

Marcos Tavares-Dias

Embrapa Amapá (Macapá, AP)

Wagner dos Santos Mariano

Universidade Federal de Tocantins (Araguaína, TO)
(Organizadores)

Aquicultura no Brasil: novas Perspectivas

Volume 1

**Aspectos Biológicos, Fisiológicos e Sanitários de
Organismos Aquáticos**



CAPÍTULO 5

EFEITOS DA MANIPULAÇÃO DO FOTOPERÍODO EM PEIXES

Galileu Crovatto Veras¹
Marcos Ferreira Brabo
Luis David Solis Murgas
Ana Lúcia Salaro

INTRODUÇÃO

Ritmos biológicos em peixes

Qualquer evento que se repete regularmente em um ser vivo é estabelecido como ritmo biológico. Os ritmos relacionados às mudanças ambientais são aqueles mais pesquisados, podendo o animal se adaptar a um determinado ambiente quando um evento é cíclico. De acordo com sua periodicidade, os ritmos biológicos têm sido classificados como ultradiano, ciclos que se repetem em intervalos de até 20 horas; circadianos, ciclos que se repetem em intervalos de 20 até 28 horas; e infradianos, ciclos que se repetem em intervalos maiores do que 28 horas (Schulz & Leuchtenberger, 2006). Dentre estes ritmos, o ciclo circadiano é avaliado como o mais importante fator ambiental sincronizador dos ritmos biológicos (Vera et al., 2007) e atuante nos mais variados grupos de invertebrados e vertebrados, sendo assim um dos mais estudados (Vera et al., 2009).

Com os ciclos geofísicos dos movimentos da terra, recorrentes ciclos periódicos vivenciados pelos organismos vivos são evidenciados. Com estes ciclos, os animais têm conseguido aperfeiçoar os processos biológicos, desenvolvendo comportamentos e mecanismos fisiológicos para antecipar

Veras et al. Efeitos da manipulação do fotoperíodo em peixes. In: Tavares-Dias, M. & Mariano, W.S. (Org.). Aquicultura no Brasil: novas perspectivas. São Carlos, Editora Pedro & João, 2015.

previsíveis mudanças no ambiente. Estas mudanças atuam como um “*Zeitgeber*”, ou seja, um sincronizador que coordena os ritmos biológicos em sua periodicidade, amplitude e fase (Vera et al., 2009).

No entanto, não somente os ciclos geofísicos são compreendidos por um sincronizador “*Zeitgeber*”, também há os relacionados a ciclos sociais ou com a disponibilidade de alimento, sendo este último considerado um dos mais importantes sincronizadores para vários grupos de vertebrados (Sánchez-Vázquez et al., 1995; Vera et al., 2007), inclusive os peixes. Desse modo, existem vários sincronizadores que têm a capacidade de promover a sincronização dos ritmos biológicos dentro de um organismo.

CONTROLE DO RELÓGIO BIOLÓGICO EM PEIXES

A captação da informação fótica e o seu processamento, são eventos de grande importância que regulam diferentes funções do corpo, sendo o hormônio melatonina responsável por este evento (Falcón et al., 2010; Villamizar et al., 2012). Este é sintetizado principalmente pela glândula pineal e retina, sendo regulado diretamente pelo ciclo diário de luz/escuro, ou seja, pelo fotoperíodo diário (Nikaido et al., 2010). Desta forma, a melatonina é sintetizada com flutuação regular em intervalos de 24 horas, ou seja, de forma rítmica, sendo sua liberação apenas durante o período escuro e inibida em presença de luz (Villamizar et al., 2012). Assim, esta ritmicidade torna-se a base para eventos fisiológicos, incluindo atividade locomotora, crescimento e reprodução.

Já muito bem descrita, a melatonina é sintetizada por duas reações enzimáticas (Seth & Maitra, 2010). O triptofano, aminoácido precursor para síntese da melatonina, é captado da circulação e transformado em 5-hidroxitriptofano (5-HTP) por meio da enzima triptofano hidroxilase-1 (TPH1), cuja atividade está aumentada na fase de escuro. A enzima 5-HTP descarboxilase descarboxila o 5-HTP, gerando a serotonina, que é metabolizada durante a fase de escuro à N-acetilserotonina (NAS) pela ação da enzima arilalquilamina N-acetiltransferase (AA-NAT). Em seguida, a enzima hiroxi-indol-O-metiltransferase (AA-NAT) utiliza a NAS

como substrato, gerando o produto final 5-metoxi-N-acetiltriptamina, ou seja, a melatonina (Falcón et al., 2010).

Para espécies de peixes teleósteos, as pesquisas atuais com o hormônio melatonina têm trazido evidências adicionais com relação aos mamíferos. Estas sugerem que os mecanismos envolvidos na percepção da luz e transdução teriam mudado radicalmente, provavelmente por refletir o ambiente o qual estes peixes evoluíram ao longo dos anos (Migaud et al., 2007; Vera et al., 2009; Falcón et al., 2010). Assim, o sistema circadiano de teleósteos é classificado como um multifotorreceptor e multioscillador (Wright et al., 2006; Falcón et al., 2010).

O controle da liberação da melatonina tem sido sugerido pela existência de um oscilador controlado por meio da pineal, retina e o cérebro, estando estas estruturas envolvidas na transdução do sinal fótico para estabelecer um ritmo circadiano em peixes (Ekstrom & Meissl, 1997; Falcón et al., 2010). O nível de interação entre essas estruturas pode variar para cada indivíduo, de acordo com as condições fisiológicas e ambientais, resultando em uma plasticidade no sistema circadiano dos peixes teleósteos (Falcón et al., 2010). Até algum tempo, apenas dois tipos de controle de liberação de melatonina eram propostos, sendo um especialmente para o salmão e outro para as demais espécies de peixes teleósteos. Atualmente, três tipos podem estar presentes. O terceiro se baseia no controle fótico da produção de melatonina pelos olhos, assim como também pela glândula pineal (Migaud et al., 2007; Falcón et al., 2010).

