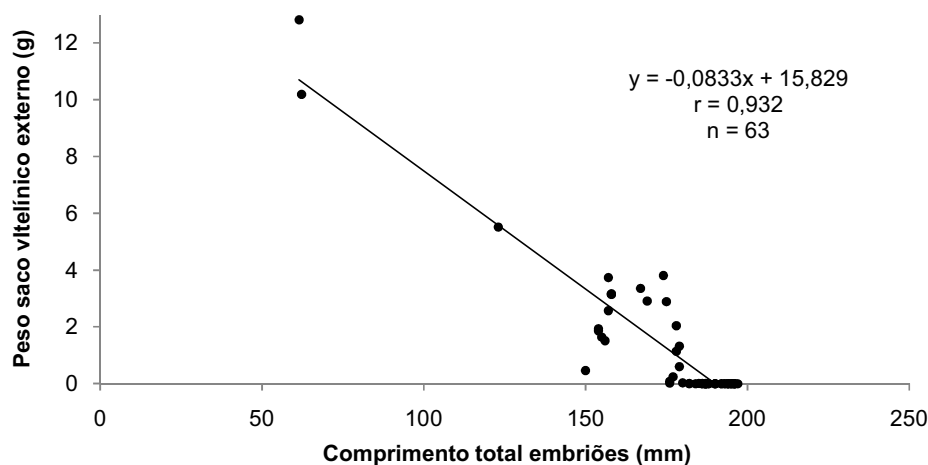
**Figura 79:** Embriões de *Rhinobatos percellens* do terceiro grupo (ver o texto para detalhes). Notar redução do saco vitelínico externo (SVE) em relação ao segundo grupo. PV, pedúnculo vitelínico. Barra de escala: 25 mm.



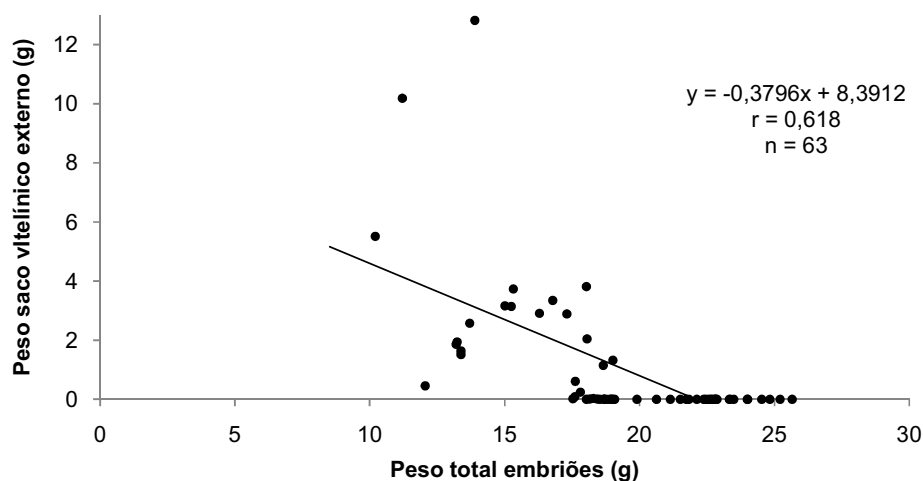
**Figura 80:** Embriões de *Rhinobatos percellens* do quarto grupo (ver o texto para detalhes). Notar absorção do total do saco vitelínico externo. Seta aponta a cicatriz vitelínica. Barra de escala: 25 mm.

Nas Figuras 81 e 82 observa-se a redução do peso do SVE conforme o desenvolvimento e o crescimento dos embriões. Apesar da baixa quantidade de embriões, a tendência é de consumo contínuo, mostrada pela relação entre o comprimento e o peso totais dos embriões e o peso do SVE, que foram negativas (decrecentes) e significativas ( $P < 0,05$ ).

Estima-se que o tamanho de nascimento de *R. percellens* esteja entre 182-197 mm de CT (embriões à termo) e 260 mm de CT (menor animal em vida livre).



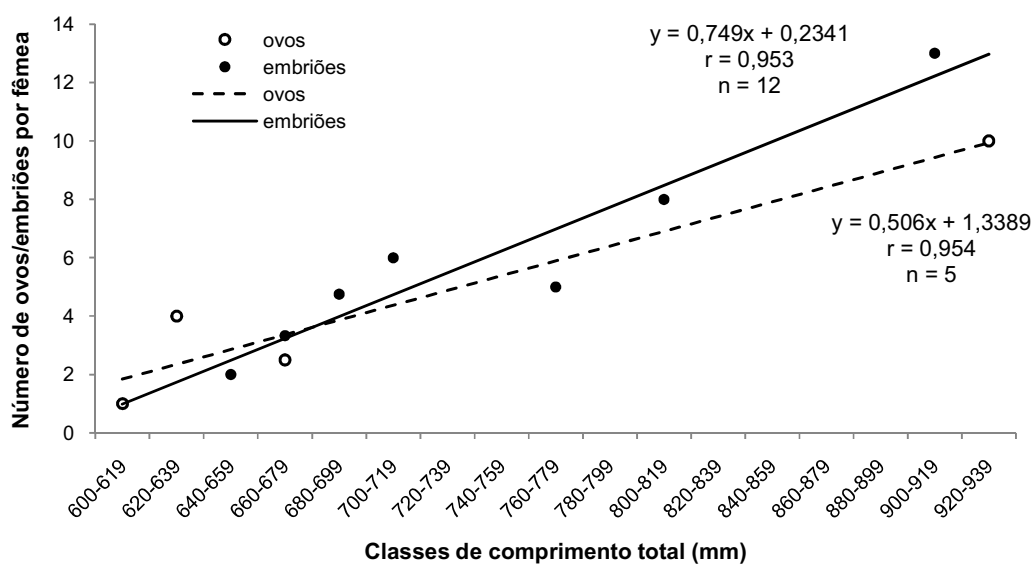
**Figura 81:** Relação entre o comprimento total dos embriões (CT<sub>e</sub>) (mm) e o peso do saco vitelínico externo (SVE) (g), de *Rhinobatos percellens*.



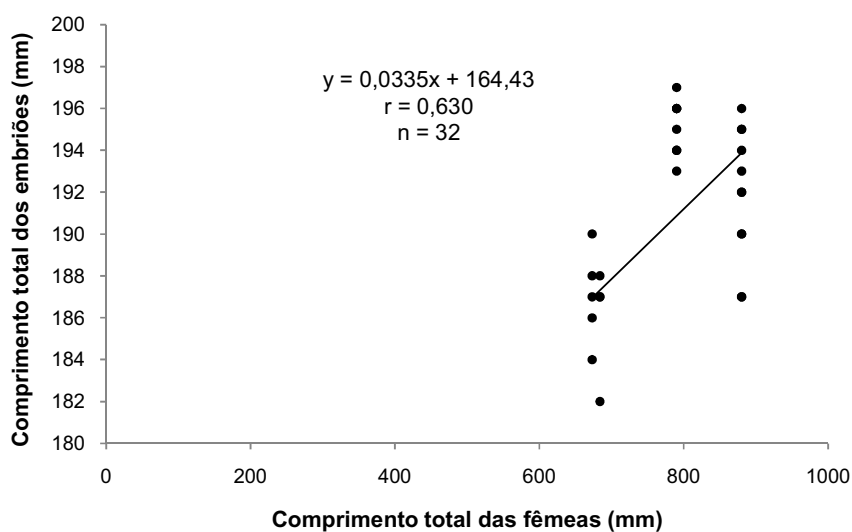
**Figura 82:** Relação entre o peso do total dos embriões (PT<sub>e</sub>) (g) e o peso do saco vitelínico externo (SVE) (g) de *Rhinobatos percellens*.

A relação entre o CT e o número médio de ovos e embriões por fêmea foi positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), o que permite afirmar que fêmeas maiores têm ninhadas maiores (Figura 83). A relação entre o comprimento total dos embriões (CT<sub>e</sub>) à termo e o CT das fêmeas também foi positiva e significativa ( $P < 0,05$ ), apesar do valor de  $r$  encontrado ( $r = 0,630$ ) (Figura 84). Isto também permite considerar que fêmeas maiores produzem embriões maiores.

O número de embriões por ninhada variou de dois a 13 (média 5,25) (Figura 85). Agrupando-se os ovos encapsulados e os embriões, a fecundidade uterina observada foi 4,88 ovos/embriões por ninhada.

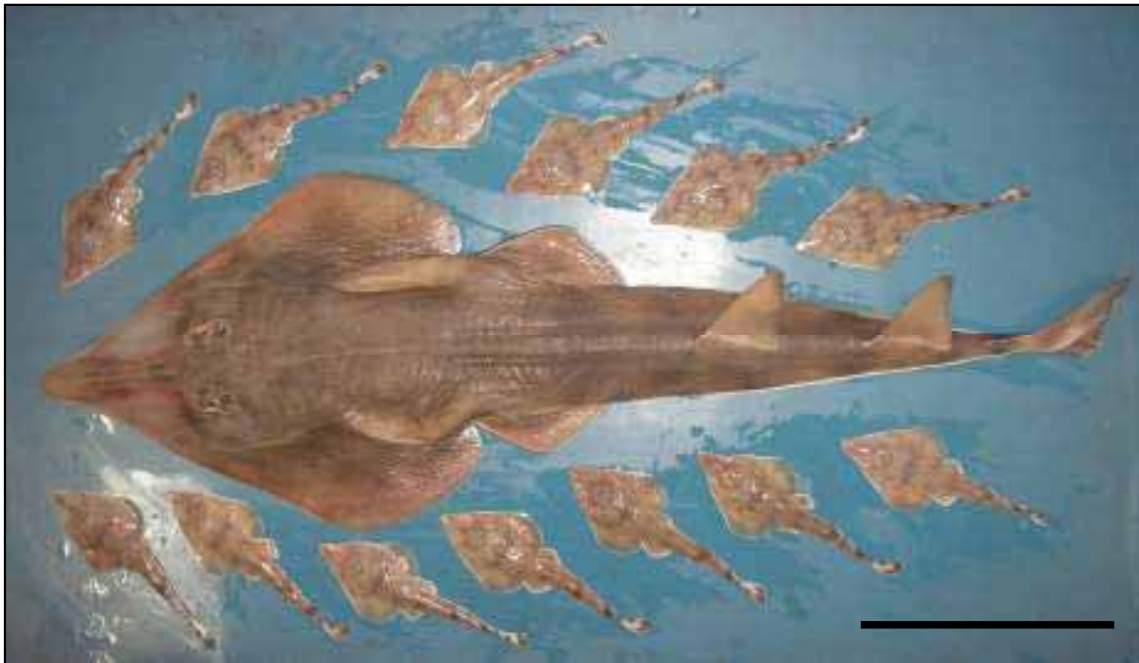


**Figura 83:** Relação entre o comprimento total (CT) (mm) e o número médio de ovos e embriões por fêmeas de *Rhinobatos percellens*.



**Figura 84:** Relação entre o comprimento total das fêmeas (CT) (mm) e comprimento total dos embriões à termo ( $CT_e$ ) (mm), de *Rhinobatos percellens*.

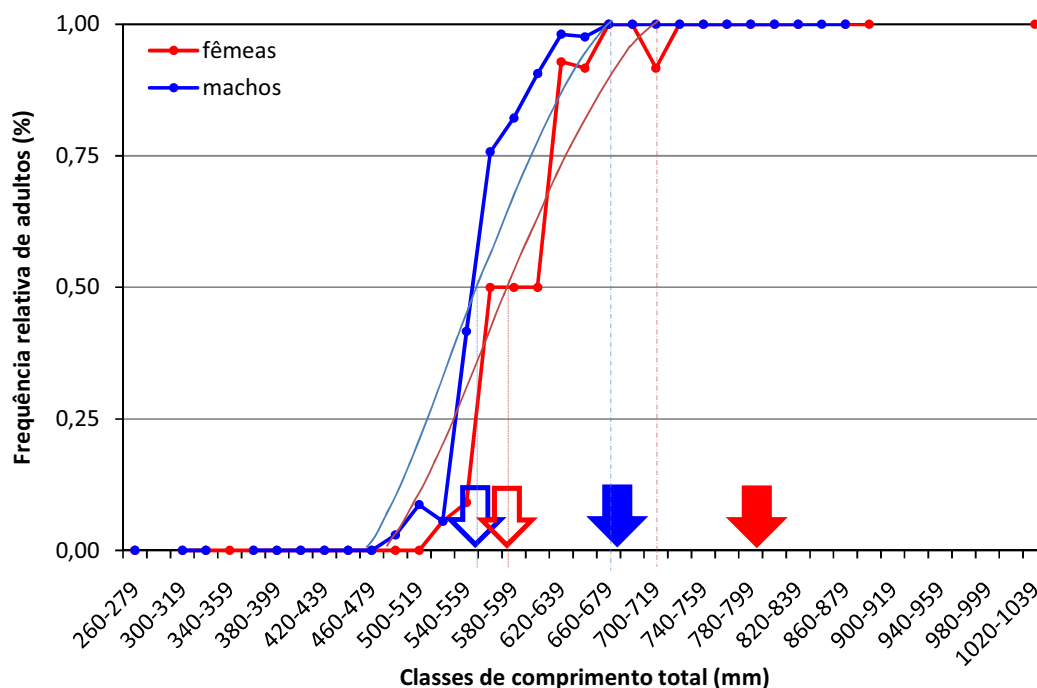
Foto: Fernanda Rocha



**Figura 85:** Fêmea de *Rhinobatos percellens* no estágio E (CT = 880 mm) com seus treze embriões, removidos de dentro dos úteros. Barra de escala: 20 cm.

### 6.3.3. Comprimentos de Maturação

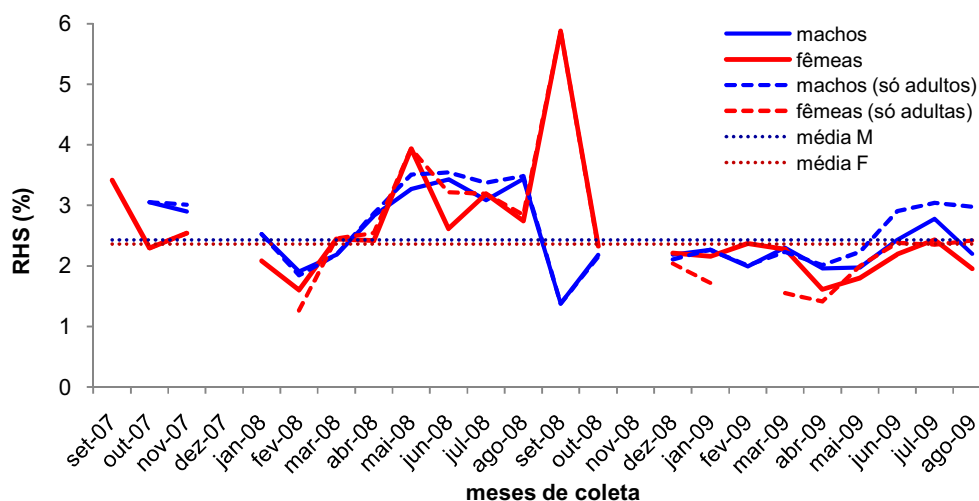
Pelo método gráfico, para os machos, o  $L_{50}$  obtido foi 558 mm e o  $L_{100}$  661 mm; enquanto que para as fêmeas obteve-se 592 mm como  $L_{50}$  e 710 como  $L_{100}$ . Através da determinação algébrica, o  $L_{50}$  dos machos foi calculado como sendo 559,47 mm e o  $L_{100}$  como próximo de 679 mm; já o  $L_{50}$  das fêmeas foi calculado como sendo 595,79 mm e o  $L_{100}$  como próximo de 795 mm (Figura 86). É possível considerar que existe diferença entre os dois métodos apenas para o  $L_{100}$ , que é de cerca de 18 mm e de 85 mm para machos e fêmeas, respectivamente.



**Figura 86:** Determinação do comprimento médio de primeira maturação ( $L_{50}$ ) e do comprimento de maturação total ( $L_{100}$ ) para machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens*. As retas representam a determinação pelo método de gráfico ( $L_{50}$ , reta tracejada;  $L_{100}$ , reta traço-e-ponto) e as setas pela aproximação algébrica ( $L_{50}$ , seta vazada;  $L_{100}$ , seta cheia) (vermelho, fêmeas; azul, machos).

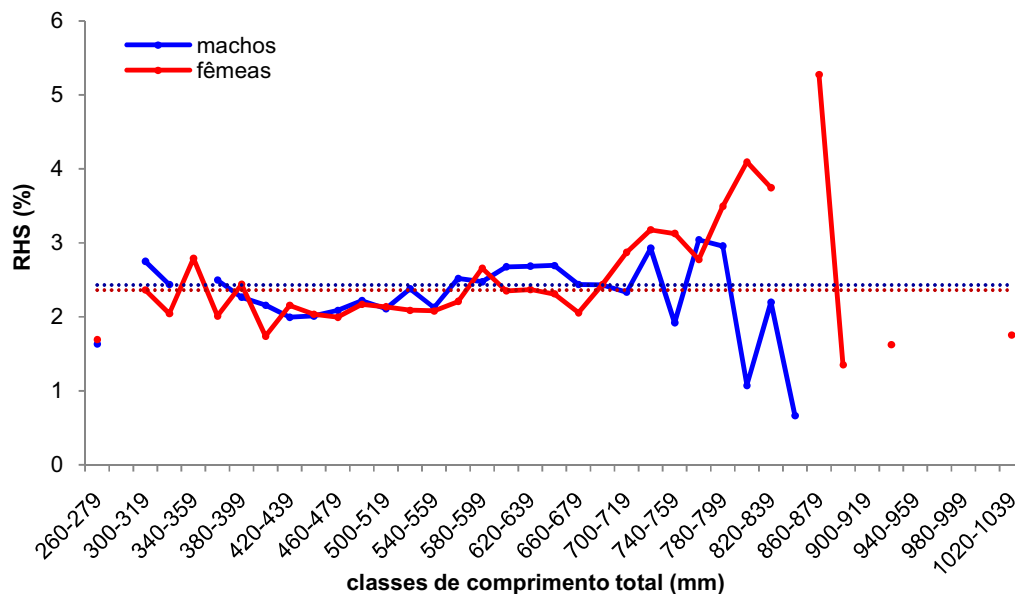
#### 6.3.4. Indicadores Biológicos

A RHS média das fêmeas foi 2,36% ( $\pm 0,76\%$ ) e o dos machos 2,43% ( $\pm 0,77\%$ ), ao longo de todo o período amostrado. As médias mensais da RHS mostram oscilações tanto para os machos como para as fêmeas (Figura 87). Nota-se que as oscilações foram sazonais, com picos e quedas nos mesmos meses dos dois anos considerados. Exceto em set/08, as oscilações da RHS são semelhantes para os dois sexos, sendo mais acentuada nas fêmeas que nos machos. Tal influência fica mais clara quando apenas a RHS das adultas (estádios C a F) é considerada (linha tracejada na Figura 87).