Em trabalhos com salmão e truta (Migaud et al., 2007) e com goldfish (Kezuka et al., 1992), os níveis plasmáticos de melatonina não foram afetados quando estes peixes foram oftalmectomizados. Este estudo confirma que estas espécies não precisam dos olhos para o controle rítmico da produção de melatonina, sendo a glândula pineal é luz sensível. (Ekstrom & Meissl, 1997). Neste caso, as células da pineal atuam tanto na percepção da luz como na produção de melatonina, sendo este sistema considerado não especializado. Assim, este fato também confirma que, para estas

espécies, a melatonina produzida pelos olhos não contribui para os níveis plasmáticos (Migaud et al., 2007).

Com seabass e bacalhau oftalmectomizados, um intermediário sistema pode ser exemplificado. Neste caso um significativo decréscimo da produção de melatonina no período noturno foi observado (Migaud et al., 2007). Resultados que corroboram com os prévios realizados com pássaros (Brandstatter, 2003), anfíbios (Wright et al., 2006) e seabass (Falcón et al., 2007). Em todas estas espécies sugere-se que, tanto os olhos, quanto a glândula pineal, são necessários para sustentar a oscilação dos ritmos de melatonina. Assim, por meio de projeções neurais no cérebro, a luz percebida pelos olhos pode regular a síntese de melatonina pela glândula pineal (Yáñez & Anadón, 1998). Estas diferenças entre a produção de melatonina pela pineal e retina podem ser devido a diferentes papéis funcionais, sendo a melatonina proveniente da glândula pineal, a verdadeira indicadora endócrina do ciclo circadiano (Migaud et al., 2007; Falcón et al., 2007; Falcón et al., 2010), enquanto que a originária dos olhos pode estar envolvida na proteção parácrina e adaptação de retina (Falcón et al., 2003; Migaud et al., 2007).

Por outro lado, a tilápia e catfish apresentam um terceiro tipo de sistema circadiano, sendo este especializado. Neste caso, a glândula pineal é muito menos sensível do que em outras espécies de teleosteos, ou até mesmo não apresenta sensibilidade à luz. Quando estas duas espécies são oftalmectomizadas, estas não apresentam um ciclo circadiano independente, sendo a produção de melatonina noturna suprimida, mantendo-se nos níveis como durante o dia. Entretanto, no caso de mamíferos, uma fundamental diferença permanece, sendo que a falta de um aparente ciclo circadiano levaria a produção de melatonina na ausência dos olhos (Migaud et al., 2007).

A rápida adaptação a determinados nichos ambientais dentro dos quais os peixes têm sido submetidos ao longo da evolução, por uma variedade de pressões ainda desconhecidas, provavelmente resultaram em diferenças na organização da percepção e o

processamento da informação fótica (Migaud et al., 2007; Vera et al., 2009; Falcón et al., 2010). Durante um longo período, os peixes, principalmente os de água doce, têm evoluído nos ambientes mais adversos, sendo que essa evolução deve-se a vários fatores, como por exemplo, a temperatura, o nível da água, a disponibilidade de alimento, a predação, como também o fotoperíodo regulado pelo sistema circadiano (Migaud et al., 2007). Essas diferenças no eixo circadiano dos peixes teleósteos sugerem claramente que mudanças têm ocorrido dentro dessa classe em direção a um sistema circadiano compartimentado, similar ao que ocorre em mamíferos (Migaud et al., 2007; Falcón et al., 2010). Assim, mais estudos anatômicos da pineal e o papel da retina, fazem-se necessários para melhor compreender estes resultados.

O FOTOPERÍODO SOBRE A ATIVIDADE LOCOMOTORA EM PEIXES

O padrão de atividade locomotora dos peixes submetidos ao ciclo diário de luz e escuro podem ser classificados como diurnos, noturnos e crepusculares (Madrid et al., 2001; Blanco-Vives & Sánchez-Vázquez, 2009). Em trabalhos com goldfish *Carassius auratus* (López-Olmeda et al., 2006), zebrafish *Danio rerio* (Blanco-Vives & Sánchez-Vázquez, 2009), pirapitinga *Piaractus brachypomus* (Baras, 2000), com tilápia-do-nilo *Oreochromis niloticus* (Toguyeni et al., 1997; Veras et al., 2013b) e lambari *Astyanax bimaculatus* (Navarro et al., 2014), foi demonstrado que essas espécies apresentam maior atividade locomotora durante o período de luz, sendo deste modo classificadas como predominantemente diurnas.

No entanto, estudos com tenca *Tinca tinca* (Herrero et al., 2003) e linguado *Solea senegalensis* (Bayarri et al., 2004), demonstraram que a atividade locomotora para estas espécies ocorre predominantemente na ausência de luz, sendo estas classificadas como de hábito noturno. Assim, conclui-se que o ciclo luz/escuro tem sido considerado um dos mais importantes fatores ambientais sincronizadores do ritmo biológico (Vera et al., 2007), sendo o fator chave para sincronização do ritmo de atividade em peixes (Iigo &

Tabata, 1996). Portanto, para o sucesso da criação em cativeiro, o padrão de atividade deve ser levado em consideração.

Por outro lado, para algumas espécies de peixes teleósteos a caracterização do padrão diário de atividade não é tão evidente, podendo haver variação no padrão de atividade dentro da mesma espécie (Vera et al., 2009). Desta forma, em geral, é aceito que o padrão de atividade em peixes demonstre forte plasticidade (Madrid et al., 2001). Essa variabilidade do padrão de atividade foi caracterizada em alguns estudos com sea bass Europeu (Sánchez-Vázquez et al., 1995), goldfish (Sánchez-Vázquez et al., 1996) e adultos de tilápia-do-nilo (Vera et al., 2009). Além disso, em estudos com sharpnose seabream *Diplodus puntazzo* (Vera et al., 2006) e adultos de tilápia-do-nilo (Fortes-Silva et al., 2010a) foi demonstrado a existência de fases independentes entre atividade locomotora e a alimentar.

Como mencionado anteriormente, essa diferença na organização circadiana seria, em grande parte, devido a uma rápida adaptação a pressões de seleções desconhecidas a determinados ambientes em que os grupos de vertebrados, principalmente os peixes, foram submetidos (Migaud et al., 2007). Portanto, tem sido proposto que os peixes de água doce apresentam maior flexibilidade do sistema circadiano do que mamíferos (Iigo & Tabata, 1996) e peixes marinhos, provavelmente devido à relativa instabilidade de seus ambientes (Vera et al., 2009).

FOTOPERÍODO E CRESCIMENTO EM PEIXES

O fotoperíodo, dentre outros fatores ambientais, é o que apresenta maior influência sobre o relógio biológico dos peixes ao afetar a ingestão de alimento, o crescimento, o gasto de energia, a atividade locomotora, bem como interfere nos processos relacionados à digestão e absorção dos nutrientes (Biswas et al., 2002; Veras et al., 2013a,b). Assim, a cada vez se torna mais frequente, dentro das espécies de peixes de interesse comercial, a manipulação do fotoperíodo com objetivo de aprimorar o crescimento.

Em certas espécies de peixes, fotoperíodos longos podem modificar indiretamente o crescimento, seja com o estímulo do consumo de ração, aumento da musculatura em circunstâncias de uma maior atividade locomotora dos animais, melhor eficiência de utilização dos nutrientes (Boeuf & Le Bail, 1999; Biswas et al., 2005, Biswas et al., 2006b) ou devido ao redirecionamento da energia proveniente do desenvolvimento gonadal para o crescimento somático (Rad et al., 2006).

O aumento do fotoperíodo e da temperatura em determinadas espécies de peixes tem levado para rápidos aumentos de GH e IGF-1, sendo estes hormônios potentes estimuladores do crescimento muscular, atuando o GH também como um estimulador do apetite (Taylor & Migaud, 2009). O aumento da ingestão de alimento em peixes diurnos submetidos a longos fotoperíodos pode ser devido à maior atividade destes sob estas condições, apresentando-se maior quando o alimento é ofertado, estimulando, por sua vez, a produção de hormônios orexigênicos sob estas condições (Biswas et al., 2005, Biswas et al., 2006b). Juvenis de truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*) submetidos a um fotoperíodo de 18L:6E demonstram maior crescimento devido ao aumento do nível plasmático de IGF-1 em relação aos peixes submetidos ao fotoperíodo 12L:12E e ao regime de 6L:18E (Taylor et al. 2005). Estudo posterior com a mesma espécie apresentou melhor crescimento quando estes peixes foram submetidos a um fotoperíodo de 24L:0E (Taylor & Migaud, 2009). Por outro lado, em estudos com tilápia-do-nylo, apesar de ter sido verificado uma tendência no aumento da taxa de crescimento específico quando estes peixes foram submetidos a 16L:8E, não se constatou relação entre o nível de transcrição de IGF-1 hepático e os fotoperíodos testados (Cruz & Brown, 2009).

Fotoperíodo de 24L:0E estimulou o crescimento de alevinos e juvenis de red sea bream *Pagrus major* (Biswas et al., 2005; Biswas et al., 2006b). Estes resultados sugerem que para estimular o crescimento, um similar fotoperíodo pode ser utilizado para ambas as fases. Sob um fotoperíodo de 24L:0E, salmão do Atlântico *Salmo salar* (Thorpe et al., 1988); halibut *Hippoglossus hippoglossus* (Jonassen

et al., 2000); gilthead seabream *Sparus aurata* (Kissil et al., 2001); largemouth bass *Micropterus salmoides* (Petit et al., 2003) e larvas do peixe ornamental amazônico *Pyrhulina brevis* (Veras et al., 2014), também têm demonstrado aumentar o crescimento.

No entanto, Almazán-Rueda et al. (2005) demonstraram o bagre africano *Clarias gariepinus* apresentou o melhor crescimento quando submetido aos fotoperíodos de 0L:24E e 6L:18E. Similarmente, a enguia Européia *Anguilla anguilla*, apresentou maior crescimento e melhor conversão alimentar na ausência de luz (0L:24E) em relação aos animais sob 12L:12E (Rodriguez et al., 2009). Isto porque espécies de hábito alimentar bentônico alimentam-se confortavelmente na ausência de luz (Adewolu et al., 2008)

Assim, estas diferenças encontradas no crescimento de diferentes espécies podem ser atribuídas à extrema variação existente na preferência do regime de luz, que depende tanto da espécie quanto da fase de desenvolvimento em que se encontra o animal (Boeuf & Le Bail, 1999; Adewolu et al., 2008).

Como apresentado em revisão por Boeuf & Le Bail (1999) a manipulação do fotoperíodo, não apenas estimula o aumento do consumo de ração, mas também melhora a eficiência de utilização dos nutrientes. Sob regimes contínuos de luz, alto consumo de ração, associado com melhor conversão alimentar, foi demonstrado em várias espécies como largemouth bass *Micropterus salmoides* (Petit et al., 2003); haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Trippel & Neil, 2003) e gilthead seabream *S. aurata* (Kissil et al., 2001; Ginés et al., 2004) e juvenis de tilápia-do-nilo (Veras et al., 2013b). Assim, os peixes expostos a fotoperíodos longos e contínuos, podem apresentar os processos digestivos mais eficientes, melhorando, conseqüentemente a eficiência de retenção dos nutrientes (Biswas et al., 2005, 2006b).