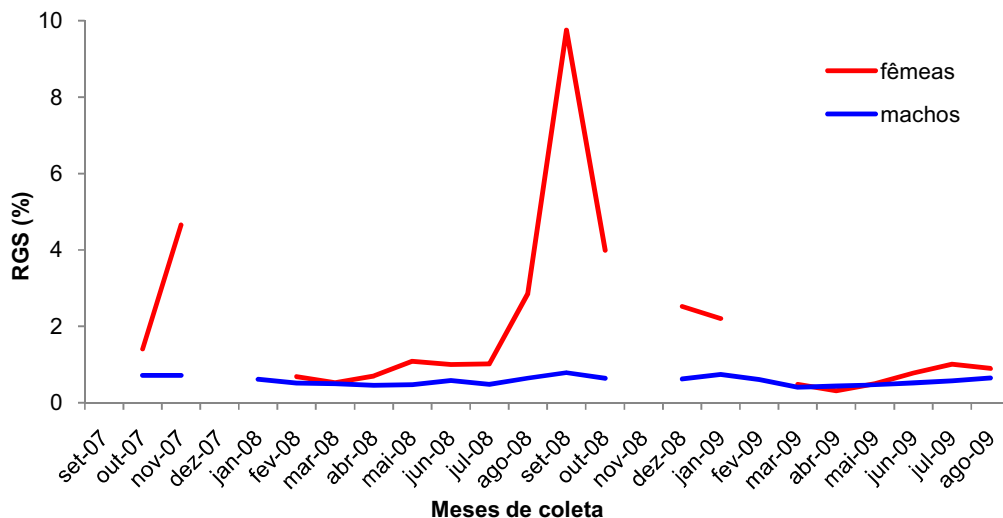
**Figura 87:** Variações da relação hepatossomática (RHS) (%) em machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens* ao longo dos 24 meses de coleta. As linhas contínuas se referem a todos os estádios de maturidade, enquanto que as tracejadas apenas aos adultos (machos, estágio C; fêmeas, estádios C a F). As retas pontilhadas são as médias globais da RHS dos machos (em azul) e das fêmeas (em vermelho), considerando todos os estádios de maturidade.

Também houve variação da RHS ao longo das classes de CT (Figura 88). Nas fêmeas, aparentemente, é possível identificar três fases de oscilações: pequenas e acentuadas até a classe de 420-439 mm de CT; pequenas e suaves até a classe de 640-659 mm de CT; seguida de grandes oscilações acentuadas acima e abaixo da média. Nos machos, apenas duas fases são visíveis, a primeira é caracterizada por oscilações suaves acima e abaixo da média até a classe de 680-699 mm de CT, a partir dela, as oscilações são acentuadas, também acima e abaixo da média, mas com tendência geral de queda.

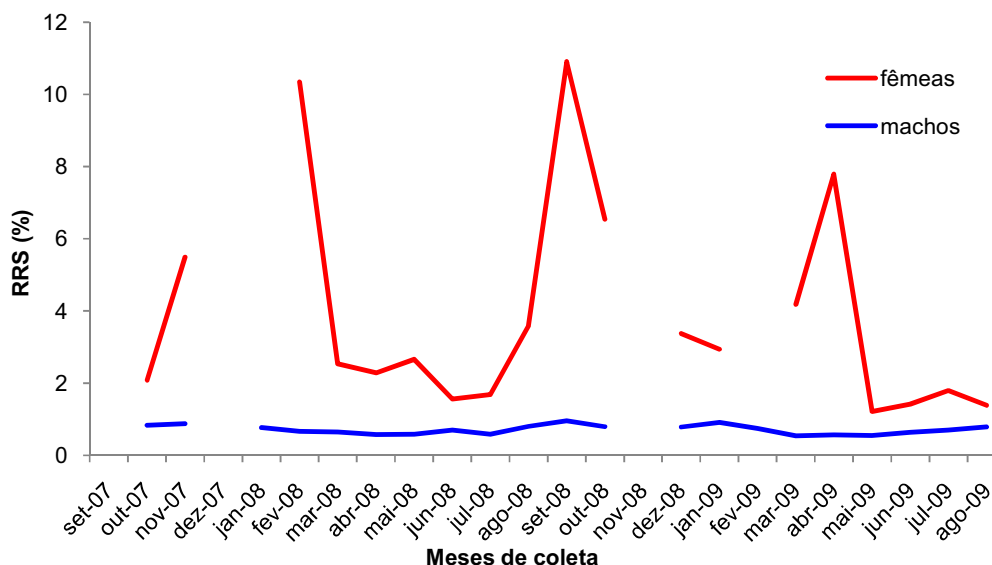


**Figura 88:** Variação da relação hepatossomática (RHS) (%) em machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens* ao longo das classes de comprimento total (CT) (mm). As retas pontilhadas são as médias globais da RHS dos machos (em azul) e das fêmeas (em vermelho), considerando todos os estádios de maturidade.

A RGS e a RRS dos machos adultos apresentaram pouca variação em quase todo o período, oscilando suavemente entre 0,41 e 0,79% ( $0,58 \pm 0,11\%$ ) e entre 0,54 e 0,96% ( $0,71 \pm 0,13\%$ ), respectivamente. Em oposição, nas fêmeas adultas, esses mesmos índices apresentam grandes variações, entre 0,19 e 10,61% ( $1,93 \pm 2,00\%$ ) para a RGS e entre 0,70 e 14,24% ( $3,78 \pm 3,06\%$ ) para a RRS (Figuras 89 e 90).



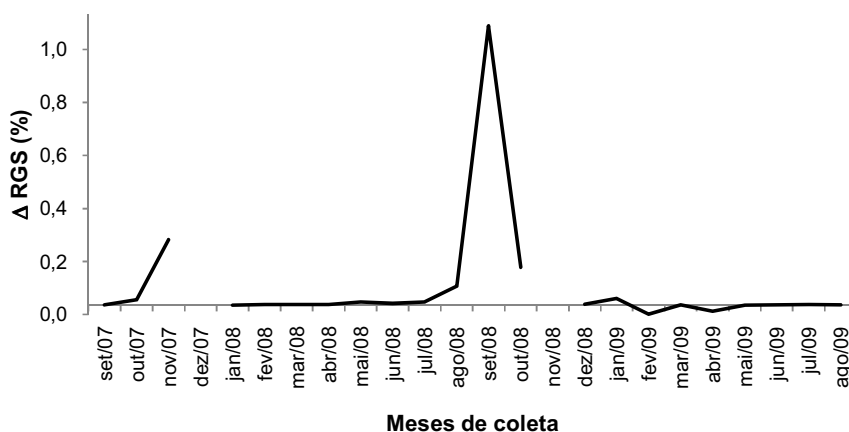
**Figura 89:** Variação da relação gonadossomática (RGS) (%) em machos e fêmeas adultos de *Rhinobatos percellens* ao longo dos 24 meses de coleta.



**Figura 90:** Variação da relação reprodutor-somática (RRS) (%) em machos e fêmeas adultos de *Rhinobatos percellens* ao longo dos 24 meses de coleta.

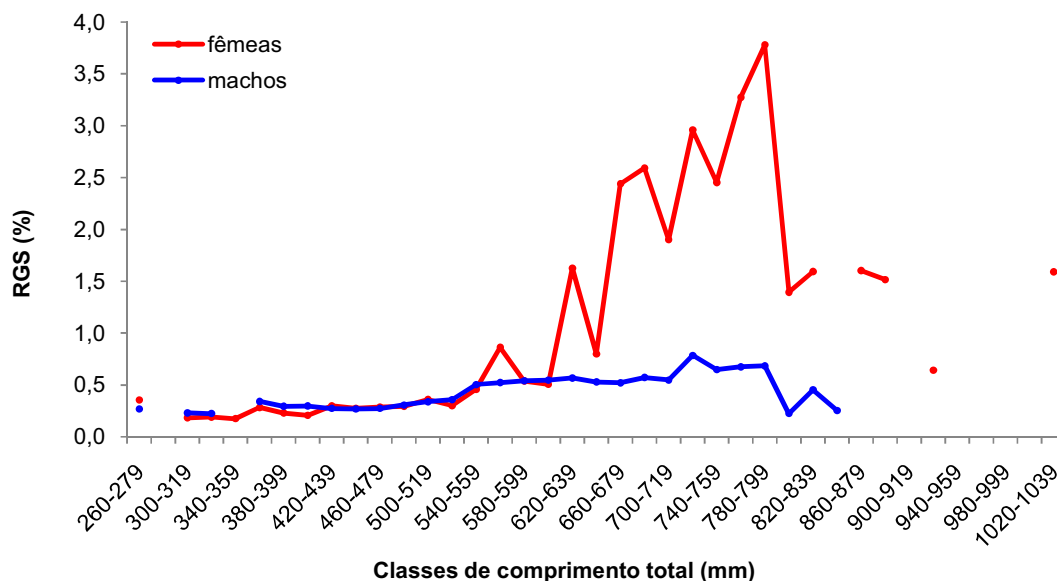
Notou-se que a RGS das fêmeas foi elevada em nov/07 e entre ago/08 e out/08, com pico em set/08, meses que coincidiram com a dominância de fêmeas no estágio C\*. Após o pico em set/08, a RGS caiu acentuadamente, atingindo o mínimo em abr/09, com a dominância de fêmeas no estágio E (Figura 89). A RRS teve três picos principais, dois deles não mostrados pela RGS, o primeiro com máximo em fev/08 e tendências de aumento já em out/07, devido às fêmeas no estágio C\* em nov/07 (como indicado pela RGS) e às grávidas (estádios D e E) em fev/08; o segundo pico, em set/08, corresponde à RGS elevada; o terceiro pico, em mar/09 e abr/09 também corresponde à presença de grávidas (estádios D e E) (Figura 90). Comparando as Figuras 87, 89 e 90, observou-se aumento da RGS e da RRS e queda da RHS entre out/07 e nov/07; a relação entre eles também foi inversa em abr/09 e entre fev/08 a jun/08, com RGS e RHS baixas ou decrescendo e RRS elevada ou aumentando.

A obtenção da  $\Delta RGS$  confirma o que foi observado com a RGS, mostrando elevações em nov/07 e entre ago/08 e out/08, com pico acentuado em set/08, revelando que a ovulação ocorre no final do inverno, início da primavera (Figura 91).

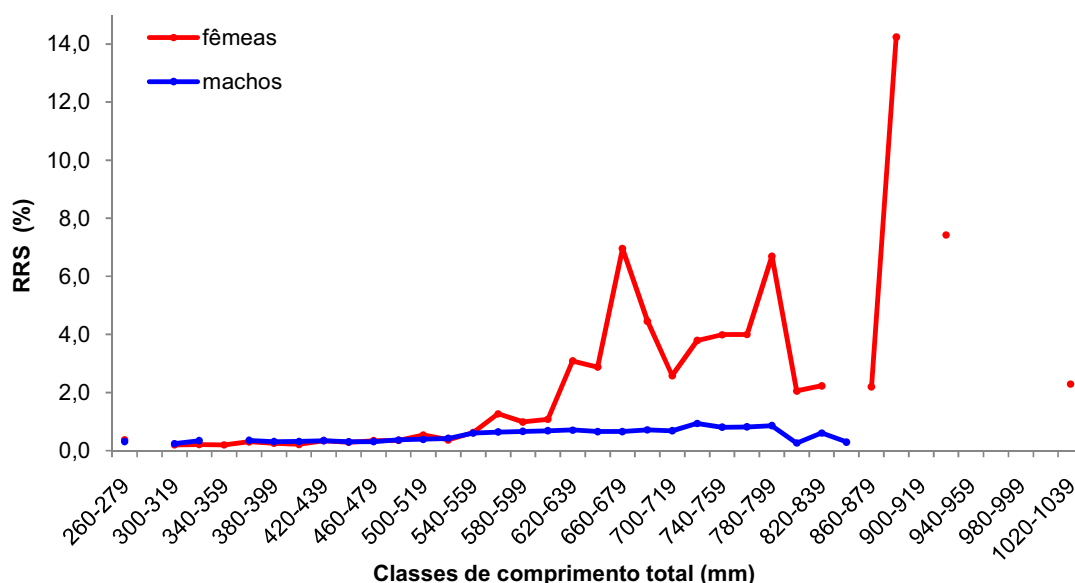


**Figura 91:** Diferença ( $\Delta RGS$ ) entre os valores médios mensais da  $RGS_1$  e  $RGS_2$  em fêmeas de *Rhinobatos percellens* (em todos os estádios de maturidade), ao longo dos 24 meses de coleta.

A RGS e a RRS também variaram ao longo das classes de CT (Figuras 92 e 93). Em ambos os sexos, elas foram relativamente estáveis até a classe de 520-539 mm de CT, após este tamanho, nas fêmeas observou-se aumento acentuado marcado por grandes oscilações, enquanto que nos machos elas aumentaram pouco e tiveram oscilações muito mais suaves do que as verificadas nas fêmeas.

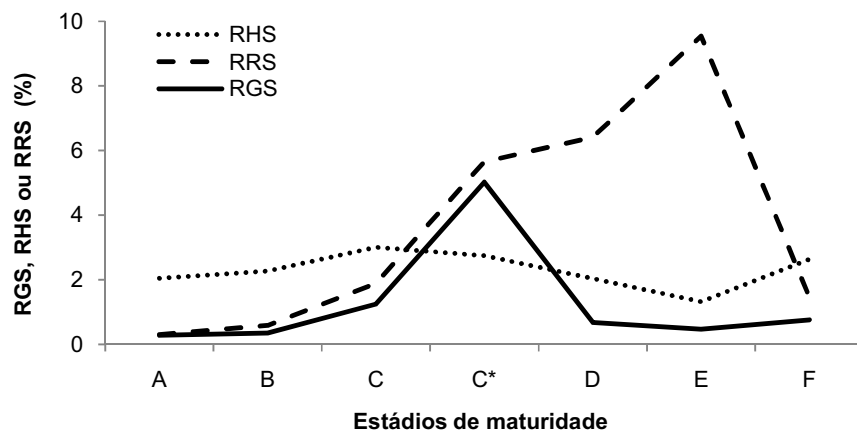


**Figura 92:** Variação da relação gonadossomática (RGS) (%) em machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens* ao longo das classes de comprimento total (CT) (mm).



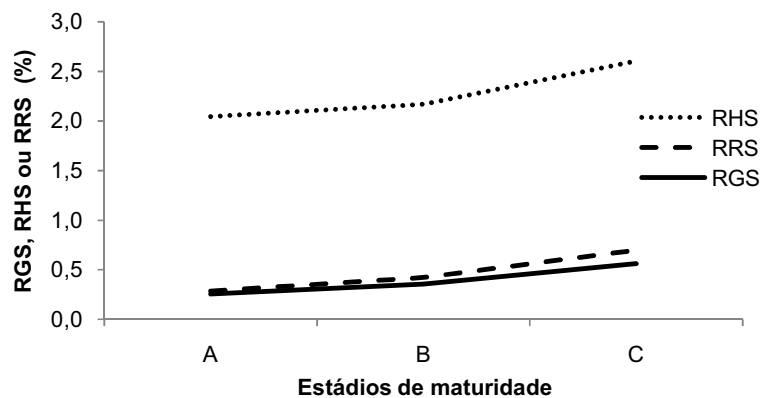
**Figura 93:** Variação da relação reprodutor-somática (RRS) (%) em machos e fêmeas de *Rhinobatos percellens* ao longo das classes de comprimento total (CT) (mm).

Nas fêmeas, a comparação dos três indicadores entre os estádios de maturidade mostrada na Figura 94 confirma a divisão delas nos sete estádios utilizados. A RGS e a RRS mostram que há diferenças gonadais significativas entre os estádios C e C\*; a separação das grávidas em dois estádios (D e E) também é confirmada pela diferença entre a RRS, bem como entre a RGS. Do mesmo modo, a utilização da RRS permitiu demonstrar diferenças entre os estádios não reveladas pela RGS, como entre os estádios D, E e F, que têm valores de RGS muito próximas, mas valores de RRS com diferenças marcantes. Destaca-se ainda a variação da RHS ao longo dos estádios de maturidade: ela é máxima no estágio C e decresce progressivamente até o estágio E, marcando o armazenamento de energia no fígado para a reprodução e o seu consumo, respectivamente. Por fim, as fêmeas no estágio F mostram o final do ciclo da reprodução e o início do restabelecimento de suas condições gerais para o início do ciclo seguinte, mostrado pelo ligeiro aumento da RHS do estágio E para o F.



**Figura 94:** Variação das médias das relações hepatossomática (RHS) (%), gonadossomática (RGS) (%) e reprodutor-somática (RRS) (%) nas fêmeas de *Rhinobatos percellens*, de acordo com os estádios de maturidade.

Nos machos, a comparação das três relações entre os estádios de maturidade mostra o aumento de todas conforme o desenvolvimento da maturidade (Figura 95). A comparação entre a RGS e a RRS evidencia o desenvolvimento dos ductos espermáticos, com aumento considerável do calibre e da extensão (com o meandramento), que se refletem no aumento do peso desses ductos.



**Figura 95:** Variação das relações hepatossomática (RHS) (%), gonadossomática (RGS) (%) e reprodutor-somática (RRS) (%) nos machos de *Rhinobatos percellens*, de acordo com os estádios de maturidade.

## **7. DISCUSSÃO**

### **7.1. Estrutura da População**

*Rhinobatos percellens* é conhecida por atingir cerca de um metro de CT (FIGUEIREDO, 1977), sendo entre 600 e 700 mm de CT o intervalo dos maiores comprimentos comumente observado. Informações sobre o CT de *R. percellens* foram registradas por Ponz-Louro (1995), Shibuya *et al.* (2005), Yokota (2005), Barbosa (2006), Costa & Chaves (2006), Yokota & Lessa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008); em conjunto, essas amplitudes de CT variaram de 147 a 1020 mm de CT. Os animais capturados no âmbito deste trabalho estão inclusos nesta amplitude, com 260 a 1020 mm de CT. Costa & Chaves (2006) também registrou exemplares próximos de um metro de CT, como no presente trabalho; todos os demais autores citados anteriormente registraram CT máximo próximo do intervalo de CT usual.

Os exemplares de *R. percellens* menores que 200 mm de CT capturados no Nordeste do Brasil por Yokota (2005), Barbosa (2006) e Yokota & Lessa (2006) e na Colômbia por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) são provenientes de amostragens feitas em menores profundidades que as deste estudo, com redes de arrasto-de-praia no Brasil e de arrasto-duplo-de-fundo na Colômbia. Apesar de exemplares menores que 260 mm de CT não terem sido amostrados no presente trabalho, eles já foram capturados no Estado de São Paulo em menores profundidades e/ou por outras artes de pesca (TOMÁS, A.R.G.<sup>1</sup>, *comun. pes.*; GADIG, O.B.F.<sup>2</sup>, *comun. pes.*). Acredita-se que tal ausência de exemplares com menores CT deve-se às profundidades de coleta, à arte de pesca empregada e ao tamanho da malha da rede utilizada.

A ausência de diferença na proporção sexual geral observada em *R. percellens* foi similar ao encontrado para esta espécie por Shibuya *et al.* (2005), Yokota (2005), Barbosa (2006), Yokota & Lessa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008). Barbosa (2006) verificou predomínio dos machos apenas no mês de outubro,

---

<sup>1</sup> TOMÁS, A.R.G., Centro de Pesquisa Pesqueira Marinha, Instituto de Pesca de São Paulo, Santos, SP, Brasil.

<sup>2</sup> GADIG, O.B.F., Projeto Cação - Biologia e Pesca de Tubarões e Raias na Costa Central de São Paulo, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP), Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente, SP, Brasil.

o que foi observado neste trabalho em outros meses. Apesar de não ter havido diferença significativa na proporção sexual observada entre os embriões, entre os adultos houve predomínio de machos, o que também foi verificado para a mesma espécie por Yokota (2005) e para *R. horkelii* por Lessa (1982). Este predomínio de machos adultos pode ser consequência de segregação sexual entre os adultos (SPRINGER, 1967), seja pelas fêmeas adultas estarem vivendo em outras áreas ou em outras profundidades, diferentes das consideradas. Ismen *et al.* (2007) utilizam esta mesma hipótese de segregação sexual para explicar a ausência de fêmeas adultas de *R. rhinobatos* na Baía de İskenderum, no Mediterrâneo.