Fotoperíodos longos e contínuos podem fazer com que os peixes apresentem baixa concentração de lipídio corporal, indicando que parte deste lipídio pode ter sido mobilizado como fonte de energia para suprir a elevada demanda energética devido à maior atividade destes animais nestas circunstâncias (Ginés et al., 2004;

Biswas et al., 2005). Além disso, quando os peixes são submetidos a estas condições, o maior crescimento pode ser devido ao aumento da deposição de aminoácidos para a formação da proteína corporal. Isto pode ser atribuído pelo fato das proteínas corporais serem as responsáveis pela maior parte do crescimento em termos de ganho de peso (Biswas et al., 2005).

Assim, fica claro que generalizações não podem ser feitas entre espécies, sendo que durante a criação, cuidados devem ser tomados para determinar a preferência do fotoperíodo de uma determinada espécie (Villamizar et al., 2011). Assim, investigações a este respeito são necessárias para estabelecer uma estratégia adequada de cultivo das mais diversas espécies de peixes em suas diferentes fases de vida.

FOTOPERÍODO E ESTRESSE EM PEIXES

No ambiente aquático, alterações ambientais agudas e crônicas são praticamente inevitáveis, sendo os peixes suscetíveis a estas mudanças, demonstrando respostas que podem desencadear em uma situação de estresse (Barton & Iwama, 1991; Wendelaar Bonga, 1997; Biswas et al., 2004). Nos peixes teleósteos, a elevação plasmática dos níveis de glicose e cortisol é reconhecida como a principal resposta ao estresse, sendo amplamente utilizada como indicador da ação de um agente estressor (Barton & Iwama, 1991; Barton, 1997; Biswas et al., 2006a). O nível basal de cortisol plasmático varia entre as diversas espécies de peixes, sendo que em situações de estresse agudo ocorre um rápido aumento, podendo este nível retornar as condições basais em um período de 24 horas.

Por outro lado, a atuação de agentes estressores crônicos sobre os peixes, faz com que o nível de cortisol plasmático se mantenha elevado por dias ou até mesmo semanas (Pickering & Pottinger, 1989). O estresse crônico além de ser responsável pela supressão da ingestão de alimento (Bernier & Peter, 2001; Wang et al., 2004), reduz o crescimento em consequência da realocação de energia para atividades destinadas a restabelecer a homeostase, tais como respiração, locomoção, regulação hidromineral e reparação de

tecidos (Barton & Iwama, 1991; Wendelaar Bonga, 1997; Barton, 1997; Barcellos et al., 1999).

O hematócrito também tem demonstrado ser uma boa ferramenta na avaliação de estresse em peixes, apresentando normalmente um aumento sob atuação de um agente estressor agudo (Pierson et al., 2004). O aumento dessa variável é atribuído ao fato do recrutamento de eritrócitos do baço e/ou aumento do tamanho dos eritrócitos. Por outro lado, pesquisas também têm demonstrado um decréscimo do hematócrito sob condições de estresse crônico (Barcellos et al., 2004).

A manipulação do fotoperíodo pode influenciar os níveis de hormônios esteroides sexuais, corticosteroides, número de eritrócitos e a atividade locomotora diária, no entanto, o estresse, aparentemente, não é uma consequência dessa manipulação (Biswas et al., 2004; Biswas et al., 2006a). Estudos com tilápia-do-nilo *O. niloticus*, submetidas aos fotoperíodos de 12L:12E e 6L:6D, demonstrou que estes animais não apresentaram estresse agudo ou crônico quando submetidos a esses fotoperíodos (Biswas et al., 2004). Veras et al. (2013a), em estudos com juvenis da mesma espécie, também constataram que a manipulação do fotoperíodo não influencia os parâmetros relacionados ao estresse, como hematócrito, glicose e cortisol plasmático. Juvenis de red sea bream *P. major* apresentaram melhor crescimento quando criados sob fotoperíodo de 24L:0E, não apresentando nenhuma resposta relacionada ao estresse (Biswas et al., 2006a; Biswas et al., 2006b). Da mesma forma, juvenis de *P. major* apresentaram melhor crescimento quando submetidos a um fotoperíodo de 24L:0E, não apresentando nenhuma resposta significativa a um estresse agudo ou crônico (Biswas et al., 2006a). Estudo com striped knifejaw *Oplegnathus fasciatus*, submetidos a diferentes fotoperíodos demonstrou que, além da manipulação do fotoperíodo aumentar o crescimento e a retenção de proteína, também não causou alterações nos parâmetros relacionados ao estresse (Biswas et al., 2008).

Por outro lado, a manipulação do fotoperíodo demonstrou induzir uma significativa resposta ao estresse em truta arco-íris

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

Diversas funções neurais e endócrinas são influenciadas pela melatonina, molécula multifuncional que regula os processos de ingestão de alimento, osmorregulação, reprodução, assim como respostas ao estresse (Falcón et al., 2010; López-Patiño et al., 2013). Assim, como aves e mamíferos, nos peixes também há evidências em relação à supressão do efeito da melatonina sobre o eixo hipotálamo-hipófise-tecido interrenal, tais como redução dos níveis de glicocorticóides e atividade locomotora (Azpeleta et al., 2010; López-Patiño et al., 2013). Outras moléculas precursoras da melatonina, como o aminoácido triptofano e a serotonina, também demonstraram ter atuado como mitigadoras da capacidade de resposta ao estresse em peixes (Tejpal et al., 2009). Estudo com truta arco-íris *O. mykiss* demonstraram que houve uma neutralização da elevação do cortisol plasmático nos peixes alimentados com altos níveis de L-triptofano (Lepage et al., 2002). Ainda, em estudos com *Solea senegalensis* foi demonstrado que a adição de melatonina nos tanques de peixes submetidos a situações de estresse resultou em uma redução dos níveis de cortisol e da glicogenólise no fígado destes peixes (López-Patiño et al., 2013).