Como comumente ocorre entre os elasmobrânquios, outras espécies do gênero *Rhinobatos* e da família Rhinobatidae também apresentaram proporção sexual geral significativamente igual à 1:1, como *R. horkelii* (LESSA, 1982), *R. cemiculus* (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994), *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007), *R. rhinobatos* (ISMEN *et al.*, 2007 e ENAJJAR *et al.*, 2008), *R. hynnicephalus* (WENBIN & SHUYUAN, 1993 e KUME *et al.*, 2009), *Trygonorrhina fasciata* (MARSHALL *et al.*, 2007), *Aptychotrema rostrata* (KYNE & BENNETT, 2002), *Zapteryx brevirostris* (PONZ-LOURO, 1995; MARTINS, 2005; PASQUINO, 2006) e *Z. xyster* (MEJÍA-FALLA *et al.*, 2006), enquanto que Villavicencio-Garayzar (1995) e Santos *et al.* (2006) constataram predomínio de fêmeas nas populações estudadas de *Z. exasperata* e *Z. brevirostris*, respectivamente. Para evitar desvios relacionados a possíveis segregações sexuais dos adultos, Wenbin & Shuyuan (1993) e Márquez-Farías (2007) recomendam que somente a proporção sexual entre os embriões seja utilizada ao avaliar este parâmetro populacional. A diferença entre as proporções sexuais geral e entre os embriões foi encontrada por Lessa (1982) em *R. horkelii*, que obteve maioria significativa de fêmeas entre os embriões e maioria significativa de machos entre os adultos.

Não obstante o predomínio dos machos nas classes de CT intermediárias (de 520-539 a 680-699 mm de CT), as fêmeas predominam nas classes de maiores CTs, sugerindo que estas crescem mais que os machos. Segundo Walmsley-Hart *et al.* (1999), como parte da estratégia reprodutiva, fêmeas são comumente maiores que os machos, tanto para os peixes ósseos (VAZZOLER, 1996) como para os elasmobrânquios (*e.g.*: *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; *Centroscyrnus coelolepis* e *Centrophorus squamosus*, GIRARD & DU BUIT, 1999; *Leucoraja wallacei*, WALMSLEY-HART *et al.*, 1999; *Mustelus canis*, CONRATH & MUSICK,

2002; *Carcharhinus acronotus*, DRIGGERS *et al.*, 2004; *R. horkelii*, VOOREN *et al.*, 2005; *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAZ, 2007; *R. hynnicephalus*, KUME *et al.*, 2009).

Apesar do predomínio significativo dos machos ter sido verificado apenas em alguns meses (fev/08, abr/08, jan/09, fev/09 e jul/09), de forma geral, eles prevaleceram na área amostrada durante todo o período de coleta, contrariando o predomínio de fêmeas constatado para a mesma espécie por Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008).

Como o estudo da captura de *R. percellens* não era objetivo deste trabalho, a uniformidade do número de exemplares capturados não pode ser utilizada como indicativo de ausência de variação temporal de sua captura no litoral de São Paulo. Este aspecto da pesca de raias-viola foi estudado por Martins & Schwingel (2003), que não encontraram variação temporal das violas *R. percellens* e *R. horkelii* desembarcadas em Itajaí, litoral de Santa Catarina.

A ausência de exemplares nos meses de dezembro/07 e novembro/08 e o reduzido número em setembro/07, janeiro/08 e setembro/08 deve-se, possivelmente, à grande semelhança entre a espécie deste estudo com sua congênere *R. horkelii*, já que existe a possibilidade de que os pescadores, ao separarem exemplares para este estudo, tenham coletado apenas (ou principalmente) indivíduos da segunda espécie, uma vez que ambas são difíceis de serem distinguidas. Outra causa possível para o reduzido número de *R. percellens* (e elevado número de *R. horkelii*) nos meses em questão pode estar relacionada com a profundidade e ou com o local de coleta, pois exceto em setembro/08, as amostras desses demais meses provêm das maiores profundidades amostradas (entre 45 e 50 m), todas nas proximidades do município de Ilhabela. Entretanto, a distribuição de ambas as espécies alcança os 100 m de profundidade (LESSA, 1982; McEACHRAN & CARVALHO, 2002), o que torna necessário mais estudos para esclarecer a menor ocorrência de *R. percellens* nas proximidades de Ilhabela.

A concentração observada de 93,7% dos exemplares entre 15 e 30 m de profundidade confirma a preferência da espécie por águas rasas, como constatado por outros autores (YOKOTA, 2005; BARBOSA, 2006; YOKOTA & LESSA, 2006 e GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008), com coletas de *R. percellens* principalmente em profundidades abaixo dos 15 m. Martins (2001) capturou *R. percellens* apenas abaixo dos 25 m e nenhum até os 40 m de profundidade.

No sul do Brasil, Lessa (1982) observou que a população de *R. horkelii* esteve bem distribuída abaixo dos 60 m de profundidade, com predomínio de grávidas, neonatos e juvenis entre zero e 20 m; enquanto que somente os adultos foram capturados entre 80 e 100 m de profundidade. Isto também foi constatado para a mesma espécie no litoral norte de São Paulo por Ponz-Louro (1995), que constatou predomínio de jovens e nas águas abaixo dos 20 m de profundidade. A preferência por águas rasas (abaixo dos 5 m de profundidade) também foi verificada para *R. cemiculus* (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994), que é raramente encontrada em profundidades próximas dos 100 m.

Le Cren (1951) ressalta que a relação peso-comprimento pode dar indicações de eventos na história de vida, como a ocorrência da maturidade. Lessa (1982) argumentou que, no estabelecimento de relações peso-comprimento, as fêmeas adultas devem ser consideradas separadamente, pois o peso de seus órgãos genitais pode causar diferenças significativas. Seguindo esta mesma linha de raciocínio, Motta (2001) conclui que a ausência de diferenças na relação peso-comprimento do cação-frango *Rhizoprionodon lalandii* pode estar relacionada à baixa captura de fêmeas adultas.

Corroborando as tendências apontadas acima por Le Cren (1951) e Lessa (1982) e o observado por Motta (2001), foi observada ausência de diferença entre as relações peso-comprimento de ambos os sexos de *R. percellens* no presente trabalho, que teve baixa captura de fêmeas de adultas. Entretanto, para esta mesma espécie Barbosa (2006) obteve relações peso-comprimento diferentes entre os sexos, apesar da baixa captura de fêmeas de adultas.

Nos Rhinobatidae, relações peso-comprimento semelhantes entre os sexos também foram observadas em *R. horkelii* por Lessa (1982) e em *Z. xyster* por Mejía-Falla *et al.* (2006). Já em *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007), *R. rhinobatos* (ISMEN *et al.*, 2007), *R. hynnicephalus* por (KUME *et al.*, 2009) e em *Z. brevirostris* (BATISTA, 1987) as relações peso-comprimento diferiram entre os sexos.

## 7.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade

### 7.2.1. Machos

Nos elasmobrânquios machos, o aparelho reprodutor é formado por órgãos pares e de tamanhos equivalentes (WOURMS, 1977) e, segundo Henningsen *et al.* (2004), isto se repetiria em todas as espécies. O arranjo e a disposição desses órgãos observado em *R. percellens* seguem o padrão freqüentemente observado para tubarões (e.g.: *Prionace glauca*, PRATT, 1979) e raias (e.g.: *Psammobatis extenta*, BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002).

Em *R. percellens*, os testículos dos machos adultos são do tipo lobular ou composto, como descrito por Hoar (1969) e definido para as raias por Pratt (1988). Neste tipo de testículo, o órgão epigonal é reduzido a uma fina camada envolvendo o tecido testicular (PRATT, 1988), como encontrado em *R. horkelii* por Lessa (1982) e em *R. percellens*.

A breve descrição do desenvolvimento e do crescimento dos testículos, epidídimos e cláspes conforme a maturação sexual dos animais apresentada por Carrier *et al.* (2004) corrobora a observada neste estudo. Lessa (1982) também descreve macroscopicamente, além de microscopicamente, a evolução das estruturas que compõe o aparelho reprodutor de *R. horkelii*, que é como a observada em *R. percellens*.

Na diferenciação macroscópica dos ductos espermáticos, de acordo com Wourms (1977) e como verificado para *R. percellens*, eles se tornam extremamente convolutos, sendo que a glândula de Leydig geralmente se encontra encaixada no tecido hepático. O aumento gradual do diâmetro (ou calibre) dos ductos espermáticos descrito por Pratt (1979) para *P. glauca* é semelhante ao observado em *R. percellens*.

Cláspes e suas glândulas são caracteres sexuais secundários dos Chondrichthyes (WOURMS, 1977). A estrutura e o grau de calcificação do esqueleto de sustentação dos cláspes é altamente variável com diferenças espécie-específicas, sendo que nos Rhinobatidae a calcificação dos cláspes é suave

(GOMES<sup>3</sup>, *comun. pess.*), o que, mesmo nos adultos pode dificultar a correta avaliação da rigidez dos cláspes. Como utilizado na descrição apresentada, nas escalas de maturidade de diversos Rhinobatidae, a classificação dos cláspes inclui a calcificação parcial (e.g.: *T. fasciata*, MARSHAL *et al.*, 2007; *R. rhinobatos*, ENAJJAR *et al.*, 2008; *R. percellens*, GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008). Nas raia da família Rajidae, por exemplo, a calcificação dos cláspes é acentuada e estes geralmente são classificados apenas em flexíveis e rígidos (ou não calcificados e calcificados) (e.g.: *P. extenta*, BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002; *Atlantoraja cyclophora*, ODDONE & VOOREN, 2005).

Em muitas espécies de elasmobrânquios existem espinhos ou ganchos extremidade do cláspes, visíveis apenas quando esta é tensionada. Eles são responsáveis por marcas deixadas na parede interna dos úteros das fêmeas. Como descrito em *R. horkelii* por Lessa (1982), os cláspes de *R. percellens* também não têm nenhuma estrutura semelhante. O alargamento da extremidade dos cláspes de *R. percellens* também foi descrito por Izzo & Gillanders (2008) para *T. fasciata*.

Daniel (1934) descreveu que as paredes das glândulas dos cláspes ou sifões são musculares e que sua função deveria estar relacionada com a passagem de espermatozoides pelos cláspes. Pratt (1979) detalhou que nos tubarões os sifões são bombas musculares sub-dérmicas que fornecem força propulsora durante a ejaculação. Para LaMarca (1964) e Lacy (2005), nas raia as glândulas dos cláspes são apenas glândulas, e não bombas musculares, contribuindo com a ejaculação através da secreção de fluido lubrificante, que seria expelido por ação da musculatura ao redor dela. A natureza glandular ou muscular desta estrutura em *R. percellens* não foi investigada neste trabalho mas optou-se por sua denominação como glândula do cláspes por ser este o termo utilizado para as raia.

Sabe-se que o desenvolvimento dos lóbulos testiculares está intimamente ligado à maturação sexual; estes, de acordo com Engel & Callard (2005), além da espermatogênese, também têm como função a produção de hormônios, igualmente relacionados com a maturação sexual. Como a produção desses hormônios está vinculada ao desenvolvimento dos testículos e de seus lóbulos, pode haver certo atraso na maturação de todo o aparelho reprodutor, com algumas estruturas maturando após outras. Fonteles-Filho (1989) ressalta que é importante que se faça

---

<sup>3</sup> GOMES, U.L., Laboratório de Ictiologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

a distinção entre maturidade fisiológica (presença de gametas maduros) e maturidade funcional (capacidade real de liberação bem sucedida dos gametas), sendo que a primeira ocorre antes da segunda. Desta forma, apesar de Pratt (1979) recomendar a utilização da capacidade de produção de espermátóforos para determinar a maturidade, considera-se que a condição dos cláspes também deve ser utilizada, para evitar casos em que a maturidade funcional ainda não foi atingida. Driggers *et al.* (2004) desconsideraram a presença de esperma como indicativo de maturidade, pois sua produção pode ser iniciada antes mesmo dos cláspes estarem suficientemente calcificados para a cópula.

### 7.2.2. Fêmeas

Ao contrário dos machos que geralmente têm gônadas pares, nas fêmeas dos elasmobrânquios os ovários podem ser pares (como na maioria das raias) ou únicos, neste último caso, o outro ovário pode estar atrofiado ou ausente (CARRIER *et al.*, 2004, LUTTON *et al.*, 2005). Wourms (1977) reconheceu que eles podem ter formato e estrutura variáveis, e Pratt (1988) distinguiu dois tipos principais de ovários, internos ou externos. Em *R. percellens*, os ovários são do tipo externo, simétricos e ambos funcionais, como em outros Rhinobatidae (e.g.: *R. horkelii*, LESSA, 1982; *R. hynnicephalus*, WENBIN & SHUYUAN, 1993; *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; *Z. exasperata*, VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995; *A. rostrata*, KYNE & BENNETT, 2002; *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; *T. fasciata*, MARSHALL *et al.*, 2007; *R. rhinobatos*, ISMEN *et al.*, 2007).

Apenas Lessa (1982) apresenta a descrição do formato dos ovários, que são aproximadamente triangulares nas *R. horkelii* adultas. Observou-se que em *R. percellens* o formato e o tamanho dos ovários variaram muito de acordo com o estágio de desenvolvimento dos ovócitos, como descrito por Daniel (1934). Nas fêmeas adultas de *R. percellens* (exceto nas do estágio C\*), o formato dos ovários também foi próximo de um triângulo. Nas jovens (estádios A e B), o formato dos ovários foi dominado pelos órgãos epigonais, que em *R. horkelii*, de acordo com Lessa (1982), pode atingir a metade do volume dos ovários.

Wourms (1977) destaca que os ovidutos aparecem cedo na ontogenia dos elasmobrânquios e, a partir de um tubo simples, passam por diferenciação regional,

relacionadas às funções específicas e ao padrão reprodutivo da espécie. Pratt (1979) e Carrier *et al.* (2004) descrevem que as extremidades anteriores dos ovidutos estão unidas formando óstio único e Wourms (1977) admite que possam haver exceções, com espécies onde os dois óstios são mantidos. Este parece ser o caso de *R. percellens*, visto que as extremidades anteriores de cada oviduto eram independentes. Óstios independentes não foram observados em *R. horkelii* (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986) e em *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007), que apresentam óstio único. Nos demais trabalhos com reprodução de Rhinobatidae não há informações sobre esta estrutura.

Há muita discussão acerca da nomenclatura a ser usada para a glândula formada na região anterior dos ovidutos dos elasmobrânquios. Hamlett *et al.* (1999) recomendam a utilização do termo glândula do oviduto, por se referir à todos os tipos possíveis de glândulas, sejam da casca ou nidamentais, a partir do fato de que todas são derivadas do oviduto. A adoção do termo glândula nidamental para *R. percellens* é adequada, pois nidamental é derivado de *nidus* L. (=ninho) e se refere à fina cápsula que cobre os ovos (HAMLETT *et al.*, 1998b).

Microscopicamente, as glândulas nidamentais (ou do oviduto) apresentam quatro zonas distintas (HAMLETT *et al.*, 1999), que nem sempre são visíveis macroscopicamente. Lessa (1982) distinguiu macroscopicamente, além de microscopicamente, três porções de coloração diferente em *R. horkelii*, clara, escura e amarelada, respectivamente apical, média e terminal. Do mesmo modo, em *R. percellens* são visíveis três zonas, mas zona apical escura, média clara e terminal amarelada. Em oposição, Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) descrevem histologicamente apenas duas zonas nas glândulas nidamentais de *R. percellens*, uma secretora de albumina e outra da casca. Não é possível avaliar a importância nem a significância dessa diferença na coloração das glândulas nidamentais entre essas duas espécies sem a realização de estudos histológicos e histoquímicos comparativos específicos.

Como vivíparos lecitotróficos, os ovos dos Rhinobatidae são temporariamente envoltos por uma cápsula fina e maleável, também chamada de vela (DANIEL, 1934; LESSA, 1982; HAMLETT *et al.*, 1999; HAMLETT *et al.*, 2005a), secretada pelas glândulas nidamentais. Elas podem envolver apenas um ovo (*e.g.*: *Pristiophorus cirratus*, HAMLETT *et al.*, 2005a) ou vários ovos, como observado em *R. percellens* e nos demais Rhinobatidae. Este tipo de cápsula permanece somente no início do

desenvolvimento embrionário, que é completado com os embriões livres no interior dos úteros. Segundo Daniel (1934), em *Squalus sucklii* a cápsula permanece até a absorção das brânquias externas. Já Lessa *et al.* (1986) verificaram que a ruptura da vela em *R. horkelii* marca o início do desenvolvimento embrionário após o período de letargia do ovo.

Outra função atribuída à glândula nidamental é o armazenamento de esperma para a fertilização dos ovócitos, ou seja, esta funcionaria como receptáculo seminal e seria o sítio da fecundação (WOURMS, 1977; HAMLETT *et al.*, 1999; DeULIIS & PULERÀ, 2007). Entretanto, Hamlett *et al.* (1998b) consideraram a possibilidade de que o que têm sido descrito como 'armazenamento' de esperma na glândula nidamental sejam apenas registros de sua 'ocorrência', visto que eles devem se mover anteriormente no oviduto para fertilizar os ovos antes de serem encapsulados. Seja armazenado ou apenas presente na glândula nidamental, isto vem sendo estudado por diversos autores, com resultados afirmativos (e.g.: *P. glauca*, PRATT, 1978; *R. horkelii*, LESSA *et al.*, 1986; *Mustelus canis*, CONRATH & MUSICK, 2002) e negativos (e.g.: *R. wallacei*, WALMSLEY-HART *et al.*, 1999; *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; *R. percellens*, GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008).

Lessa *et al.* (1986) comprovaram que há armazenamento de esperma na glândula nidamental de *R. horkelii*; além disso, esses autores descrevem um período de cópula bem definido para a espécie, após o qual todas as fêmeas adultas ficam grávidas. Questiona-se a necessidade do armazenamento de esperma em *R. horkelii* devido ao fato da espécie ter período de cópula definido e se o esperma descrito como armazenado não estaria apenas presente na glândula para a fecundação dos ovócitos. Todavia, a realização de estudos específicos é necessária.

Hamlett & Hysell (1998) associaram o modo de reprodução da espécie com as adaptações dos úteros para sustentar os embriões durante a gestação. Apesar da dependência exclusiva do vitelo para o desenvolvimento embrionário, nos vivíparos lecitotróficos o útero funciona como membrana respiratória; ele tem espessura reduzida e é altamente vascularizado para facilitar a difusão dos gases entre o sangue materno e o lúmen uterino (WOURMS, 1977; HAMLETT *et al.*, 1998a). Wenbin & Shuyuan (1993) e Hamlett *et al.* (1998a) descreveram numerosas dobras no lúmen dos úteros de *R. hynnicephalus* e *R. lentiginosus*, respectivamente, que, de acordo com Hamlett *et al.* (1998a) acomodam trocas iônicas e gasosas. Em *R. percellens* pode ocorrer o mesmo, pois também foram observadas dobras no

interior do útero de fêmeas que não estavam grávidas. A mesma situação foi observada por Girard & Du Buit (1999) para os tubarões vivíparos lecitotróficos *C. squamosus* e *C. coelolepis*.

Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) descreveram as dobras observadas no lúmen dos úteros de *R. percellens* como trofonemas e que então haveria contribuição à lecitotrofia por histotrofia (secreção de “leite” uterino, rico em proteínas e lipídios; WOURMS, 1977). Dulvy & Reynolds (1997) classificaram os Rhinobatidae como matrotrofos (vitelo com histotrofia adicional), a partir das possibilidades levantadas e não confirmadas por Abdel-Aziz *et al.* (1993) e Wenbin & Shuyuan (1993), de que as dobras uterinas de *R. rhinobatos* e *R. hynnicephalus*, respectivamente, estariam cobertas por células glandulares secretoras.