Dessa forma, torna-se claro o efeito da melatonina sobre alguns parâmetros fisiológicos relacionados ao estresse, demonstrando haver uma relação entre o eixo melatoninérgico e relacionado ao estresse. Esse efeito é demonstrado em algumas espécies de peixes, onde a melatonina aparece neutralizando, por

exemplo, o incremento do cortisol plasmático mediante situações de estresse (López-Patiño et al., 2013).

FOTOPERÍODO E O SISTEMA IMUNOLÓGICO DE PEIXES

A aquicultura vem se desenvolvendo rapidamente e em sistemas cada vez mais intensivos de produção. No entanto, este acelerado crescimento pode resultar em surtos de doenças que podem limitar seriamente o sucesso da atividade. Assim, para se evitar a instalação de uma determinada enfermidade, três componentes que interagem continuamente (hospedeiro, patógeno e ambiente) devem estar continuamente em equilíbrio. Mesmo o patógeno estando presente no ambiente, alguns surtos de doenças somente ocorrerão caso as condições do ambiente favorecerem sua propagação. Assim, o ambiente aquático pode torna-se bastante crítico para se manter a homeostase dos peixes, uma vez que este meio está sujeito a grandes variações. Neste ambiente, a salinidade da água, a temperatura e o fotoperíodo, são os fatores ambientais mais importantes na regulação do equilíbrio fisiológico dos peixes (Esteban et al., 2006). Dentre estes fatores, o fotoperíodo é conhecido por regular diversas atividades energeticamente dispendiosas do organismo, sendo seu papel no sistema imunológico sido reconhecido somente recentemente (Prendergast et al., 2004).

Evidências anatômicas, fisiológicas e farmacológicas auxiliam na confirmação do conceito de que o sistema nervoso e o endócrino interagem com o sistema imunológico. A glândula pineal, assim como seu hormônio secretado, a melatonina, são considerados como sincronizadores dos ritmos diários de luz/ escuro na maioria dos vertebrados (Cassone, 1998), incluindo os peixes teleósteos (Ekstron & Meissl, 1997). Assim, a síntese e secreção da melatonina são estimuladas durante o período de escuro e suprimidas na presença de luz (Carrillo-Vico et al., 2005). Inúmeros estudos têm demonstrado uma associação entre a duração do período de luz do ambiente e alguns parâmetros imunes de algumas espécies de aves e mamíferos. No entanto, poucos são os relatos sobre esta relação para peixes. Estas pesquisas demonstram que em fotoperíodos curtos, os quais

normalmente são elevados os níveis de melatonina, ambos os componentes do sistema imune, humoral e celular, são aprimorados quando comparados com animais submetidos a longos fotoperíodos (Moor & Siopes, 2003). Em aves, uma clara relação entre o aumento da atividade fagocítica de leucócitos, principal resposta celular do sistema imune inato, e o pico noturno de melatonina, sugere uma estreita relação entre este hormônio e o sistema imune não específico (Terrón et al., 2005).

Apesar de escassos, estudos com peixes tem demonstrado um claro ritmo circadiano de parâmetros do sistema imunológico, os quais podem estar relacionados com os níveis de melatonina. Esteban et al. (2006), em estudo com seabream *S. aurata* e sea bass *Dicentrarchus labrax*, demonstraram que durante o período noturno a atividade das proteínas do sistema complemento atingem valores mais baixos, sendo elevadas durante o período de luz. Já a atividade da peroxidase segue um padrão inverso, com valores elevados durante o período de escuro e diminuindo durante as horas de luz. Embora com um padrão de atividade interespecífica diferente, foi observado que a lisozima segue claramente um padrão de ciclo diário. Para *S. aurata*, a atividade da lisozima atingiu maiores valores às 20:00 horas, aumentando durante as horas de luz, antes de diminuir durante as horas de ausência de luz. Por outro lado, para *D. labrax*, os níveis séricos de lisozima diminuíram durante as horas de luz e aumentaram durante o período de escuro, sendo os valores mais elevados obtidos às 8:00 horas, ou seja, no fim da fase escura. Neste caso é importante ressaltar, que para ambas as espécies de peixes, em qualquer horário, há pelo menos um aumento de atividade, não ficando o peixe imunologicamente vulnerável.

Portanto, nota-se claramente um efeito do fotoperíodo sobre o sistema imunológico inato humoral. Assim, indicações práticas, incluindo a manipulação do ciclo luz/escuro, podem ser consideradas como uma potencial e valiosa ferramenta para reforçar o sistema imune e bem-estar em peixes em sistemas intensivos de produção. Além disso, tornam-se claras as evidências de que em

peixes, assim como nos mamíferos, a glândula pineal e seu hormônio secretado na fase noturna, a melatonina, desempenham um papel importante no controle de respostas do sistema imunológico. Assim, mais pesquisas são necessárias para ajudar a esclarecer mais sobre o assunto.

FOTOPERÍODO SOBRE DEFORMIDADES E DOENÇAS EM PEIXES

Nem sempre a manipulação do fotoperíodo traz benefícios no desempenho e sobrevivência dos peixes. Alterações no regime de luz podem levar a efeitos negativos no metabolismo e desenvolvimento dos peixes, principalmente quando muito diferente do seu meio natural (Villamizar et al., 2011). No entanto, exceto na fase larval dos peixes, é escassa a literatura onde se relata um aumento em doenças ou mortalidade associada com a aplicação do fotoperíodo artificial.

Regimes longos ou constante de luz tem demonstrado um efeito negativo no desenvolvimento de larvas de várias espécies (Villamizar et al., 2011). Segundo Villamizar et al. (2009), larvas de sea bass mantidas em condições de 24L:0E desenvolveram nadadeiras e dentes mais rápido do que as sob condições de 0L:24E e 12L:12E. No entanto, sob estas condições, apresentaram reduzida inflação da bexiga natatória, tendo, portanto, seu bem estar comprometido. Sendo assim, embora o regime de luz constante proporcione o melhor crescimento das larvas, as mesmas não apresentavam uma adequada inflação da bexiga natatória.

Sob regime constante de luz, também há registros de deformações do esqueleto de larvas de algumas espécies de peixes. Tal fato foi exemplificado pela alta porcentagem de indivíduos com má formação da mandíbula quando larvas de sea bass (Villamizar et al., 2009) e de *S. senegalensis* (Blanco-Vives et al., 2010) foram mantidas em constante condição de luz. Além disso, ainda Blanco-Vives et al. (2010) demonstraram alta taxa de mortalidade das larvas mantidas sob 24L:0E e 0L:24E quando comparadas com o fotoperíodo de 12L:12E.

Por outro lado, são escassas as informações com juvenis e adultos sobre a influência do fotoperíodo artificial como um possível agente estressor (Biswas et al., 2006a, b; Biswas et al, 2008; Veras et al., 2013a) e causador de enfermidades. No entanto, Valenzuela et al. (2012), constataram que a aplicação de um artificial fotoperíodo (14L:10D e 24L:0D) sobre truta arco-íris *O. myskiss* resultou em elevada taxa de mortalidade 36% e 25%, respectivamente, quando comparado com peixes submetidos ao fotoperíodo de 12L:12D (7%). Peixes sujeitos aos fotoperíodos artificiais demonstraram escurecimento da pele, natação errática e letargia. Dentre as modificações morfológicas, os peixes ainda apresentaram lesões cutâneas e necroses ulcerativas. Além disso, por meio de exames de sangue, histopatológico e isolamento e identificação de patógenos, constatou-se como principais agentes causadores da mortalidade, as bactérias *Flavobacterium psychrophilum*, associada com *Aeromonas* sp., *Pseudomonas* sp. e o fungo *Saprolegnia* sp. Dessa forma, a aplicação de artificiais fotoperíodos para estes peixes podem fazer com que estes fiquem mais susceptíveis a doenças oportunistas, sendo aconselhável a realização de medidas preventivas aos peixes submetidos a esta manipulação do fotoperíodo (Valenzuela et al., 2012). No entanto, poucas, ou até mesmo inexistentes são as informações sobre os efeitos prolongados do fotoperíodo artificial sobre o sistema imunológico e o desencadeamento de doenças em peixes de interesse para a piscicultura.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Dentro desse contexto, constata-se que nos peixes, assim como em outros vertebrados, ocorrem eventos biológicos cíclicos que se repetem em tempo definido, sendo chamados de ritmos biológicos. Um desses principais ritmos, o ritmo circadiano, que se repete em intervalo de 24 horas, é influenciado, principalmente, pelo ciclo diário de luz e escuro, ou seja, o fotoperíodo, o qual é regulado pela melatonina, sintetizado durante o período noturno pela glândula pineal. Assim, devido à importância desse ritmo no comportamento e processos fisiológicos, vários estudos com peixes vêm sendo

realizados, demonstrando como a manipulação do fotoperíodo pode influenciar a atividade locomotora e alimentar, o crescimento e a reprodução destes animais.

Contudo, são raras as informações dos efeitos da utilização de fotoperíodos artificiais sobre a homeostase em peixes, principalmente com relação às consequências sobre o eixo hipotálamo-hipófise-tecido inter-renal, o sistema imunológico e o possível desencadeamento de enfermidades. Assim, como a cada dia a aquicultura caminha a passos largos para a produção em sistemas cada vez mais intensivos de produção, onde se controlam todos os fatores químicos e físicos da água, mais estudos são necessários, principalmente por maiores períodos de cultivo e nas diferentes fases de vida desses animais, podendo avaliar assim as possíveis manipulações do fotoperíodo durante o ciclo de produção.

REFERÊNCIAS

- ADEWOLU, M. A.; ADENIJI, C. A.; ADEJOBI, A. B. Feed utilization, growth and survival of *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) fingerlings cultured under different photoperiods. *Aquaculture*, 283: 64-67, 2008.
- ALMAZÁN-RUEDA, P.; VAN HELMOND, A. T. M.; VERRETH, J. A. J.; SCHRAMA, J. W. Photoperiod affects growth, behaviour and stress variables in *Clarias gariepinus*. *Journal of Fish Biology*, 67: 1029-1039, 2005.
- AZPELETA, C.; MARTÍNEZ-ALVAREZ, R. M.; DELGADO, M. J.; ISORNA, E.; DE PEDRO, N. Melatonin reduces locomotor activity and circulating cortisol in goldfish. *Hormones and Behavior*, 57: 323-329, 2010.
- BARAS, E. Day-night alternation prevails over food availability in synchronising the activity of *Piaractus brachyomus* (Characidae). *Aquatic Living Resources*, 13: 115-120, 2000.
- BARCELLOS, L. J. G.; KREUTZ, L. C.; DE SOUZA, S. M. G.; RODRIGUES, L. B.; FIOREZE, I.; QUEVEDO, R. M.; CERICATO, L.; SOSO, A. B.; FAGUNDES, M.; CONRAD, J.; DE ALMEIDA LACERDA, L.; TERRA, S. Hematological changes in jundiá (*Rhamdia quelen* Quoy and Gaimard *Pimelodidae*) after acute and chronic stress caused by usual aquacultural management, with emphasis on immunosuppressive effects. *Aquaculture*, 237: 229-236, 2004.
- BARCELLOS, L. J. G.; NICOLAIEWSKY, S.; DE SOUZA, S. M. G.; LULHIER, F. Plasmatic levels of cortisol in the response to acute stress in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), previously exposed to chronic stress. *Aquaculture Research*, 30: 437-444, 1999.
- BARTON, B. A. Stress in finfish: past, present and future – a historical perspective. In: IWAMA, G.K.; PICKERING, A.D.; SUMPTER, J.P.; SCHRECK, C.B. (Eds.). *Fish*