Trofonemas não são apenas dobras uterinas cobertas por células glandulares secretoras, mas sim apêndices intra-uterinos glandulares longos e achatados (WOURMS, 1977; 1981). Acredita-se que as conclusões de Dulvy & Reynolds (1997) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) tenham sido equivocadas, pois não há registros confirmados de trofonemas entre os Rhinobatidae, apenas de dobras no interior dos úteros e diversas confirmações de lecitotrofia obrigatória, que é característica da família (e.g.: *R. horkelii*, LESSA *et al.*, 1986; *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; *Z. exasperata*, VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995; *R. lentiginosus*, HAMLETT *et al.*, 1998a; *R. rhinobatos*, ENAJJAR *et al.*, 2008). Nenhuma estrutura observada no lúmen dos úteros das fêmeas adultas de *R. percellens* era semelhante ou próximo de um trofonema.

As características e a morfologia da vagina corroboram o que foi descrito por Daniel (1934), que a relacionou com a morfologia dos cláspes. Segundo ele, nas espécies em que os cláspes têm ganchos para fixação, a parede do útero e da vagina é espessada; isto não ocorre naquelas sem ganchos nos cláspes, como *R. percellens*, sem espessamento na vagina.

No presente estudo, observou-se que em *R. percellens*, a vitelogênese e a gestação ocorrem em momentos diferentes, ou seja, os ciclos ovariano e uterino não são concomitantes. Os ovários com ovócitos pré-ovulatórios (estádio C\*) e os úteros das grávidas (estádios D e E) são volumosos, ocupando tanto espaço na cavidade abdominal que causam arredondamento externo no animal; desta forma, imagina-se que isto impeça que sejam simultâneos nesta espécie, semelhante como em *A. rostrata* (KYNE & BENNETT, 2002) e *Z. exasperata* (VILLAVICENCIO-GARAYZAR,

1995). Entretanto, o acúmulo de vitelo nos ovócitos junto com o desenvolvimento embrionário ocorre nos Rhinobatidae, como *R. horkelii* (LESSA, 1982), *R. cemiculus* (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994), *R. rhinobatos* (ISMEN *et al.*, 2007; ENAJJAR *et al.*, 2008), *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007). Esta estratégia permite que logo após o parto já ocorra cópula, ovulação, fecundação e início da próxima gestação, padrão que, segundo Kyne & Bennett (2002), pode ser necessário para espécies com segregação sexual, facilitando atividade reprodutiva ao longo do ano. Como nas populações de *R. percellens* dos litorais do nordeste do Brasil e da Colômbia a vitelogênese é concomitante com a gestação (YOKOTA, 2005; BARBOSA, 2006; GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008), o que não ocorre na população desta mesma espécie no litoral de São Paulo, acredita-se que esta estratégia possa ser modulada de acordo com as condições ambientais.

Apenas em alguns trabalhos a separação das fêmeas grávidas das adultas foi feita na escala dos estádios de maturidade (e.g.: *C. squamosus* e *C. coelolepis*, GIRARD & DU BUIT, 1999; *A. rostrata*, KYNE & BENNETT, 2002; *T. fasciata*, MARSHALL *et al.*, 2007; *R. percellens*, GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008), pois a maioria considera todas as fêmeas adultas em conjunto (e.g.: *P. glauca*, PRATT, 1978; *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; *R. rhinobatos*, ISMEN *et al.*, 2007 e ENAJJAR *et al.*, 2008). Alternativamente, Lessa *et al.* (1986) utilizaram as classes de tamanho ao invés de estádios de maturidade ao fazer considerações sobre a ocorrência de grávidas.

Quanto aos critérios utilizados na separação dos estádios de maturidade, Isaac-Nahum *et al.* (1983) concluíram que é necessário associar observações macroscópicas e microscópicas, para estes sejam representativos da dinâmica reprodutiva da espécie. A realização de cortes histológicos necessita de material obtido de exemplares frescos, que não tenham passado por congelamento (ZARA<sup>4</sup>, *comun. pess.*), o que muitas vezes dificulta a conciliação da histologia com amostragem dependente da pesca, pois os animais são conservados congelados a bordo. Nos Rhinobatidae, apenas Lessa *et al.* (1986), Kume *et al.* (2007) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) associaram observações macroscópicas e microscópicas em seus estudos de biologia reprodutiva de *R. horkelii*, *R. hynnicephalus* e *R. percellens*, respectivamente.

---

<sup>4</sup> ZARA, F.J., Laboratório de Morfologia de Invertebrados, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Campus Experimental do Litoral Paulista, São Vicente, SP, Brasil.

Talvez pela dificuldade de obtenção de material adequado para histologia, grande parte dos autores, como Girard & Du Buit (1999), utilize apenas aspectos macroscópicos do trato genital nas escalas dos estádios de maturidade, como tamanho, formato, larguras e etc. Alguns autores consideram apenas aspectos macroscópicos dos órgãos internos (e.g.: MARSHALL *et al.*, 2007), outros apenas dos órgãos externos – os cláspes dos machos (e.g.: CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; KYNE & BENNETT, 2002; MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; ISMEN *et al.*, 2007), enquanto que a maioria associa ambos (e.g.: PONZ-LOURO, 1999; GIRARD & DU BUIT, 1999; WALMSLEY-HART *et al.*, 1999; BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002; ENAJJAR *et al.*, 2008), como foi feito para *R. percellens*. Muitos destes trabalhos apresentam breves descrições macroscópicas das características do aparelho reprodutor de cada estágio de maturidade, todavia, nenhuma das descrições é acompanhada por fotos específicas mostrando a condição de cada estrutura nos estádios considerados, como as apresentadas neste trabalho.

Estudos de reprodução envolvendo observações macro e microscópicas são comuns com peixes ósseos, muitas vezes suas escalas de maturidade são utilizadas comparativamente com as dos elasmobrânquios. Entretanto, deve haver cautela, pois apesar de conjuntamente eles serem considerados “peixes”, os dois grupos apresentam diferenças biológicas marcantes. Por exemplo, Isaac-Nahum *et al.* (1983) e Vazzoler (1996) também descrevem o estágio B como “em maturação”, porém já o consideram como adulto e não como sub-adulto ou intermediário, como é comum nos elasmobrânquios. Esta diferença deve ser considerada no cálculo de alguns parâmetros utilizados nos estudos de reprodução, como os detalhados por Vazzoler (1996).

A ausência de um caractere sexual secundário externo nas fêmeas, como os cláspes dos machos, dificulta a avaliação da maturidade sexual a partir de caracteres externos, como salientado por Henningsen *et al.* (2004). Pratt & Casey (1990) consideraram que mesmo internamente, a maturidade sexual nas fêmeas é óbvia apenas quando há gravidez, pois úteros flácidos e ovócitos grandes constituem apenas indícios da maturidade sexual.

Externamente, a partir da observação dorsal das *R. percellens* adultas, foi possível a distinção dos estádios de maturidade. O arredondamento dorsal e a proeminência da cavidade abdominal permitiram a separação das fêmeas gestantes (estádios D e E) das com parto recente, por exemplo. A detecção do estágio por

observação externa, como a identificação de fêmeas gestantes, é importante para a liberação de animais vivos logo após a captura. Marshall *et al.* (2007) propuseram a liberação de jovens de *T. fasciata* com base em caracteres externos. Juntamente com os jovens, a sobrevivência de fêmeas em reprodução também é necessária para a manutenção da população (VOOREN & KLIPPEL, 2005).

Segundo Walker (2005), se as peculiaridades dos ciclos reprodutivos das espécies de Chondrichthyes não forem reconhecidas, elas podem levar à suposições incorretas. Ele dá destaque à condição das fêmeas adultas, que com frequência são classificadas incorretamente se adultas, grávidas ou paridas; definições claras para a distinção dessas três condições de maturidade são fundamentais na investigação da dinâmica de uma população, pois estão relacionadas com o tempo e a periodicidade da ovulação e do parto.

### 7.3. Biologia Reprodutiva

#### 7.3.1. Machos

O intervalo de CT em que ocorre a maturação sexual parece ser característica de cada espécie, com certa similaridade para os Rhinobatidae, nos quais ocorre entre 60 e 80% do CT máximo observado (e.g.: KYNE & BENNETT, 2002; ISMEN *et al.*, 2007; MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; MARSHALL *et al.*, 2007; ENAJJAR *et al.*, 2008; KUME *et al.*, 2009). O início do processo de maturação sexual está relacionado às funções hormonais individuais, dependentes de fatores genéticos, mas influenciadas por características do ambiente onde o animal vive, como a disponibilidade de alimentos e a temperatura da água. Tais variações implicam na existência de uma faixa de tamanhos em que os indivíduos atingem a maturidade nos diferentes ciclos de reprodução, bem como entre populações (FONTELES-FILHO, 1989; KUME *et al.*, 2009).

Em estudos com *R. percellens* no litoral do Rio Grande do Norte foram registrados 432 mm de CT para o menor macho adulto (BARBOSA, 2006) e entre 396 e 450 mm de CT o intervalo de CT que ocorre a maturação dos machos (YOKOTA, 2005). Com estes CTs, os exemplares utilizados no presente estudo ainda eram imaturos ou em maturação, já que o menor adulto tinha 489 mm de CT. É sabido que a temperatura do ambiente influencia o metabolismo, que é mais acelerado em populações de águas quentes do que das de águas frias. Essa diferença é comumente observada pela diferença do tamanho de maturação entre populações de águas quentes e frias (e.g.: VAZZOLER, 1971; COLONELLO *et al.*, 2007; ODDONE *et al.*, 2007). Este alcance da maturidade sexual após 50% do CT máximo reflete uma das características dos elasmobrânquios como animais K-estrategistas: a maturidade sexual tardia.

Quanto à distribuição temporal dos estádios, a presença simultânea e permanente de todos os estádios de machos de *R. percellens*, com predomínio dos imaturos foi verificada no Rio Grande do Norte por Barbosa (2006) e na Colômbia por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008); já Costa & Chaves (2006) e no presente trabalho, houve predomínio dos adultos. Nos dois trabalhos com predomínio de imaturos, as amostras são provenientes de águas rasas, abaixo dos 20 m de profundidade,

águas que são comumente ocupadas pelos primeiros estágios do ciclo de vida; apesar de terem utilizados amostras obtidas abaixo dos 20 de profundidade, Costa & Chaves (2006) também verificaram predomínio de adultos, como no presente trabalho, dando indícios da baixa frequência de imaturos no Sudeste do Brasil.

Tanto na relação do CT com peso do aparelho reprodutor como com o peso dos testículos houve incremento de peso em relação ao desenvolvimento do animal. Em ambos os casos, entre 600 e 650 mm de CT nota-se que o aumento acentua-se, o que, segundo as observações de Ponz-Louro (1995), seriam ferramentas adicionais na caracterização do intervalo de CT que ocorre a transição entre os jovens e adultos.

Por terem tendências lineares, os incrementos do comprimento e da largura dos testículos, do diâmetro do maior lóbulo testicular e da largura dos epidídimos com o aumento do CT mostram que o crescimento destas estruturas está relacionado com o crescimento do animal, e não apenas com a maturidade sexual. O crescimento dos testículos de *R. productus* em comprimento também foi gradual e com tendência linear (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007). Pratt (1978) destaca que em casos de aumento linear, sem inflexões (ou “stanzas”), essas relações do testículo e do epidídimo com o CT são de pouca ou nenhuma valia para a determinação do alcance da maturidade.

Nos *R. horkelii* adultos, Lessa (1982) encontrou variação mensal do peso dos testículos, devido à liberação do esperma para os dutos deferentes, na época de cópula. É possível que isto ocorra em *R. percellens*, pois a frequência da presença de esperma nos machos do estágio C foi variável. Kume *et al.* (2009) encontraram esperma nos dutos deferentes de *R. hynnicephalus* apenas nos meses de julho e agosto, o que coincidiu com o pico da espermatogênese nos testículos.

O perfil do crescimento dos cláspes de *R. percellens* em função do CT obtido no presente estudo se assemelha ao encontrado para esta espécie por Barbosa (2006) somente no que diz respeito ao formato sigmóide, pois o tamanho dos animais é diferente. Barbosa observou que a partir de 440 mm de CT todos os indivíduos apresentam cláspes rígidos, enquanto que neste trabalho é próximo deste CT que tem início a segunda fase de crescimento dos cláspes, durante a qual crescem acentuadamente em comprimento e enrijecem, caracterizando o processo de maturação sexual. Desta forma, a população de *R. percellens* estudada por Barbosa inicia o processo de maturação sexual em menores tamanhos que a

população do litoral do Estado de São Paulo. Como a representatividade de machos entre 400 e 500 mm de CT foi baixa, Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) não incluíram informações acerca do crescimento dos cláspes de *R. percellens* em seu estudo.

Lessa (1982) também considerou os cláspes dos embriões ao traçar o perfil de seu crescimento em função do CT, que em *R. horkelii* ocorre em quatro fases, pois a velocidade de crescimento dos cláspes dos imaturos é maior do que a dos embriões, o que aparentemente não acontece em *R. percellens*. Como observado em *R. percellens*, em *R. cemiculus* Capapé & Zaouali (1994) também verificaram que os cláspes crescem alometricamente durante toda a vida do animal, exibindo também três fases de crescimento distintas. Kyne & Bennett (2002) ressaltaram que em *A. rostrata* a 3ª fase de crescimento inclui em seu limite inferior alguns indivíduos sub-adultos ou em maturação (estádio B), como em *R. percellens*.

A respeito da 2ª fase de crescimento dos cláspes, Márquez-Farías (2007) e Marshall *et al.* (2007) dão destaque ao aumento da velocidade de crescimento dos cláspes nesta fase; que em *T. fasciata* é cerca de 20 vezes maior que a do crescimento em CT.

Em *R. rhinobatos* (ENAJJAR *et al.*, 2008), a mudança da 1ª para a 2ª fase de crescimento dos cláspes em função do CT é menos acentuada que nas outras espécies de Rhinobatidae. Os cláspes de *R. hynnicephalus* (KUME *et al.*, 2009) crescem continuamente com a mesma velocidade de crescimento, sem a estabilização típica na fase adulta, como *Prionace glauca* (PRATT, 1979), *Atlantoraja castelnaui* (ODDONE *et al.*, 2008), *A. platana* (ODDONE & AMORIM, 2008), o que, segundo Pratt (1979), reduziria sua utilidade na determinação do alcance da maturidade.

Nos elasmobrânquios, Girard & Du Buit (1999) descreveram que a relação entre o comprimento dos cláspes e o CT pode assumir diversas formas, de linear a sigmóide, mas que em todas as espécies a transição entre o menor maduro e o maior imaturo é caracterizada por variações significativas no tamanho dos cláspes.

A estabilização na fase adulta e a presença de inflexões no perfil de crescimento dos cláspes têm sido observadas em muitas espécies, *e.g.* *Raja wallacei* e *R. pullopunctata* (WALMSLEY-HART *et al.*, 1999), *R. lalandii* (MOTTA, 2001), *Psammobatis extenta* (BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002), *M. canis* (CONRATH & MUSICK, 2002) e *C. acronotus* (DRIGGERS *et al.*, 2004).

Nas raias dos gêneros *Atlantoraja* e *Rioraja*, Oddone (2007) relacionou o desenvolvimento da maturidade dos machos com o aumento da glândula do cláspere. Ela observou que os perfis do desenvolvimento dos clásperes e de suas glândulas em função do CT de cada espécie são semelhantes. Em *Rioraja agassizi*, ambos apresentaram estabilização do crescimento na fase adulta, o que não ocorreu nas três espécies do gênero *Atlantoraja* (*A. platana*, *A. castelnaui* e *A. cyclophora*). Em *C. acronotus*, ambos os perfis são semelhantes (DRIGGERS *et al.*, 2004). Mas em *R. percellens* os perfis são diferentes, pois ao contrário do observado nos clásperes, não houve estabilização do crescimento da glândula do cláspere na fase adulta, indicando que esta continua a crescer com a mesma velocidade após o alcance da maturidade.

Como verificado nos machos de *R. percellens*, paridade ou simetria funcional dos aparelhos reprodutores é padrão nos elasmobrânquios machos (WOURMS, 1977) e já foi descrito para os Rhinobatidae (*e.g.*: *R. horkelii*, LESSA, 1982; *A. rostrata*, KYNE & BENNETT, 2002; *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; *R. percellens*, GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008; *R. rhinobatos*, ENAJJAR *et al.*, 2008) e para outras espécies de raias (*e.g.*: *P. extenta*, BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002; *R. agassizi*, ODDONE *et al.*, 2007).

### 7.3.2. Fêmeas

A diferença de cerca de 80 mm de CT entre a menor fêmea adulta e a menor grávida podem demonstrar que, em termos de CT, o alcance precoce da maturidade não seja favorável, visto que maturidade sexual tardia é uma das características dos estrategistas K. É possível que as fêmeas adultas menores que a menor fêmea grávida ainda não estejam funcionalmente maduras, de acordo com a definição de Fonteles-Filho (1989) para maturidades fisiológica e funcional. Mesmo a partir do CT da menor grávida, fêmeas adultas não grávidas (estádio C) co-ocorreram com fêmeas em reprodução (estádios C\* a F), tanto em termos de classes de CT como temporalmente, sugerindo que possa haver certo período de descanso ou intervalo entre um ciclo e outro, pelo menos individualmente.

Também em *R. percellens*, Yokota (2005), Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) observaram intervalos de 20 a 70 mm de CT entre a menor adulta e a

menor grávida. Observações semelhantes foram feitas para outras espécies de Rhinobatidae (e.g.: 100 mm de CT em *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; 30 mm de CT em *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007), apenas em *R. rhinobatos* a menor fêmea grávida foi a menor adulta (ENAJJAR *et al.*, 2008). Em nenhum dos trabalhos com reprodução de Rhinobatidae essa diferença de tamanho foi discutida.

Lessa *et al.* (1986) encontraram apenas quatro fêmeas adultas não grávidas em 4800 capturadas, o que em conjunto com outras observações, os permitiu considerar que as fêmeas estariam sempre grávidas, exceto pelo curtíssimo intervalo de tempo entre o parto e o início da próxima gravidez, o que parece não ser o caso de *R. percellens*.

Apesar de todos os estádios de maturidade terem sido capturados na área de estudo, a similaridade de suas proporções entre os primeiro e segundo anos de coleta foi baixa, mostrando que a ocorrência dos estádios na área de estudo não é constante, mas que co-ocorrem temporalmente. A falta de padrão definido da presença dos estádios também dá indícios de que a utilização do litoral paulista para a reprodução não seja tão bem definida, ao contrário do descrito por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) para a mesma espécie na Colômbia. No Brasil, Costa & Chaves (2006) puderam concluir que o litoral do Paraná e de Santa Catarina é habitado principalmente por fêmeas adultas não grávidas e que a gestação e o parto não ocorrem na área por eles estudada. No litoral do Rio Grande do Sul, o ciclo reprodutivo de *R. horkelii* foi bem estudado e é marcado por migrações periódicas bem definidas (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986).

O aumento de cerca de quatro ordens de magnitude do peso do aparelho reprodutor conforme o crescimento das fêmeas demonstra que o desenvolvimento de seus órgãos é evidente, apesar do relativo pequeno tamanho da cavidade abdominal, como salientado para *R. horkelii* por Lessa (1982). A diferença observada no peso do aparelho reprodutor dos estádios C\*, D e E em relação aos estádios C e F revela a influência da vitelogênese e da gestação sobre o aparelho reprodutor, como descrito por Wourms (1977). Vitelogênese é o processo de acúmulo de substâncias de reserva (vitelo) no citoplasma da célula para utilização futura na alimentação do embrião; nesta fase, o crescimento citoplasmático é acelerado (ISAAC-NAHUM *et al.*, 1983).

Henningsen *et al.* (2004) consideraram que a transição para maturidade nas fêmeas pode ser avaliada pelo desenvolvimento dos ovários, glândulas nidamentais e úteros, justamente como estudado em *R. percellens*.

O desenvolvimento dos ovários é acompanhado por crescimento em comprimento e largura e aumento em peso, decorrente da proliferação e do desenvolvimento dos ovócitos. Os reflexos do avanço da vitelogênese nas dimensões dos ovários são maiores na largura do que no comprimento provavelmente devido à presença do órgão epigonal. Lessa (1982) observou que nas adultas este órgão é bem desenvolvido nas adultas e que diminui de volume conforme o avanço da vitelogênese, podendo ser ocultado pelos ovócitos maduros. Essa redução do órgão epigonal mascara de certa forma o aumento em comprimento do ovário com a vitelogênese, o que não acontece com a largura. Numa mesma classe de CT, os ovários dobram em largura quando comparadas fêmeas no início da vitelogênese (estádio C) com fêmeas no final da vitelogênese (estádio C\*), cujos ovários estão repletos de ovócitos pré-ovulatórios. Se existente, a variação em comprimento entre o início e o término da vitelogênese é pequena.

Semelhante ao observado para o peso do aparelho reprodutor em conjunto, o peso dos ovários aumenta três ordens de magnitude com seu desenvolvimento. Nas *R. percellens* adultas, num mesmo CT, o peso médio dos ovários aumenta de 5 a 12 vezes com a vitelogênese, dependendo da quantidade e do tamanho dos ovócitos formados, como postulado por Jons & Miranda (1997). O peso máximo dos ovários obtido por Barbosa (2006) foi pouco menos da metade do observado no presente trabalho, que pode ser reflexo do menor tamanho dos exemplares estudados por ela, em comparação aos do litoral paulista.

De acordo com Wourms (1977), o tamanho dos ovócitos geralmente reflete a estratégia reprodutiva da espécie, sendo que nas vivíparas lecitotróficas, como é o caso da família Rhinobatidae, os ovócitos devem conter todo o material orgânico necessário para o desenvolvimento completo dos embriões.

O aumento dos ovários em peso (e também em volume) é acentuado nas fases finais da vitelogênese, quando o acúmulo de vitelo é massivo (WOURMS, 1977; VAZZOLER, 1996). As observações microscópicas de Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) sobre o desenvolvimento dos ovócitos de *R. percellens* corroboram a afirmação anterior, pois apenas na última de quatro etapas de desenvolvimento ocorre o acúmulo dos grânulos de vitelo.

A variação do peso dos ovários ao longo do ano também foi observada por Lessa (1982) em *R. horkelii*, com aumento de abril-maio (após a ovulação) até fevereiro (próximo da próxima ovulação). Similarmente, em *Z. exasperata*, Villavicencio-Garayzar (1995) observou que o desenvolvimento ovocitário é sincronizado ao longo do ano.

A respeito da produção de ovócitos, Capapé & Zaouali (1994) observaram que eles são produzidos pelos ovários em ondas com tamanhos similares e que uma dessas ondas se desenvolve em ovócitos maduros enquanto que os demais entram em processo de atresia e degeneram. Já Lessa *et al.* (1986) verificaram que os ovócitos que permaneceram nos ovários após a ovulação são os que iniciam a vitelogênese para o ciclo seguinte. No presente trabalho apesar de terem sido observados ovócitos em diferentes tamanhos, em vitelogênese e também em atresia, sua produção não foi estudada detalhadamente. Grijalba-Bendeck *et al.*, (2008) descreveram histologicamente a produção de ovócitos em *R. percellens*. Neste estudo, os meses com maior número de ovócitos maduros também foram os com ovários mais pesados, mostrando a influência da vitelogênese acentuada para o amadurecimento dos ovócitos no peso das gônadas.

A fecundidade ovariana obtida para *R. percellens* (6,59 ovócitos) foi menor do que as registradas para *R. horkelii*, *R. cemiculus* e *R. rhinobatos* (LESSA *et al.*, 1986; CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; ENAJJAR *et al.*, 2008) e maior que a registrada para *Z. brevirostris* (PONZ-LOURO, 1995). É possível que haja relação com o tamanho da espécie com a fecundidade nos Rhinobatidae, pois *R. percellens* é menor que *R. horkelii*, *R. cemiculus* e *R. rhinobatos* e maior que *Z. brevirostris*, porém estudos específicos são necessários para verificar esta consideração. Apenas em *R. horkelii* (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986), *R. cemiculus* (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994) e *R. hynnicephalus* (KUME *et al.*, 2009) a fecundidade ovariana aumentou com o tamanho das fêmeas, ao contrário das demais espécies de Rhinobatidae estudadas até o momento.

O valor máximo observado para o MOD neste estudo é o maior registrado para *R. percellens*; já o MOD médio do estágio C\* se aproximou dos MOD máximos encontrados por Yokota (2005), Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008). Como o MOD pôde ser relacionado positivamente com o CT, talvez o maior tamanho das fêmeas capturadas no litoral de São Paulo seja responsável por esta diferença,

porém estudos mais amplos geograficamente são necessários para que isto seja verificado.

Como a utilização de informações acerca da relação gonadossomática em conjunto com dados de MOD e de ovócitos maduros aumenta as chances de reconhecimento do período de ovulação de uma determinada espécie, esta característica biológica será discutida na seção 7.3.5. *Indicadores Biológicos*.

O padrão de desenvolvimento das glândulas nidamentais de *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007) também foi gradual em relação ao crescimento em CT das fêmeas, como em *R. percellens*. O desenvolvimento gradual das glândulas nidamentais parece não ser comum a todos os elasmobrânquios, sendo gradual em *P. extenta* (BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002) e sigmóide em *C. acronotus* (DRIGGERS *et al.*, 2004), por exemplo.

Ao contrário do observado em *R. horkelii* por Lessa *et al.* (1986), em *R. percellens* não houve aumento marcante da largura das glândulas nidamentais ao longo dos meses de estudo, apenas diferenças sutis não significativas. Lessa e seus colaboradores consideraram tais diferenças como indicativo de períodos cíclicos de altas e baixas atividades glandulares, devido à sua influência no processo de reprodução.

Segundo Wourms (1977), as adaptações para a viviparidade têm profundo efeito na organização do oviduto, mesmo quando não há contribuição materna após a ovulação, como na viviparidade lecitotrófica. Uma dessas adaptações é a capacidade de alargamento para acomodar os ovos encapsulados e os embriões em desenvolvimento. Em *R. percellens* esta capacidade foi visível tanto em termos de comprimento como em largura, expandindo nas grávidas e retraindo nas paridas, também observado nesta espécie por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) e em *R. hynnicephalus* por Wenbin & Shuyuan (1993).

A funcionalidade dos ovários e ovidutos esquerdo *versus* direito varia muito entre e dentro dos grupos de elasmobrânquios (HENNINGSEN *et al.*, 2004) e aparentemente, não está relacionada com a estratégia de reprodução. A condição de ambos os ovários funcionais não é padrão para as raias vivíparas; em *Gymnura micrura*, *Dasyatis guttata* e *D. mariana*, todas vivíparas com histotrofia (trofonemas), Yokota & Lessa (2007) encontraram apenas o ovário esquerdo funcional, com o direito muito reduzido ou ausente. Entre as raias ovíparas (família Rajidae), ovários pares funcionais simétricos são comuns (*e.g.*: *Raja wallacei* e *R.*

*pullopunctata*, WALMSLEY-HART *et al.*, 1999; *P. extenta*, BRACCINI & CHIARAMONTE, 2002; *Rioraja agassizi*, ODDONE *et al.*, 2007); ovários pares assimétricos já foram registrados para algumas espécies (e.g.: *Sympterygia bonapartii*, MABRAGAÑA *et al.*, 2002; *R. agassizi*, COLONELLO *et al.*, 2007). Colonello *et al.* (2007) atribuem a assimetria a diferenças no desenvolvimento dos órgãos epigonais. Em *R. percellens*, quando havia assimetria visível entre os ovários esquerdo e direito de um exemplar, esta era devido à diferença no número de ovócitos vitelogênicos, o que também foi observado por Barbosa (2006).

### 7.3.3. Grávidas e Embriões

A baixa representatividade de fêmeas grávidas, bem como a co-ocorrência de fêmeas com ovos, embriões e paridas, não permitiram que o tempo de gestação pudesse ser determinado com precisão. A presença de fêmeas no início de gestação (com ovos encapsulados) durante duas estações do ano consecutivas torna possível a ocorrência de diapausa em *R. percellens*.

As conclusões dos demais autores que estudaram a reprodução de *R. percellens* apontam para até 12 meses de gestação, sendo de sete a oito meses de diapausa e de quatro a cinco meses de desenvolvimento embrionário (YOKOTA, 2005; BARBOSA, 2006; GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008).

Quanto à existência de diapausa no desenvolvimento embrionário e consequentemente quanto à duração da gestação, os Rhinobatidae podem ser divididos em dois grupos. No primeiro, a gestação dura 12 meses, sendo oito a nove meses de diapausa e três a quatro de desenvolvimento embrionário propriamente dito. Neste grupo estão *R. horkelii* (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986), *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007), *T. fasciata* (MARSHALL *et al.*, 2007), *R. rhinobatos* (ENAJJAR *et al.*, 2008), e *R. hynnicephalus* (KUME *et al.*, 2009). No outro grupo, têm-se espécies com menor período de gestação, entre três e cinco meses, que não exibem diapausa (e.g.: *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994, e *Z. exasperata*, VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995) ou que a realizam durante condições desfavoráveis, podendo até dobrar a duração da gestação (e.g.: *A. rostrata*, KYNE & BENNETT, 2002).

Segundo Renfree & Shaw (2000), a diapausa é vantajosa ecologicamente por permitir o prolongamento da gestação para que a cópula e o parto ocorram em períodos de condições favoráveis para a espécie. Considerando isto, Marshall *et al.* (2007) não puderam esclarecer qual a vantagem de *T. fasciata* exibir diapausa para parir no final do outono, expondo seus neonatos às baixas temperaturas do inverno. *Rhinobatos horkelii*, *R. rhinobatos* e *R. productus* prolongam a gestação através de diapausa, para que o nascimento de seus filhotes ocorra no verão ou início do outono (LESSA *et al.*, 1986; MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007; ENAJJAR *et al.*, 2008), quando condições para o crescimento e a sobrevivência possivelmente são melhores, devido às maiores temperaturas e migrações realizadas para áreas de berçário. Apesar do baixo número de grávidas (estádio E), as que carregavam embriões a termo foram capturadas entre abril e maio dos dois anos de amostragem, sugerindo que em *R. percellens* o término das gestações também ocorre no verão ou início do outono, seguindo o padrão das espécies que exibem diapausa. Com área de estudo próxima à do presente estudo, Costa & Chaves (2006) também observaram que as gestações de *R. percellens* terminam no outono, mas que os partos ocorrem fora da área por eles estudada.

A sincronia da reprodução em nível populacional entre as adultas observada por Lessa (1982) e Villavicencio-Garayzar (1995) não ocorre em *R. percellens* na área abrangida por este estudo. Tais autores observaram que praticamente todas as fêmeas adultas estão na mesma fase do ciclo reprodutivo, que elas estão sempre grávidas, pois não há intervalo entre um ciclo e outro, exceto o curto período entre o parto e a cópula. Nas *R. percellens* adultas não foi observada esta sincronia a nível populacional e parece haver algum intervalo entre os ciclos, devido à co-ocorrência de grávidas com adultas não-grávidas e, principalmente, ao predomínio do estágio C entre as adultas.

Segundo Wourms (1977), nas espécies com ciclos anuais ou bianuais bem definidos, a cópula é restrita a um curto período após o parto e seu ato consistiria em estímulo para a ovulação. Para que isto seja possível, é necessário que os ovários estejam em vitelogênese ativa durante a gestação, estando prontos para a ovulação logo após o parto, como observado em *R. cemiculus* por Capapé & Zaouali (1994).

A ausência de vitelogênese concomitante com a gestação e nas paridas foi utilizada por Driggers *et al.* (2004) como indicativo de que as fêmeas de *C. acronotus* se reproduzem bianualmente.

Nos Rhinobatidae, a proximidade da cópula após o parto, bem como a simultaneidade da vitelogênese com a gestação ocorre em algumas espécies, porém não em outras. A partir dessas diferenças, Kyne & Bennett (2002) propuseram uma divisão dos Rhinobatidae em dois grupos distintos. Os resultados do presente estudo permitem incluir *R. percellens* no primeiro grupo, juntamente com *A. rostrata* e *Z. exasperata*, nas quais a vitelogênese e a gestação não ocorrem em paralelo, sendo sazonalmente distintas. No segundo grupo, estão *R. annulatus*, *R. cemiculus*, *R. horkelii*, *R. hynnicephalus*, *R. productus*, *R. rhinobatos* e *T. fasciata*, pois nestas a vitelogênese ocorre ao longo da gestação, resultando em ovulação e cópula logo após o parto. A inclusão de *R. percellens* no primeiro grupo, corrobora o questionamento de Kyne & Bennett (2002) se esta divisão é relevante para a família como um todo, visto que no primeiro grupo têm-se três espécies de gêneros distintos.

Como as condições do ambiente são favoráveis ao ciclo sazonal e a estrutura da população não inclui segregação sexual nem migrações entre áreas produtivas, Kyne & Bennett (2002) concluíram que não há necessidade de diapausa no desenvolvimento embrionário nem de vitelogênese concomitante com a gestação em *A. rostrata*. No entanto, os autores admitem que a espécie possa modular estas características, em situações de condições ambientais desfavoráveis. Villavicencio-Garayzar (1995) destacou que a sincronia entre o período de gestação, a temperatura da água e a disponibilidade de alimento é vantagem adaptativa para o crescimento dos neonatos.

Ovos uterinos protegidos por uma fina cápsula de queratina são característicos de espécies vivíparas lecitotróficas (HAMLETT *et al.*, 2005b). Esta cápsula temporária envolve todos os ovos de cada útero nos Rhinobatidae e têm coloração variada, como marrom (*Z. exasperata*, VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995), verde (*R. percellens*, BARBOSA, 2006) e amarela (*R. percellens*, presente estudo). Conforme Lessa (1982), o rompimento da cápsula marca o final da diapausa e o início do processo de desenvolvimento embrionário em *R. horkelii*, permitindo que as trocas entre os embriões e a mãe sejam num nível mais importante. A mucosa do útero gravídico transforma-se numa membrana respiratória, regulando o transporte de água e eletrólitos, para manter a homeostase no ambiente uterino (WOURMS, 1977; HAMLETT *et al.*, 1998a).

Daniel (1934) descreveu que a cápsula temporária de *Squalus sucklii* (= *S. acanthias*) protege os embriões no início do desenvolvimento até o início da absorção das brânquias externas. Em *R. percellens* o rompimento da cápsula parece ser mais precoce, devido à presença de embriões ainda com filamentos branquiais externos já livres no útero.

Após o rompimento, Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) sugerem que a cápsula de *R. percellens* possa ser reabsorvida ou eliminada ainda durante a gestação, porém elas foram encontradas agregadas nos úteros de todas as fêmeas grávidas deste estudo e como descrito por Daniel (1934) para *Rhinobatos* sp.

Lessa (1982) observou regressão dos filamentos branquiais externos nos embriões de *R. horkelii* com 55 mm de CT e que as nadadeiras peitorais estão em processo de extensão em direção à cabeça, e que já ultrapassaram a primeira fenda branquial. Neste estágio de desenvolvimento, os embriões de *R. horkelii* são semelhantes aos de *R. percellens* com 61-62 mm de CT. Lessa (*op. cit.*) descreveu também que a partir de 110 mm de CT, os embriões já têm as características dos adultos e que tem início o acúmulo de vitelo no intestino (saco vitelínico interno). Os resultados do presente estudo corroboram esta observação, pois os embriões de *R. percellens* com 120 mm de CT já podiam ser considerados miniatura dos adultos. Situação semelhante foi descrita para *Z. brevirostris* por Batista (1991), com embriões assumindo características dos adultos a partir de 100 mm de CT.

Mesmo com poucos embriões, a redução observada do peso do saco vitelínico externo com o crescimento deles foi semelhante à observada por Lessa (1982) para *R. horkelii*, inclusive com relação à dispersão dos dados. Utilizando um índice que mostra o consumo de vitelo, Márquez-Farías (2007) obteve resultados semelhantes para *R. productus*, porém utilizando a largura e não o peso do SVE.

Como estrategistas K, os elasmobrânquios têm tipicamente fecundidade baixa, que foi em média 4,88 embriões por ninhada em *R. percellens*. Este valor médio é praticamente o dobro da fecundidade observada para a mesma espécie por Barbosa (2006). Para as outras espécies de *Rhinobatos*, observou-se a tendência descrita por Capapé & Zaouali (1994), ou seja, de relação da fecundidade com o tamanho em espécies congêneres: fecundidade maiores nas espécies maiores que *R. percellens* (e.g.: *R. cemiculus*, CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; *R. horkelii*, VOOREN *et al.*, 2005) e fecundidades semelhantes nas com tamanhos semelhantes (e.g.: *R. productus*, MÁRQUEZ-FARÍAS, 2005).

Nikolsky (1963) descreve que a fecundidade dos peixes aumenta com o crescimento do animal, tanto por redução das reservas de vitelo, por aumento na densidade do vitelo ou por aumento no volume da gônada.

Considerando o espaço disponível na cavidade abdominal, o aumento da fecundidade com o crescimento da fêmea é óbvio, pois conforme a fêmea cresce, o espaço interno de sua cavidade abdominal aumenta, resultando em mais espaço para acomodar ovócitos em vitelogênese nos ovários e para a prole nos úteros, como destacado por Enajjar *et al.* (2008).

Assim como no presente estudo com *R. percellens*, em diversas outras espécies de Rhinobatidae (e.g.: LESSA, 1982; BATISTA, 1991; CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; HENSLEY *et al.*, 1998) e de outros elasmobrânquios (e.g.: *C. coelolepis*, GIRARD & DU BUIT, 1999; *M. canis*, CONRATH & MUSICK, 2002) o aumento da fecundidade com o aumento do CT materno foi registrado. Esta característica não foi observada em *R. percellens* por Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) e em *Z. brevirostris* por Ponz-Louro (1995).

O número máximo de embriões encontrados em *R. percellens*, ou seja, treze embriões, é 2,6 vezes maior que a fecundidade máxima (cinco embriões) encontrada para esta mesma espécie por Barbosa (2005), o que também pode ser atribuído ao menor tamanho dos exemplares estudados por Barbosa (*op. cit.*). Entretanto, com esta fecundidade máxima *R. percellens* se aproxima de espécies de Rhinobatidae que atingem maiores tamanhos que ela, como *A. rostrata* com 18 embriões (KYNE & BENNETT, 2002), *R. rhinobatos* com 13 (ENAJJAR *et al.*, 2008), *R. cemiculus* e *R. horkelii*, ambas com 12 (CAPAPÉ & ZAOUALI, 1994; VOOREN *et al.*, 2005) e *Z. exasperata*, com 11 embriões (VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995).

Os tamanhos de nascimento de *R. percellens* registrados na literatura variam de 147 a 200 mm de CT (YOKOTA, 2005; BARBOSA, 2006; YOKOTA & LESSA, 2006; GRIJALBA-BENDECK *et al.*, 2008; BORNATOWSKI & ABILHOA, 2009) e o estimado no presente trabalho foi próximo do limite superior, visto que os embriões à termo tinham de 182 a 197 mm de CT. Como a relação observada entre o CT dos embriões à termo e o CT das fêmeas revelou que fêmeas maiores produzem embriões maiores, talvez o maior tamanho das fêmeas capturadas no litoral de São Paulo esteja influenciando o tamanho dos embriões, que aparentemente nascem com maiores tamanhos na área estudada neste trabalho do que nas demais áreas. Márquez-Farías (2007) considerou a possibilidade de diferenças genéticas e do

ambiente uterino na redução do tamanho de nascimento observada por ele em *R. productus*, em comparação à outros trabalhos com a mesma espécie.