stress and Health in Aquaculture (Society for Experimental Biology Seminar Series 62). Cambridge: Cambridge University Press, p.1-33, 1997.

BARTON, B. A.; IWAMA, G. K. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annual Review Fish Diseases*, 1: 3-26, 1991.

BAYARRI, M. J.; MUÑOZ-CUETO, J. A.; LÓPEZ-OLMEDA, J. F.; VERA, L. M.; ROL DE LAMA, M. A.; MADRID, J. A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Daily locomotor activity and melatonin rhythms in Senegal sole (*Solea senegalensis*). *Physiology Behavior*, 81: 577-583, 2004.

BERNIER, N. J.; PETER, R. E. The hypothalamic-pituitary-interrenal axis and the control of food intake in teleost fish. *Comparative Biochemistry Physiology B*, 129: 639-644, 2001.

BISWAS, A. K.; MAITA, M.; YOSHIZAKI, G.; TAKEUCHI, T. Physiological responses in Nile tilapia exposed to different photoperiod regimes. *Journal of Fish Biology*, 65: 811-821, 2004.

BISWAS, A. K.; SEOKA, M.; INOUE, Y.; TAKII, K.; KUMAI, H. Photoperiod influences the growth, food intake, feed efficiency and digestibility of red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 250: 666-673, 2005.

BISWAS, A. K.; SEOKA, M.; TAKII, K.; MAITA, M.; KUMAI, H. Effect of photoperiod manipulation on the growth performance and stress response of juvenile red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 258: 350-356, 2006b.

BISWAS, A. K.; SEOKA, M.; TAKII, K.; MAITA, M.; KUMAI, H. Stress response of red sea bream *Pagrus major* to acute handling and chronic photoperiod manipulation. *Aquaculture*, 252: 566-572, 2006a.

BISWAS, A. K.; SEOKA, M.; UENO, K.; YONG, A. S. K.; BISWAS, B. K.; KIM, Y.; TAKII, K.; KUMAI, H. Growth performance and physiological responses in striped knifejaw, *Oplegnathus fasciatus*, held under different photoperiods. *Aquaculture*, 279: 42-46, 2008.

BISWAS, A. K.; ENDO, M.; TAKEUCHI, T. Effect of different photoperiod cycles on metabolic rate and energy loss of both fed and unfed young tilapia *Oreochromis niloticus*: Part I. *Fisheries Science*, 68: 465-477, 2002.

BLANCO-VIVES, B.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Synchronisation to light and feeding time of circadian rhythms of spawning and locomotor activity in zebrafish. *Physiology Behavior*, 98: 268-275, 2009.

BLANCO-VIVES, B.; VILLAMIZAR, N.; RAMOS, J.; BAYARRI, M. J.; CHEREGUINI, O.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Effect of daily thermo and photoperiods of different light spectrum on the development of Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae. *Aquaculture*, 306: 137-145, 2010.

BOEUF, G.; LE BAIL, P. Y. Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*, 177: 129-152, 1999.

BRANDSTATTER, R. Encoding time of day and time of year by the avian circadian system. *Journal of Neuroendocrinology*, 15: 398-404, 2003.

CASSONE, V. M. Melatonin's role in vertebrate circadian rhythms. *Chronobiology International*, 15: 457-473, 1998.

CARRILLO-VICO, A.; GUERRERO, J. M.; LARDONE, P. J.; REITER, R. J. A review of the multiple actions of the melatonin on the immune system. *Endocrine*, 27: 189-200, 2005.

CRUZ, E. M. V.; BROWN, C. L. Influence of the photoperiod on growth rate and insulin-like growth factor-I gene expression in Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. *Journal of Fish Biology*, 75: 130-141, 2009.

EKSTRÖM, P.; MEISSL, H. The pineal organ of teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 199-284, 1997.

EL-SAYED, A. F. M.; KAWANNA, M. Effects of photoperiod on the performance of farmed Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. I-Growth, feed utilization efficiency and survival of fry and fingerlings. *Aquaculture*, 231: 393-402, 2004.

ESTEBAN, M. A.; CUESTA, A.; RODRIGUEZ, A.; MESSEGUER, J. Effect of photoperiod on the fish innate immune system: a link between fish pineal gland and the immune system. *Journal of Pineal Research*, 41: 261-266, 2006.

FALCÓN, J.; BESSEAU, L.; FAZZARI, D.; ATTIA, J.; GAILDRAT, P.; BEAUCHAUD, M.; BOEUF, G. Melatonin modulates secretion of growth hormone and prolactin by trout pituitary glands and cells in culture. *Endocrinology*, 144: 4648-4658, 2003.

FALCÓN, J.; BESSEAU, L.; SAUZET, S.; BOEUF, G. Melatonin effects on the hypothalamo-pituitary axis in fish. *Trends in endocrinology and metabolism*, 18: 81-88, 2007.