Pratt & Casey (1990) notaram que existem algumas tendências com relação à fecundidade, como fêmeas maiores carregando mais embriões ou o mesmo número de embriões maiores ou ainda ambos, mais e maiores embriões. Estas tendências necessitam de confirmação para cada espécie, mas indicam que não há senescência óbvia na habilidade reprodutiva das fêmeas dos tubarões, sendo que as maiores são aparentemente as mais fecundas, justamente como observado em *R. horkelii* por Lessa (1982) e em *R. percellens* no presente estudo.

De acordo com critérios amplamente estabelecidos para áreas de berçário, Yokota & Lessa (2006), Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) consideraram que *R. percellens* utiliza as áreas por eles estudada (Caiçara do Norte, RN, Brasil e praia Salguero, Santa Marta, Colombia) como berçário. Os resultados do presente estudo não permitem que considerações sobre berçário de *R. percellens* sejam feitas para o litoral de São Paulo, considerando a região e principalmente as profundidades estudadas.

Conforme Enajjar *et al.* (2008), deve-se considerar que o uso de ovócitos pode levar à super-estimativas da fecundidade ovariana, enquanto que o uso de ovos uterinos ou embriões pode levar a sub-estimativas da fecundidade uterina, pois os ovócitos podem sofrer atresia ou degeneração (CAPAPÉ & QUIGNARD, 1975) enquanto que os embriões podem ser abortados em situações de estresse, como comumente descrito por pescadores. É necessário considerar ainda que o valor obtido para a fecundidade uterina média pode conter viés devido ao tamanho da amostra, que pode não incluir todos os CTs de fêmeas grávidas, por exemplo. Recomenda-se que as demais considerações acerca das grávidas também sejam utilizadas com cautela, pois sua baixa representatividade na amostra pode ter mascarado resultados.

#### 7.3.4. Comprimentos de Maturação

A coincidência de resultados do  $L_{50}$  dos dois métodos empregados (gráfico e aproximação algébrica) indica que ambos são adequados para sua determinação. Para o  $L_{100}$ , apesar de nos machos ter havido similaridade quanto à classe de CT dos dois métodos, a diferença dos resultados entre eles mostra a imprecisão da

aproximação algébrica. Braga<sup>5</sup> (*comun. pes.*), aconselha que o  $L_{100}$  seja obtido apenas o método gráfico, enquanto que o  $L_{50}$  pode ser obtido por ambos os métodos.

Os valores de  $L_{50}$  obtidos revelam que *R. percellens* segue a tendência geral observada nos elasmobrânquios, com os machos iniciando e atingindo a maturidade sexual em menores CTs que as fêmeas.

Vazzoler (1996) expõe que o  $L_{50}$  representa uma fração do comprimento teórico máximo ( $L_{\infty}$ ) atingido por um peixe. Ela cita Beverton & Holt (1959) e Cushing (1981), que verificaram que a relação  $L_{50}/L_{\infty}$  varia entre 0,4 e 0,9, que geralmente é menor para espécies de grande porte e maior nas de pequeno porte. Os valores obtidos para a relação  $L_{50}/L_{\infty}$  em *R. percellens* (0,45 para os machos e 0,51 para as fêmeas) estão dentro deste intervalo e é baixo, como esperado para uma espécie de relativo grande porte.

Como discutido na seção 6.1. *Estrutura Populacional*, os exemplares de *R. percellens* amostrados neste trabalho são maiores que os registrados para esta espécie na literatura. Essa diferença de tamanho também pôde ser percebida nos comprimentos de maturação, todos maiores que os registrados por Yokota (2005), Barbosa (2006) e Grijalba-Bendeck *et al.* (2008). As diferenças variam de 55 a 158 mm e de 118 a 192 mm de CT para o  $L_{50}$  dos machos e das fêmeas, respectivamente. Como exemplo, Barbosa (2006) obteve 410 mm de CT para o  $L_{50}$  dos machos, com este CT, uma pequena parcela dos machos amostrados no presente estudo apenas iniciaram o processo de maturação (transição de imaturos para em maturação); o menor adulto só será observado algumas classes de comprimento adiante, com 489 mm de CT. Para as fêmeas esta situação se repete. É possível que os valores apresentados por estes autores sejam do tamanho em que foi observado o início do processo de maturação, que culminará com o alcance da maturidade, e não o comprimento em que 50% dos indivíduos estão adultos.

Em termos de porcentagem do tamanho máximo ( $CT_{m\acute{a}x}$ ) observado por cada autor em relação ao  $L_{50}$ , os valores de  $L_{50}$  registrados na literatura para *R. percellens* variam de 71 a 82% e de 64 a 75% do  $CT_{m\acute{a}x}$ , para machos e fêmeas, respectivamente; enquanto que os obtidos neste trabalho foram 55% para os

---

<sup>5</sup> BRAGA, F.M.S., Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Campus de Rio Claro, Rio Claro, SP, Brasil.

machos e 58% para as fêmeas. Esta diferença demonstra novamente o maior tamanho dos exemplares capturados no litoral de São Paulo.

Considerando as demais espécies de Rhinobatidae, os valores de  $L_{50}$  (como porcentagens do  $CT_{máx}$  de cada espécie) variam de 52 a 76% para os machos e de 48 a 86% para as fêmeas. Os valores do  $L_{50}$  de ambos os sexos *R. percellens* deste estudo estão incluídos na amplitude dos Rhinobatidae.

Segundo Fonteles-Filho (1989), tais diferenças nos comprimentos de maturação são normais, pois estas características variam consideravelmente entre espécies, entre populações de uma mesma espécie e até entre indivíduos da mesma população. O autor lembra que o início do processo de maturação geralmente está relacionado com o alcance de um determinado tamanho individual, entre outros fatores.

O comprimento médio de primeira maturação gonadal ou  $L_{50}$  é um parâmetro populacional importante para a administração racional dos estoques, pois constitui em elemento para a fixação dos tamanhos mínimos de captura e para a determinação dos tamanhos das malhas das redes (VAZZOLER, 1996).

Pratt & Casey (1990) consideram que o tamanho de maturação das fêmeas é difícil de determinar sem que muitas grávidas sejam examinadas. Segundo eles, nas fêmeas a maturidade sexual é óbvia apenas quando há gravidez, pois úteros flácidos e ovócitos grandes constituem apenas indícios. Desta forma, os tamanhos de maturação determinados para as fêmeas de *R. percellens* devem ser utilizados com cautela devido ao reduzido número de grávidas amostradas.

#### 7.3.5. Indicadores Biológicos

Como órgão de reserva, as variações sazonais do peso do fígado reveladas pelo acompanhamento da RHS podem indicar alterações na disponibilidade de alimento e/ou períodos de jejum, como indicado por Lessa *et al.* (1986). Talvez a causa das oscilações sazonais da RHS de *R. percellens* esteja relacionada com a disponibilidade de alimento, uma vez que em estudos preliminares da alimentação desta espécie na mesma área de estudo deste trabalho, Durigon (2008) não detectou períodos de jejum alimentar.

As oscilações mais acentuadas da RHS demonstram a maior influência que a reprodução tem no peso do fígado das fêmeas do que dos machos. Isto se dá pela dependência do fígado na vitelogenese, através da produção da vitelogenina, proteína hepática precursora das proteínas do vitelo (GELSLEICHTER, 2004; GILBERT, 2006).

Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) não observaram alterações sazonais na RHS das fêmeas de *R. percellens*, exceto por elevações em janeiro e julho que indicariam aumento da reserva hepática. O comportamento observado por eles se assemelhou mais ao período de dezembro/08 a agosto/09 do presente estudo, durante os quais as variações foram menos evidentes que nos meses anteriores.

Em relação ao CT, Lessa (1982) e Lessa *et al.* (1986) também verificaram que as variações da RHS são mais acentuadas nas fêmeas maiores de *R. horkelii* do que logo após o alcance da maturidade, como em *R. percellens*. Segundo eles, isto seria resultado do maior investimento na reprodução das fêmeas maiores em comparação com as fêmeas recém-maturas.

Nos machos adultos, as oscilações apresentadas pela RGS e RRS foram suaves quando comparadas com as das fêmeas, visto que neles o maior valor é praticamente o dobro do menor valor, de ambas as relações. Situações semelhantes para a RGS dos machos foram registradas para *R. horkelii* (LESSA, 1982), *R. rhinobatos* (ENAJJAR *et al.*, 2008) e *R. hynnicephalus* (KUME *et al.*, 2009). Em *A. rostrata* o aumento da RGS dos machos foi mais acentuado que em *Rhinobatos* sp., variando de menos de 0,5% em outubro para mais de 3,5% em abril, mês em que Kyne & Bennett (2002) observaram alta atividade espermatogênica. Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) descreveram o comportamento da RGS dos machos de *R. percellens* como quase linear. Já Lessa (1982), Kyne & Bennett (2002), Enajjar *et al.* (2008) e Kume *et al.* (2009) registraram variação sazonal da RGS dos machos.

Enajjar *et al.* (2008) observaram que o pico da RGS dos machos nem sempre coincide com o pico da RGS das fêmeas (ovulação), pois o esperma é produzido antes nos testículos para que seja deslocado através do trato reprodutivo antes da cópula.

Nas fêmeas adultas, a variação de mais de 30 vezes na RGS demonstra como os ovários são mutáveis, como sua alteração ao longo do ciclo reprodutivo é acentuada. Em *R. horkelii* (LESSA, 1982), *Z. brevirostris* (PONZ-LOURO, 1995) e *R. rhinobatos* (ENAJJAR *et al.*, 2008) a RGS variou de cinco a oito vezes, variações

menores que em *R. percellens*. Conforme Vazzoler (1996), tal aumento da RGS é reflexo do grande aumento no volume e no peso dos ovários nas fases finais do desenvolvimento ovocitário. Enquanto que no presente estudo os ovários representaram até 9,76% do peso total, o valor máximo obtido por Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) foi apenas 1,44% do peso total, menor do que a média observada para o litoral de São Paulo. Grijalba-Bendeck e seus colaboradores não especificaram se apenas as adultas foram utilizadas para calcular a RGS, podendo ser então a causa desta diferença marcante para a mesma espécie.

A utilização de informações acerca da RGS em conjunto com outros aspectos envolvendo os ovários, como MOD e número ovócitos maduros aumenta as chances de reconhecimento do período de ovulação. As elevações da RGS e da  $\Delta$ RGS revelaram a ocorrência da ovulação final do inverno/início da primavera, que corresponderam aos meses com ovários mais pesados e com maior número de ovócitos maduros. *Zapteryx exasperata* (VILLAVICENCIO-GARAYZAR, 1995), *A. rostrata* (KYNE & BENNETT, 2002) e *R. percellens* (presente estudo), que não apresentam vitelogênese concomitante com a gestação, têm períodos de ovulação semelhantes, entre o final do inverno e o início da primavera. Já *R. horkellii* (LESSA, 1982; LESSA *et al.*, 1986), *R. hynnicephalus* (KUME *et al.*, 2009), *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007) e *R. rhinobatos* (ENAJJAR *et al.*, 2008), todas com vitelogênese durante a gestação, ovulam no verão.

Segundo Ponz-Louro (1995), tal análise temporal com a RGS pode ser realizada devido à ausência de relação da RGS com o tamanho das fêmeas, mas sim com os estádios de maturidade. Sendo assim, a mesma análise pode ser feita com a RRS, visto que ela pode ser considerada complementar à RGS. Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) também utilizaram os indicadores biológicos em análises temporais e consideraram que o comportamento deles permitiu a compreensão da dinâmica reprodutiva de *R. percellens*, apesar de não terem revelado tendências temporais claras.

A duração da vitelogênese não é uniforme nos Rhinobatidae, sendo longa em *R. productus* (MÁRQUEZ-FARÍAS, 2007) e rápida em *T. fasciata* (MARSHALL *et al.*, 2007). Em *R. percellens* a vitelogênese foi rápida, devido ao pico acentuado da  $\Delta$ RGS em curto intervalo de tempo.

Poucos trabalhos com reprodução de *R. percellens* foram realizados em sua área de distribuição, sendo que apenas o de Grijalba-Bendeck *et al.* (2008) e este

consideraram a RGS. Como estes dados são restritos ao litoral colombiano e ao litoral paulista, sua interpretação deve ser feita com cautela, pois, segundo Vazzoler (1996), é necessário conhecer os valores da RGS da espécie em toda sua área de distribuição. Ela destaca que um pico de  $\Delta$ RGS observado pode não corresponder à ovulação em espécies cujas áreas de reprodução e de crescimento são distintas, como pode ocorrer em *R. percellens*, devido à baixa frequência de fêmeas grávidas, como observado por Costa & Chaves (2006) e no presente estudo.

Os dois picos verificados apenas pela RRS nas fêmeas adultas e não pela RGS justificou sua criação e utilização. A RRS revelou a continuidade do ciclo reprodutivo após a ovulação, até onde a RGS pode ser utilizada. Sabe-se que na viviparidade, após a ovulação os ovos são retidos para que o desenvolvimento embrionário seja completado *in utero* (WOURMS, 1977) e mesmo que os embriões não recebam nenhum aporte adicional de nutrientes além daqueles contidos no vitelo do ovo (viviparidade lecitotrófica), a manutenção da gestação certamente deve influenciar o metabolismo das fêmeas.

Capapé & Zaouali (1994) e Enajjar *et al.* (2008) confirmaram a viviparidade lecitotrófica em *R. cemiculus* e *R. rhinobatos*, respectivamente, através da reduzida relação entre as fêmeas e seus embriões. Para tanto, ambos utilizaram o balanço químico de desenvolvimento (fração entre o peso seco dos embriões à termo e o peso seco dos ovos fertilizados) como indicador. Já Hamlett *et al.* (1998a) realizaram a mesma confirmação em *R. lentiginosus* através de histologia, de que os úteros não contribuem com nutrientes durante a gestação.

Semelhante ao estudado com a RRS, Lessa (1982) observou em períodos distintos que a variação do peso dos úteros de *R. horkelii* pode ser utilizada na determinação do início e do término da gestação. Entretanto, como a autora não apresentou estes valores como porcentagem do peso total, não foi possível estabelecer comparações com *R. percellens*.

Apesar da ausência de aporte adicional de nutrientes, nota-se que a RRS no estágio E é maior que no estágio D, mostrando que os embriões são mais pesados do que os ovos encapsulados. Conforme Capapé & Zaouali (1994) e Vooren *et al.* (2005), esta diferença entre os pesos dos ovócitos e dos embriões ocorre porque inicialmente os ovócitos têm cerca de 50% de água, enquanto que o conteúdo de água dos embriões atinge cerca de 75%, resultado da absorção de água no ambiente uterino durante a gestação.

Nas fêmeas, as variações das três relações (RHS, RGS e RRS) entre os estádios de maturidade, ora simultâneas ora inversas, mostram a alocação de recursos energéticos para a reprodução, bem como sua transferência dos ovários para os úteros. A queda da RHS desde o estágio C até o estágio E também poderia estar relacionada apenas com a necessidade de ajuste de espaço na cavidade abdominal compensando o aumento dos ovários até a ovulação e dos úteros durante a gestação, equilibrando a flutuabilidade do animal, conforme Mellinger (1981 *apud* LESSA *et al.*, 1986).

Nos machos a diferença entre a RGS e a RRS não é tão acentuada quanto nas fêmeas, apenas devido ao desenvolvimento dos ductos espermáticos. Como nessas duas relações apenas os órgãos internos são utilizados, o desenvolvimento dos cláspes e de suas cartilagens de sustentação não é perceptível.

## **8. CONCLUSÕES**

### **8.1. Estrutura da População**

No litoral de São Paulo, a população de *R. percellens* é formada por todas as fases do ciclo de vida de ambos os sexos, que de forma geral ocorreram em iguais proporções ao longo do período considerado. Entretanto, entre os adultos houve predomínio significativo de machos, o que pode significar segregação sexual espacial nesta fase do ciclo de vida da espécie.

A baixa frequência de exemplares abaixo de 400 mm de CT e a ausência de exemplares menores que 260 mm de CT (menor CT registrado neste trabalho) não foram consideradas como características da população em estudo, pois se considerou que estes apenas não foram capturados nesta amostragem.

Confirmou-se a preferência de *R. percellens* por águas rasas constatada por outros autores, visto que 93,7% dos exemplares são provenientes de profundidades menores que 30 m. Esta ocorrência preferencial em águas rasas é característica dos Rhinobatidae.

## 8.2. Anatomia do Aparelho Reprodutor e Caracterização Anatômica dos Estádios de Maturidade

A estruturação anatômica do aparelho reprodutor dos machos segue o padrão geral dos elasmobrânquios. Os testículos são lobulados e ductos espermáticos encontram-se encaixados no tecido hepático, a calcificação dos cláspes é suave e estes não apresentam espinhos ou ganchos na extremidade.

Propõe-se que a determinação da maturidade sexual de *R. percellens* envolva também a condição dos cláspes (flexibilidade), pois a capacidade real de fecundação não depende somente da produção de gametas pelos testículos, mas também da flexibilidade dos cláspes.

As fêmeas apresentam ambos os ovários funcionais, nos quais o acúmulo de vitelo nos ovócitos não acontece durante o período de gestação. No início do desenvolvimento embrionário, os embriões são envoltos por uma cápsula fina secretadas pelas glândulas nidamentais. Os úteros se distendem durante a gestação para abrigar os ovos e embriões, que se desenvolvem somente com as reservas do vitelo, sem nenhuma contribuição materna adicional (lecitotrofia obrigatória).

Somente características macroscópicas foram utilizadas na determinação dos estádios de maturidade, com base nos órgãos internos para ambos os sexos e também nos cláspes dos machos.

A detecção do estágio de maturidade por observação externa é importante para a liberação de animais vivos, como os jovens e as fêmeas gestantes, contribuindo para a manutenção da população.

### 8.3. Biologia Reprodutiva

Todos os estádios de maturação sexual de ambos os sexos de *R. percellens* foram encontrados no litoral de São Paulo, com predomínio de adultos entre os machos e de imaturas entre as fêmeas.

O perfil de desenvolvimento das estruturas que compõem o aparelho reprodutor dos machos revelou se poderiam ser relacionadas apenas com o crescimento do animal (comprimento e largura dos testículos, diâmetro do maior lóbulo testicular, largura dos epidídimos e comprimento das glândulas dos cláspes) ou com a maturação sexual (peso dos testículos e comprimento dos cláspes).

Com a proximidade e o alcance da maturidade sexual, acentua-se o incremento em peso dos testículos. Os cláspes crescem alometricamente durante toda a vida do animal, exibindo as três fases típicas de crescimento, com a segunda marcada por elevada velocidade de crescimento dos cláspes num estreito intervalo de comprimento total.

O alcance da maturidade sexual é tardio em machos e fêmeas, sendo que nelas a diferença de tamanho entre a menor adulta e a menor grávida sugere que este tamanho ainda seja pequeno para o sucesso da reprodução.

É possível que em *R. percellens* haja um período de descanso ou intervalo entre um ciclo e outro, devido à existência de muitas fêmeas adultas não grávidas co-ocorrendo com as em reprodução; ou que não haja sincronia da reprodução em nível populacional. Apesar da presença de todos os estádios de maturidade na área de estudo, presença de poucas grávidas e nenhum neonato sugere que sua utilização para a reprodução seja ocasional.

O desenvolvimento dos órgãos reprodutores das fêmeas com o alcance da maturidade sexual foi evidente, revelando a influência da vitelogênese e da gestação sobre seus órgãos. A proliferação e o desenvolvimento dos ovócitos causaram aumento acentuado do peso e da largura dos ovários. Os maiores ovócitos foram produzidos pelas maiores fêmeas.

Os úteros estão adaptados para acomodar os ovos e embriões em desenvolvimento e são carentes de estruturas que forneçam nutrientes adicionais durante a gestação, ou seja, o desenvolvimento embrionário é realizado somente com os nutrientes contidos no vitelo do ovo.

A vitelogenese e a gestação são sazonalmente distintas, com ovulação entre o final do inverno e início da primavera. A baixa representatividade de fêmeas grávidas impediu a determinação do tempo de gestação, porém considera-se a possibilidade de ocorrência de diapausa no desenvolvimento embrionário.

Os ovos fecundados são protegidos por uma fina cápsula de queratina, que permanece no interior dos úteros até o parto dos embriões. A fecundidade ovariana foi 6,59 ovócitos enquanto que a uterina foi 4,88 ovos/embriões por ninhada, ambas foram baixas e aumentaram com o crescimento das fêmeas. Este aumento é dependente do espaço interno da cavidade abdominal, conforme a fêmea cresce. A fecundidade uterina máxima foi cerca de três vezes maior que a registrada anteriormente na literatura, o que pode ser resultado do maior tamanho das fêmeas capturadas no litoral de São Paulo. O tamanho dos embriões à termo também aumentou com o crescimento das fêmeas.

É possível que a pequena quantidade de fêmeas e principalmente de fêmeas grávidas esteja causando viés nas conclusões apresentadas, principalmente por não incluir grávidas ao longo de toda a amplitude de tamanho. Estudos adicionais são necessários para verificar estas considerações.

Os machos atingem a maturidade sexual em menores tamanhos que as fêmeas, que necessitam de mais espaço interno que eles para a produção de gametas e para o alojamento dos embriões em desenvolvimento. Os comprimentos médios de primeira maturação sexual são 558 mm de CT para os machos e 592 mm de CT para as fêmeas.

Fêmeas maiores investem mais na reprodução do que as fêmeas recém-maturas. A utilização de um conjunto de informações acerca das transformações ocorridas nos ovários, glândulas nidamentais e nos úteros facilitam o reconhecimento do processo de maturação sexual.

A criação da relação reprodutor-somática possibilitou o acompanhamento da continuidade do ciclo reprodutivo mesmo após a ovulação, até onde a relação gonadossomática abrange. Estas duas relações em conjunto com a relação hepatossomática mostram a alocação de recursos energéticos para a reprodução, bem como sua transferência dos ovários para os úteros.

## **9. REFERÊNCIAS**

- ABDEL-AZIZ, S.H.; KHALIL, A.N.; ABDEL-MAGUID, S.A. Food and feeding habits of the common guitarfish, *Rhinobatos rhinobatos*, in the Egyptian Mediterranean waters. **Indian J. Mar. Sci.** v. 22 p. 287-290, 1993.
- ABILHOA, V.; BORNATOWSKI, H.; OLIVEIRA-FREITAS, M. Some information on reproduction and embryonic development of the lesser guitarfish *Zapteryx brevirostris* in Southern Brazil. **Acta Adriat.**, v. 48, n. 2, p. 185-190, 2007.
- BARBOSA, T. **Aspectos da biologia de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) no berçário de Caiçara do Norte (RN)**. 2006. 42p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação). Universidade Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, PE.
- BARCELLOS, B.N. Ictiofauna marinha do Rio Grande do Sul. Fasc. II – *Zapteryx brevirostris*. **Bol. Inst. Cien. Nat.**, v. 18, p. 1-12. 1963.
- BAŞUSTA, N.; DEMIRHAN, S.A.; ÇIÇEK, E.; BAŞUSTA, A.; KULELI, T. Age and growth of the common guitarfish, *Rhinobatos rhinobatos*, in Iskenderun Bay (north-eastern Mediterranean, Turkey). **J. Mar. Biol. Ass. UK**, v. 88, n.4, p. 837-842, 2008. Doi:10.1017/S0025315408001124.
- BATISTA, V.S. Length-Weight Relationship of the Little Guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes: Rhinobatidae), from Itaipu Inlet, Rio de Janeiro, Brazil. **Copeia**, v. 1987, n. 3, p. 787-789, 1987.
- BATISTA, V.S. Aspectos quantitativos da fecundidade e do desenvolvimento embrionário da raia *Zapteryx brevirostris* Müller & Henle 1841 (Pisces, Rhinobatidae) da enseada de Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro. **Rev. Bras. Biol.**, v. 51, n. 3, p. 495-501, 1991.
- BEN SOUISSI, J.; GOLANI, D.; MÉJRI, H.; BEN SALEM, M.; CAPAPÉ, C. First confirmed record of the Halave's Guitarfish, *Rhinobatos halavi* (Forsskal, 1775) (Chondrichthyes: Rhinobatidae) in the Mediterranean Sea with a description of a case of albinism in elasmobranchs. **Cah. Biol. Mar.**, v. 48, p. 67-75, 2007.
- BEVERTON, R.J.H.; HOLT, S.J. A review of the lifespan and mortality rates of fish in nature and their relation to growth and other physiological characteristics. **Ciba Found. Colloq. Ageing**, v. 5, p. 142-180, 1959.

- BIGELOW, H.B.; SCHROEDER, W.C. **Sawfishes, Guitarfishes, Skates and Rays.** Volume 1 de *Memoir*. New Haven: Sears Foundation for Marine Research. 1953. 514p.
- BIZZARRO, J.J.; SMITH, W.D.; MÁRQUEZ-FARÍAS, J.F.; TYMINSKI, J.; HUETER, R.E. Temporal variation in the artisanal elasmobranch fishery of Sonora, Mexico. **Fish. Res.**, v. 97, p. 103-117, 2009. Doi:10.1016/j.fishres.2009.01.009
- BONFIL, R. Overview of World elasmobranch fisheries. **FAO Fisheries Technical Paper**, n. 341, 119p. 1994.
- BORNATOWSKI, H.; ABILHOA, V. Record of an anomalous embryo of *Rhinobatos percellens* (Elasmobranchii: Rhinobatidae) in the southern coast of Brazil. **JMBA2 – Biodiversity Records**. 2009.
- BRACCINI, J.M.; CHIARAMONTE, G.E. Reproductive biology of *Psammobatis extenta*. **J. Fish Biol.** v. 61, p. 272-288, 2002.
- BRAGA, F.M.S. Análise da equação alométrica na relação peso e comprimento e o fator de condição em *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei, Sciaenidae). **Rev. Bras. Biol.**, n. 57, v. 3, p. 417-425, 1997.
- CAPAPÉ, C.; QUIGNARD, J.P. Essai d'évaluation de la fécondité chez lês Sélaciens ovipares: cas de *Raja miraleus* Linné, 1758 et de *R. radula* Delaroche, 1809 des cotes tunisiennes. **Arch. Inst. Pasteur Tunis.**, v. 52, n. 3, p. 261-276, 1975.
- CAPAPÉ, C.; ZAOUALI, J. Diet of two selachians common to the Gulf of Gabes (Tunisia): *Rhinobatos rhinobatos* (Linné, 1758) and *Rhinobatos cemiculus* (Geoffroy Sainte-Hilarie, 1817). **Arch. Inst. Pasteur Tunis.**, v. 56, n. 3, p. 285-306, 1979.
- CAPAPÉ, C.; ZAOUALI, J. Distribution and Reproductive Biology of the Blackchin Guitarfish, *Rhinobatos cemiculus* (Pisces: Rhinobatidae), in Tunisian Waters (Central Mediterranean). **Aust. J. Mar. Freshw. Res.** v. 45, p. 551-561, 1994.
- CARRIER, J.C.; PRATT, H.L.; CASTRO, J.I. Reproductive biology of Elasmobranchs. In: CARRIER, J.C.; MUSICK, J.A.; HEITHAUS, M.R. (Eds) **Biology of Sharks and Their Relatives**. CRC Press, 2004. p.269-286.

- CARVALHO, M. **Estimativa da concentração de clorofila- $\alpha$  através de dados de cor do oceano e caracterização oceanográfica da plataforma continental adjacente à Baixada Santista**. 2009. 175p. Tese (Doutorado) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CASPER, B.M.; BURGESS, G.H. 2004. *Rhinobatos percellens*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. Disponível na Internet em: <www.iucnredlist.org>. Data de acesso: 10 de abril de 2010.
- CASTRO, J.I. The Position of Sharks in Marine Biological Communities An Overview. In: COOK, S. (Eds). **Sharks**. An Inquiry into Biology, Behavior, Fisheries and Use. Proc. of a Conf. Portland. State University Extension Service, Oregon. 1987. p.11-17.
- CASTRO, P.M.G.; CARNEIRO, M.H.; SERVO, G.J.M.; MUCINHATO, C.M.D.; SOUZA, M.R. Dinâmica da pesca de arrasto de parelha do estado de São Paulo. In: CERGOLE, M.C.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. (Coords.) **Dinâmica das Frotas Pesqueiras**. Análise das principais pescarias comerciais do Sudeste-Sul do Brasil. Ed. Evoluir, São Paulo. 2003. p. 65-116.
- CASTRO, B.M.; LORENZZETTI, J.A.; SILVEIRA, I.C.A.; MIRANDA, L.B.; ARAÚJO, C.E.S.; KAMPEL, M. Estrutura termohalina e circulação a região entre o Cabo de São Tomé (RJ) e o Chuí (RS). In: ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B.; MADUREIRA, L.S.P. (Orgs.) **O Ambiente Oceanográfico da Plataforma Continental e do Talude na Região Sudeste-Sul do Brasil**. Ed. Universidade de São Paulo, São Paulo. 2006. p. 11-120.
- CEDROLA, P.V., GONZÁLEZ, A.M.; PETTOVELLO, A.D. By-catch of skates (Elasmobranchii: Arhynchobatidae, Rajidae) in the Patagonian red shrimp fishery. **Fish. Res.** v. 71, p.141-150, 2005.
- CERVIGÓN, F.; ALCALÁ, A. **Los peces marinos de Venezuela: Tiburones y rayas**. Vol. V., Caracas, Fondo Editorial del Estado Nueva Esparta. 1999, 230p.
- CHAVES, P.T.; COVA-GRANDO, G.; CALLUF, C. Demersal ichthyofauna in a continental shelf region on the south coast of Brazil exposed to shrimp trawl fisheries. **Acta Biol. Par.**, v. 32, p. 69-82, 2003.
- COLLONELO, J.H.; GARCÍA, M.L.; LASTA, C.A. Reproductive biology of *Rioraja agassizi* from the coastal southwestern Atlantic ecosystem between northern Uruguay (34°S) and northern Argentina (42°S). **Environ. Biol. Fish.**, Special Issue Skates, Doi: 10.1007/s10641-007-9239-0, 2007.

- COMPAGNO, L.J.V. Shark Exploitation and Conservation. *In*: PRATT, H. L.; GRUBER, S. H. & TANIUCHI, T. (Eds) **Elasmobranchs as Living Resourcesces**: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Technical Report NMFS., v. 90, p. 391-414, 1990.
- COMPAGNO, L.J.V. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Vol. 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). **FAO Species Catalogue for Fishery Purposes** n. 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. 2001.
- COMPAGNO, L.J.V. Checklist of living Chondrichthyes. *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 503-538, 2005.
- CONRATH, C.L.; MUSICK, J.A. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. **Environm. Biol. Fish.**, v. 64, p. 367-377, 2002.
- COSTA, L.; CHAVES, P.T.C. Elasmobrânquios capturados pela pesca artesanal na costa sul do Paraná e norte de Santa Catarina, Brasil. **Biota Neotrop.**, v. 6, n. 3, <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/pt/abstract?article+bn02706032006>, ISSN 1676-0603, 2006.
- CUSHING, D.H. **Fisheries Biology: a study in population dynamics**. Univ. of Wisconsin Press, Madison, 1981.
- DANIEL, J.F. **The Elasmobranch Fishes**, University of California Press, 1934. 332p.
- DeIULIIS, G.; PULERÀ, D. **The dissection of vertebrates**: a laboratory manual. Academic Press, 2007. 275 p.
- DONALD, J.A.; BROUGHTON, B.R.S.; BENNETT, M.B. Vasodilator mechanisms in the dorsal aorta of the giant shovelnose ray, *Rhinobatus typus* (Rajiformes; Rhinobatidae). **Comp. Biochem. Physiol. Part A**, v. 137, p. 21-31, 2004. Doi:10.1016/S1095-6433(03)00260-5.
- DRIGGERS, W.B.; OAKLEY, D.A.; ULRICH, G.; CARLSON, J.K.; CULLUM, B.J.; DEAN, J.M. Reproductive biology of *Carcharhinus acronotus* in the coastal waters of South Carolina. **J. Fish Biol.**, v. 64, p. 1540-1551, 2004.

- DULVY, N.K.; REYNOLDS, J.D. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. **Proc. R. Soc. Lond. B.**, v. 264, p. 1309-1315, 1997.
- DURIGON, M. **Alimentação natural da raia-viola-de-focinho-longo *Rhinobatos percellens*, (Walbaum, 1792) (Chondrichthyes, Rhinobatidae) da costa sudeste do Estado de São Paulo**. 2008. 33p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Santa Cecília, Santos.
- ENAJJAR, S.; BRADAI, M.N.; BOUAIN, A. New data on the reproductive biology of the common guitarfish of the Gulf of Gabès (southern Tunisia, central Mediterranean). **J. Mar. Biol. Ass. UK**, v. 88, n. 5, p. 1063-1068, 2008.
- ENGEL, K.B.; CALLARD, G.V. The Testis and Spermatogenesis. *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 171-200, 2005.
- FIGUEIREDO, J.L. **Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. I - Introdução. Cações, Raias e Quimeras**. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977. 104 p.
- FONTELES-FILHO, A. A. **Recursos Pesqueiros: Biologia e Dinamica Populacional**. Fortaleza: Imprensa Oficial do Ceará, 1989. 312 p.
- GADIG, O.B.F. Peixes cartilaginosos da costa do Estado de São Paulo. **Ceciliana**, v. 8, n. 9, p. 41-51, 1998.
- GELSLEICHTER, J. Hormonal Regulation of Elasmobranch Physiology *In*: CARRIER, J.C.; MUSICK, J.A.; HEITHAUS, M.R. (Eds) **Biology of Sharks and Their Relatives**. CRC Press, p. 287-323, 2004.
- GILBERT, S.F. **Developmental Biology** (8th ed.). Sinauer Associates, Massachusetts, 2006. 816p.
- GIRARD, M.; DU BUIT, M.H. Reproductive biology of two deep-water sharks from the British Isles, *Centroscyrnus coelolepis* and *Centrophorus squamosus* (Chondrichthyes: Squalidae). **J. Mar. Biol. Ass. U.K.** v. 79, p. 923-931, 1999.

- GIRARD, M.; RIVALAN, P.; SINQUIN, G. Testis and sperm morphology in two deep-water squaloid sharks, *Centroscyrnus coelolepis* and *Centrophorus squamosus*. **J. Fish Biol.** v. 57, p. 1575-1589, 2000.
- GOMES, U. L., LIMA, M. C., PARAGÓ, C. L. D., QUINTANS, A. P. **Catálogo das coleções ictiológicas do Departamento de Biologia Animal e Vegetal. Instituto de Biologia.** Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 1997. 185 p. 1997.
- GOMES, U. L. & GADIG, O. B. F. Ordem Rajiformes *In*: **Catálogo das Espécies de Peixes Marinhos do Brasil.** Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo: 27-30. 2003
- GONZALEZ, M.M.B. Nascimento da Raia-viola, *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle) (Chondrichthyes, Rhinobatidae), em cativeiro. **Rev. Bras. Zool.**, v. 21, n. 4, p. 785-788, 2004.
- GRIJALBA-BENDECK, M.; ACERO, A.P.; GONZALÉZ, E. Biología reproductiva de *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Batoidea: Rajiformes) en el Caribe colombiano. **Rev. Biol. Mar. Oceanogr.** v. 43, n. 3, p. 469-481, 2008.
- GROGAN, E.D.; LUND, R. The origin and relationships of early Chondrichthyes. *In*: CARRIER, J.C.; MUSICK, J.A.; HEITHAUS, M.R. (Eds) **Biology of Sharks and Their Relatives.** CRC Press, 2004. p.3-31.
- GUÉGUEN, F. Distribution et abondance des poissons démersaux et de quelques autres organismes benthiques marins du plateau continental (0–60 m) de Guyane française. **C.R. Acad. Sci. Paris**, v. 323, p. 775-791, 2000.
- HALL, M.A. On bycatches. **Rev. Fish Biol. Fish.** v. 6, p. 319-352, 1996.
- HAMLETT, W.C.; HYSELL, M.K. Uterine specialization of elasmobranchs. **J. Exp. Zool.**, v. 282, p. 438-459, 1998.
- HAMLETT, W.C.; HYSELL, M.K.; GALVIN, J.; SPIELER, R. Reproductive accommodations for gestation in the atlantic guitarfish, *Rhinobatos lentiginosus*, Rhinobatidae. **The J. Elisha Mitchell Sci. Soc.**, v. 114, n. 4, p. 199-208, 1998a.

- HAMLETT, W.C.; KNIGHT, D.P.; KOOB, T.J.; JEZIOR, M.; LOUNG, T.; ROZYCKI, T.; BRUNETTE, N.; HYSELL, M.K. Survey of Oviducal Gland Structure and Function in Elasmobranchs. **J. Exp. Zool.**, v. 282, p. 399-420, 1998b.
- HAMLETT, W.C.; HYSELL, M.K.; JEZIOR, M.; ROZYCKI, T.; BRUNETTE, N.; TUMILTY, K. Fundamental zonation in the elasmobranch oviducal glands. *In*: SÉTET, B.; SIRE, J.Y. (Eds) **Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference**, Nouméa, 1997, Paris, Soc. Fr. Ichtyol., p. 271-280, 1999.
- HAMLETT, W.C.; KNIGHT, D.P.; PEREIRA, F.T.V.; STEELE, J.; SEVER, D.M. Oviducal Glands in Chondrichthyans. *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 337-393, 2005a.
- HAMLETT, W.C.; KORMANIK, G.; STORRIE, M.; STEVENS, B.; WALKER, T.I. Chondrichthyan Parity, Lecithotrophy and Matrotrophy. *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 395-434, 2005b.
- HENNINGSSEN, A.D.; SMALE, M.; GARNER, R.; KINNUNEN, N. Reproduction, Embryonic Development, and Reproductive Physiology of Elasmobranchs. *In*: SMITH, M.; WARMOLTS, D.; THONEY, D.; HUETER, R. (Eds) **The Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks, Rays and their Relatives**. Special Publication of the Ohio Biological Survey, p. 227-236, 2004.
- HENSLEY, R.A.; MCCOID, M.J.; LUER, C.A. Litter variation in the atlantic guitarfish (Rhinobatidae: *Rhinobatos lentiginosus*) with comments on distribution in the Gulf of Mexico. **The Southwestern Naturalist**, v. 43, n. 4, p. 501-504, 1998.
- HOAR, W.S. Reproduction. *In*: HOAR, W.S.; RANDALL D.J. (Eds) **Fish Physiology**, v. 3. Nova Iorque, Academic Press, 1969. p.1-72.
- HOENIG, J.M.; GRUBER, S.H. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications in fishery management. *In*: PRATT, H.L.; GRUBER, S.H.; TANIUCHI, T. (Eds.) **Elasmobranchs as Living Resources**: advances in the biology, ecology, systematic, and the status of the fisheries. NOAA Tech. Rep. NMFS., v. 90, p. 1-16, 1990.
- ISAAC-NAHUM, V.J.; VAZZOLER, A.E.A.M.; ZANETTI-PRADO, E.M. Estudos sobre estrutura, ciclo de vida e comportamento de *Sardinella brasiliensis* (Steindachner, 1879), na área entre 22°S e 28°S, Brasil. 3: Morfologia e

- histologia de ovários e escala de maturidade. **Bolm. Inst. Oc. S.P.**, v. 32, n. 1, p. 1-16, 1983.
- ISMEN, A.; YIGIN, C.; ISMEN, P. Age, growth, reproductive biology and feed of the common guitarfish (*Rhinobatos rhinobatos* Linnaeus, 1758) in İskenderum Bay, the eastern Mediterranean Sea. **Fisheries Research**, v. 87, p. 263-269, 2007.
- IUCN 2010. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.1. Disponível na Internet em: <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Data de acesso: 10 de abril de 2010.
- IZZO, C.; GILLANDERS, B.M. Initial assessment of age, growth and reproductive parameters of the southern fiddler ray *Trygonorrhina fasciata* (Müller & Henle, 1841) from South Australia. **Pan-Am. J. Aq. Sci.**, v. 3, n. 3, p. 321-327, 2008.
- JONS, G.D.; MIRANDA, L.E. Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. **J. Fish Biol.**, v. 50, p. 150-156, 1997.
- KING, M. **Fisheries biology: assessment and management**. Blackwell Science Ltd. 1995.
- KUME, G.; FURUMITSU, K.; TANAKA, S.; YAMAGUCHI, A. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus* (Batoidea: Rhinobatidae) in Ariake Bay, Japan. **Environ. Biol. Fish.** v. 85, p. 289-298, 2009.
- KYNE, P.M.; BENNETT, M.B. Reproductive Biology of the eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794) from Moreton Bay, Queensland, Australia. **Mar. and Freshw. Res.**, v. 53, p. 583-589, 2002.
- LaMARCA, M.J. The functional anatomy of the clasper and clasper gland of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis* (Cuvier). **J. Morph.**, v. 114, p. 303-324, 1964.
- LACY, E.R. Alkaline Glands and Clasper Glands of Batoids *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 337-393, 2005.
- LAST, P. R. *Rhinobatos sainsburyi* n.sp. and *Aptychotrema timorensis* n.sp. —Two New Shovelnose Rays (Batoidea: Rhinobatidae) from the Eastern Indian Ocean. **Rec. Austr. Mus.**, v. 56, p. 201–208, 2004.

- LAST, P.R.; COMPAGNO, L.J.V.; NAKAYA, K. *Rhinobatos nudidorsalis*, a new species of shovelnose ray (Batoidea: Rhinobatidae) from the Mascarene Ridge, central Indian Ocean. **Ichthyol. Res.**, v. 51, p. 153-158, 2004.
- LE CREN, E.D. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). **J. Anim. Ecol.**, v. 20, p. 201-219, 1951.
- LESSA, R.P.T. **Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatos horkelii* du plateau continental du Rio Grande do Sul (Brésil)**. 1982. 238p. Tese (Doutorado) Université de Bretagne Occidentale, Brest, França.
- LESSA, R.P.T. ; VOOREN, C.M. 2007. *Rhinobatos horkelii*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1. Disponível na Internet em: <www.iucnredlist.org>. Data de acesso: 10 de abril de 2010
- LESSA, R.P.T.; VOOREN, C.M.; LAHAYE, J. Desenvolvimento e ciclo sexual das fêmeas, migrações e fecundidade da viola *Rhinobatos horkelii* (Müller & Henle, 1841) do Sul do Brasil. **Atlântica**. v. 8, p. 5-34, 1986.
- LESSA, R.P.T.; SANTANA, F.M.; RINCÓN, G.; GADIG, O.B.F.; EL-DEIR, A.C. **Biodiversidade de elasmobrânquios do Brasil**. Recife, PRONABIO, 1999. 125 p.
- LIMA, C.R.A **Utilização de técnicas multivariadas e de morfometria geométrica na discriminação de espécies do gênero *Rhinobatos* (Família Rhinobatidae) do Nordeste do Brasil**. 2007. 86p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- LUTTON, B.V.; GEORGE, J.S.; MURRIN, C.R.; FILETI, L.A.; CALLARD, I.P. In: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 237-281, 2005.
- MABRAGAÑA, E.; LUCIFORA, L.O.; MASSA, A.M. Reproductive ecology and abundance of *Sympterygia bonapartii* endemic to the South-west Atlantic. **J. Fish Biol.**, v. 60, p. 951-967, 2002.
- MADUREIRA, L.S.P.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. Prospecção de recursos pesqueiros pelágicos na Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do Brasil: hidroacústica e biomassa. Série Documentos Revizee – Score Sul, Instituto Oceanográfico USP, São Paulo, 2005. 144p.

- MARION, C. **Hábitos alimentares da raia viola, *Zapteryx brevirostris*, (Müller e Henle, 1981) (Chondrichthyes: Rhinobatidae) no litoral Norte do Estado de São Paulo.** 2009. 82 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- MÁRQUEZ-FARIAS, J.F. Gillnet mesh selectivity for the shovelnose guitarfish (*Rhinobatos productus*) from fishery-dependent data in the artisanal ray fishery of the Gulf of California, Mexico. **J. Northw. Atl. Fish. Sci.**, v. 35, p. 443–452, 2005.
- MÁRQUEZ-FARIAS, J.F. Reproductive biology of shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* from the eastern Gulf of California Mexico. **Mar. Biol.**, v. 151, p. 1445–1454, 2007.
- MARSHALL, L.J.; WHITE, W.T.; POTTER, I.C. Reproductive biology and diet of the southern fiddler ray, *Trygonorrhina fasciata* (Batoidea: Rhinobatidae), an important trawl bycatch species. **Marine and Freshwater Research**, v. 58, p. 104-115, 2007.
- MARTINS, C.L. **Diversidade e distribuição temporal e espacial de raias (Chondrichthyes, Elasmobranchii) na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo.** 2001. 40 p. Monografia de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade de Taubaté, Taubaté, SP.
- MARTINS, C.L. **Biologia populacional de *Zapteryx brevirostris* (Müller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rhinobatidae) no litoral norte de São Paulo, Brasil: aspectos reprodutivos e distribuição.** 2005. 95p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu.
- MARTINS, R.R.; SCHWINGEL, P.R. Variação espaço-temporal da CPUE para o gênero *Rhinobatos* (Rajiformes, Rhinobatidae) na costa sudeste e sul do Brasil. **Notas Téc. Facimar**, v. 7, p. 119-129, 2003.
- MAZZOLENI, R.C.; SCHWINGEL, P.R. Elasmobranch species landed in Itajaí Harbour, Southern Brazil. **Notas Téc. Facimar**, v. 3, p. 111-118, 1999.
- McEACHRAN, J.D.; CARVALHO, M.R. Batoid Fishes. *In*: CARPENTER, K. E. (Ed) **The living marine resources of the Western Central Atlantic**. Vol. 1. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5. Rome, FAO. 2002. 600 p.

- MEJÍA-FALLA, P.A.; NAVIA, A.F.; GIRALDO, A. Notas biológicas de la raya ocelada *Zapteryx xyster* Jordan & Evermann, 1896 (Chondrichthyes: Rhinobatidae) en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. **Invest. Mar.**, v. 34, n. 2, p. 181-185, 2006.
- MEJÍA-FALLA, P.A.; NAVIA, A.F.; MEJÍA-LADINO, L.M.; ACERO, A.P.; RUBIO, E.A. Tiburones y rayas de Colombia (Pisces Elasmobranchii): lista actualizada, revisada y comentada. **Bol. Invest. Mar. Cost.**, v. 36, p. 111-149, 2007.
- MENNI, R.C.; STEHMANN, M.F.W. Distribution, environment and biology of batoid fishes off Argentina, Uruguai and Brazil. A review. **Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.**, n.s., v. 2, n. 1, p. 69-109, 2000.
- MENNI, R.C.; LUCIFORA, L.O. Condrictios de la Argentina y Uruguay. **ProBiota, FCNyM, UNLP**, Serie Técnica y Didáctica n. 11, 2007. ISSN 1515-9329.
- MOTTA, F.S. **A Pesca Artesanal e a Reprodução de *Rhizoprionodon lalandii* (Elasmobranchii – Carcharhinidae) no Litoral sul do Estado de São Paulo.** 2001. 88 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- MURRAY, B.G. **Population dynamics.** New York: Academic Press. 1979. 212p.
- MUSICK, J.A.. Ecology and conservation of long-lived marine animals, p. 1-10. *In*: MUSICK, J.A. (Ed) **Life in the slow lane: ecology and conservation of long-lived marine animals.** American Fishery Society Symposium. 23. Bethesda, Maryland. 1999.
- MUSICK, J.A. Introduction: Management of Sharks and Their Relatives (Elasmobranchii). *In*: MUSICK, J.A.; BONFIL, R. (Eds) **Elasmobranch Fisheries Management Techniques.** Food And Agriculture Organization Of The United Nations (FAO). Roma: 261p. 2005.
- MUSICK, J.A.; ELLIS, J.K. Reproductive Evolution of Chondrichthyans. *In*: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes.** Science Publishers Inc., Plymouth. p. 45-71, 2005.
- MUSICK, J.A.; BURGESS, G.; CAILLIET, G.; CAMHI, M.; FORDHAM, S. Management of Sharks and Their Relatives (Elasmobranchii). AFS Policy Statement #31b, **Fishery**, v. 25, n. 3, p. 9-13, 2000.

NAVIA, A.F.; MEJÍA-FALLA, P.A.; GIRALDO, A. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. **BMC Ecol.**, v. 7, n. 8, 2007.

NIKOLSKY, G.V. **The Ecology of Fishes**. Londres: Academic Press, 1963, 352p.

NORMAN, J.R.. A synopsis of the rays of the family Rhinobatidae, with a revision of the genus *Rhinobatus*. **Proc. Zool. Soc. London**, v. 1926, n. 62, p. 941-982, 1926.

ODDONE, M.C.; VOOREN, C.M. Reproductive biology of *Atlantoraja cyclophora* (Regan 1903) (Elasmobranchii: Rajidae) off southern Brazil. **ICES J. Mar. Sci.**, v. 62, p. 1095-1103, 2005. Doi:10.1016/j.icesjms.2005.05.002

ODDONE, M.C. **Biologia reprodutiva dos gêneros *Atlantoraja* Menni, 1972 e *Rioraja* Whitley, 1939 (Chondrichthyes: Rajidae) na plataforma interna do sudeste do Brasil**. 2007. 199 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

ODDONE, M.C.; AMORIM, A.F.; MANCINI, P.L.; NORBIS, W.; VELASCO, G. The reproductive biology and cycle of *Rioraja agassizi* (Müller and Henle, 1841) (Chondrichthyes: Rajidae) in southeastern Brazil, SW Atlantic Ocean. **Sci. Mar.**, v. 71, n. 3, p. 593-604, 2007.

ODDONE, M.C.; AMORIM, A.F. Size at maturity of *Atlantoraja platana* (Günther, 1880) (Chondrichthyes: Rajidae: Arhynchobatinae) in the south-west Atlantic Ocean. **J. Fish Biol.**, v. 72, p. 1515-1519, 2008.

ODDONE, M.C.; AMORIM, A.F.; MANCINI, P.L. The reproductive biology of the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui* (Ribeiro, 1907) (Chondrichthyes, Rajidae), in southeastern Brazilian waters. **Rev. Biol. Mar. Oceanog.**, v. 43, n. 2, p. 327-334, 2008.

PASQUINO, A.F.; GADIG, O.B.F. Estudo da alimentação da raia-viola-de-focinho-curto, *Zapteryx brevirostris*, da Costa de São Paulo (Chondrichthyes, Rhinobatidae). In: I Congresso Brasileiro de Oceanografia e XVI Semana Nacional de Oceanografia, 2004, Itajaí. **Livro de Resumos**, 2004. p. 37-38.

PASQUINO, A.F. **Estrutura populacional da raia-viola-de-focinho-curto, *Zapteryx brevirostris* (Muller & Henle, 1841) (Chondrichthyes, Rhinobatidae), da costa do Estado de São Paulo**. 2006. 55p. Monografia de

Conclusão de Curso (Graduação) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São Vicente.

PONZ-LOURO, M. **Estratégias e táticas reprodutivas de elasmobrânquios no ecossistema de Ubatuba, SP, Brasil.** 1995. 95p. Dissertação (Mestrado) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.

POUGH, F.H.; JANIS, C.M.; HEISER, J.B. **A Vida dos Vertebrados.** 3 ed. São Paulo: Ed. Atheneu, 2003, 699p.

PRATT, H.L. Elasmobranch gonad structure: a description and a survey. **Copeia**. v. 1988, n. 3, p. 719-729, 1988.

PRATT, H.L. Reproduction in the blue shark, *Prionace glauca*. **Fish. Bull.**, v. 77, n. 2, 1979.

PRATT, H.L.; CASEY, J.G. Shark Reproductive Strategies as a Limiting Factor in Directed Fisheries, with a Review of Holden's Method of Estimating Growth-Parameters. *In*: PRATT, H. L.; GRUBER, S. H. & TANIUCHI, T. (Eds) **Elasmobranchs as Living Resources**: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Technical Report NMFS., v. 90, p. 97-109, 1990.

PRATT, H.L.; OTAKE, T. Recommendations for work needed to increase our knowledge of reproduction relative to fishery management. *In*: PRATT, H. L.; GRUBER, S. H. & TANIUCHI, T. (Eds) **Elasmobranchs as Living Resources**: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries. NOAA Technical Report NMFS., v. 90, p. 509-510, 1990.

RENFREE, M.B.; SHAW, G. Diapause. **Annu. Rev. Physiol.**, v. 62, p. 353-375, 2000.

ROSSOUW, G.J. Age and growth of the sand shark, *Rhinobatos annulatus*, in Algoa Bay, South Africa. **J. Fish. Biol.** v. 25, p. 213-222, 1984.

SALAZAR-HERMOSO, F.; VILLAVICENCIO-GARAYZAR, C. Relative abundance of the shovelnose guitarfish *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856) (Pisces: Rhinobatidae) in Bahía Almejas, Baja California Sur, from 1991 to 1995. **Cien. Mar.**, v. 25, n. 3, p. 401-422, 1999.

- SANTOS, C.; CORTELLETE, G.M.; ARAÚJO, K.C.B.; SPACH, H.L. Estrutura populacional da raia-viola *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), na plataforma adjacente à Baía de Paranaguá, PR. **Acta Biol. Leopond.**, v. 28, n. 1, p. 32-37, 2006.
- SHIBUYA, A.; ROSA, R.S.; SOARES, M.C. Note on the diet of the guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1792) (Elasmobranchii: Rhinobatidae) from the coast of Paraíba, Brazil. **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 27, n. 1, p. 63-34, 2005.
- SMINKEY, T.R.; MUSICK, J.A. Demographic analysis of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in the western North Atlantic. **Fish. Bull.** v. 94, p. 341-347, 1996.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J. **Biometry: the principles and practices of statistics in biological research**. 3<sup>a</sup>ed. San Francisco: W. H. Freeman, 1995. 776p.
- SPRINGER, S. Social organization of shark populations. In: GILBERT, P. W.; MATHEWSON, R. F.; RALL, D. P. (Eds) **Sharks, Skates and Rays**. John Hopkins University Press, 1967, p. 149-174.
- STOBUTZKI, I.; MILLER, M.; BREWER, D. Sustainability of fishery bycatch: a process for assessing highly diverse and numerous bycatch. **Environ. Conserv.** v. 28, p. 167–181, 2001.
- TAMINI, L.L.; CHIARAMONTE, G.E.; PEREZ, J.E.; CAPPOZZO, H.L. Batoids in a coastal trawl fishery of Argentina. **Fish. Res.**, v. 77, p. 326-332, 2006. Doi: 10.1016/j.fishres.2005.08.013.
- THORSON, T.B. Human impacts on shark populations. In: COOK, S. (Ed.) **Sharks, an inquiry into biology, behavior, fisheries and use** (Proceedings of a conference, Portland, Oregon USA, October 13-15, 1985), Oregon State University Extension Service EM8330, march 1987.
- VALENTINI, H.; PEZZUTO, P.R. Análise das Principais pescarias Comerciais da Região Sudeste-Sul do Brasil com Base na Produção Controlada do Período 1986-2004. Série Documentos Revizee – Score Sul, Instituto Oceanográfico USP, São Paulo, 2006. 56 p.

- VAZZOLER, A.E.A.M. Diversificação fisiológica e morfológica de *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1822) ao Sul de Cabo Frio, Brasil. **Bol. Inst. Oceanogr.**, v. 20, n. 1, p. 1-70, 1971.
- VAZZOLER, A.E.A.M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: EDUEM. 1996. 169p.
- VILLAVICENCIO-GARAYZAR, C.J. Biología reproductiva de la guitarra-pinta, *Zapteryx exasperata* (Pisces: Rhinobatidae), en Bahía Almejas, Baja California Sur, México. **Cienc. Mar.**, v. 21, n. 2, p. 141-153, 1995.
- VOOREN, C.M.; KLIPPEL, S. Diretrizes para a conservação de espécies ameaçadas de elasmobrânquios. In: VOOREN, C.M.; KLIPPEL, S. (Eds) **Ações para a conservação de tubarões e raias no Sul do Brasil**. Ed. Igaré, Porto Alegre. 2005. 261p.
- VOOREN, C.M.; LESSA, R.P.T.; KLIPPEL, S. Biologia e status de conservação da viola *Rhinobatos horkelii*. In: VOOREN, C.M.; KLIPPEL, S. (Eds) **Ações para a conservação de tubarões e raias no Sul do Brasil**. Ed. Igaré, Porto Alegre. 2005. 261p.
- WALKER, T.I. Reproduction in Fisheries Science. In: HAMLETT, W.C. (Ed) **Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes**. Science Publishers Inc., Plymouth. p. 81-127, 2005.
- WALMSLEY-HART, S.A.; SAUER, W.H.H. & BUXTON, C.D. The biology of the skates *Raja wallacei* and *R. pullopunctata* (Batoidea: Rajidae) on the Agulhas Bank, South Africa. **S. Afr. J. Mar. Sci.**, v. 21, p. 165-179, 1999.
- WENBIN, Z.; SHUYUAN, Q. Reproductive biology of the guitarfish *Rhinobatos hynnicephalus*. **Environ. Biol. Fish.** v. 38, p.81-93, 1993.
- WHITE, W.T.; MARSHALL, A.D. 2006. *Rhinobatos thouin*. In: IUCN 2009. **IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2009.1. Disponível na Internet em: <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Data de acesso: 16 de setembro de 2009.
- WILGA, D.C.; MOTTA, P.J. Feeding mechanism of the atlantic guitarfish *Rhinobatos lentiginosus*: modulation of kinematic and motor activity. **J. Exp. Biol.**, n. 201, p. 3167-3184, 1998.

WOURMS, J.P. Reproduction and development in chondrichthyan fishes. **Amer. Zool.**, n. 17, p. 379-410, 1977.

WOURMS, J.P. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. **Amer. Zool.**, n. 21, p. 473-515, 1981.

YOKOTA, L. **Caiçara do Norte (RN): Um berçário de tubarões e raias?** 2005. 109p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

YOKOTA, L.; LESSA, R.P. A nursery area for sharks and rays in Northeastern Brazil. **Environ. Biol. Fish.** v. 75, p.349-360, 2006.

ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. 3<sup>a</sup> Ed. New Jersey: Prentice Hall, 1996. 860p.