FÁLCÓN, J.; MIGAUD, H.; MUÑOS-CUETO, J. A.; CARRILLO, M. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish. *General and Comparative Endocrinology*, 165: 469-482, 2010.

FISZBEIN, A.; CÁNEPA, M.; VÁZQUEZ, G. R.; MAGGESE, C.; PANDOLFI, M. Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiology Behavior*, 99: 425-43, 2010.

FORTES-SILVA, R.; MARTÍNEZ, F. J.; VILLARROEL, M.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ F. J. Daily rhythms of locomotor activity, feeding behavior and dietary selection in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Comparative Biochemistry Physiology A*, 156: 445-450, 2010.

GINÉS, R.; AFONSO, J. M.; ARGÜELLO, A.; ZAMORANO, M. J.; LOPEZ, J. L. The effects of long-day photoperiod on growth, body composition and skin colour in immature gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture Research*, 35: 1207-1212, 2004.

HERRERO, M. J.; MADRID, J. A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Entrainment to light of circadian activity rhythms in tench (*Tinca tinca*). *Chronobiology International*, 20: 1001-1017, 2003.

IIGO, M.; TABATA, M. Circadian rhythms of locomotor activity in the goldfish *Carassius auratus*. *Physiology Behavior*, 60: 775-781, 1996.

JONASSEN, T. M.; IMSLAND, A. K.; STEFANSSON, S. O. Interaction of temperature and light on growth in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. *Aquaculture Research*, 31: 219-227, 2000.

KEZUKA, H.; IIGO, M.; FURUKAWA, K.; AIDA, K.; HANYU, I. Effects of photoperiod, pinealectomy and ophthalmectomy on circulating melatonin rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*. *Zoological Science*, 9: 1047-1053, 1992.

KISSIL, G. W.; LUPATSCH, I.; ELIZUR, A.; ZOHAR, Y. Long photoperiod delayed spawning and increased somatic growth in gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 200: 363-379, 2001.

LEONARDI, M. O.; KLEMPAU, A. E. Artificial photoperiod influence on the immunessystem of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the southern hemisphere. *Aquaculture*, 221: 581-591, 2003.

LEPAGE, O.; TOTTMAR, O.; WINBERG, S. Elevated dietary intake of L-tryptophan counteracts the stress-induced elevation of plasma cortisol in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, 205: 3679-3687, 2002.

LÓPEZ-OLMEDA, J. F.; MADRID, J. A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Melatonin effects on food intake and activity rhythms in two fish species with different activity patterns: diurnal (goldfish) and nocturnal (tench). *Comparative Biochemistry Physiology A*, 144: 180-187, 2006.

LÓPEZ-PATIÑO, M. A., CONDE-SIEIRA, M., GESTO, M., LIBRÁN-PÉREZ, M., SOENGAS, J. L. AND MÍGUEZ, J. M. Melatonin partially minimizes the adverse stress effects in Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture*, 388-391: 165-172, 2013.

MADRID, J. A.; BOUJARD, T.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Feeding rhythms. In: HOULIHAN, D.; JOBLING, M.; BOUJARD, T. (Eds.). *Food Intake in Fish*. Oxford: Blackwell Science, p. 189-215, 2001.

MIGAUD, H.; DAVIE, A.; MARTINEZ-CHAVEZ, C. C.; AL-KHAMEES, S. Evidence for differential photic regulation of pineal melatonin synthesis in teleosts. *Journal Pineal Research*, 43: 327-335, 2007.

MOORE, C. B.; SIOPE, T. D. Melatonin enhances cellular and humoral immune responses in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) via an opiate mechanism. *General and Comparative Endocrinology*, 131: 258-263, 2003.

NAVARRO, F. K. S. P.; NAVARRO, R. D.; MURGAS, L. D. S.; FELIZARDO, V. O. Effect of photoperiod stress assessment and locomotor activity of female lambari (*Astyanax bimaculatus*). *Ciência e Agrotecnologia*, 38: 173-180, 2014.

NIKAIDO, Y.; ALURU, N.; MCGUIRE, A.; PARK, Y.; VIJAYAN, M. M.; TAKEMURA, A. Effect of cortisol on melatonin production by the pineal organ of

- tilápia, *Oreochromis mossambicus*. *Comparative Biochemistry Physiology A*, 155: 84-90, 2010.
- PETIT, G.; BEAUCHAUD, M.; ATTIA, J.; BUISSON, B. Food intake and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) held under alternated light/dark cycle (12L:12D) or exposed to continuous light. *Aquaculture*, 228: 397-401, 2003.
- PICKERING, A. D.; POTTINGER, T. G. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: Effects of chronic elevation of plasma cortisol. *Fish Physiology Biochemistry*, 7: 253-258, 1989.
- PIERSON, P. M.; LAMERS, A.; FLIK, G.; MAYER-GOSTAN, N. The stress axis, stanniocalcin, and ion balance in rainbow trout. *General Comparative Endocrinology*, 137: 665-678, 2004.
- PRENDERGAST, B. J.; BILBO, S. D.; DHABHAR, F. S.; NELSON, R.J. Effects of photoperiod history on immune responses to intermediate day lengths in Siberian hamster (*Phodopus sungorus*). *Journal Neuroimmunology*, 149: 31-39, 2004.
- RAD, F.; BOZAOĞLU, S.; GÖZÜKARA, S. E.; KARAHAN, A.; KURT, G. Effects of different long-day photoperiods on somatic growth and gonadal development in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture*, 255: 292-300, 2006.
- RODRIGUEZ, A.; CASTELLO-ORVAY, F. E.; GISBERT, E. Somatic growth, survival, feed utilization and starvation in European elver *Anguilla anguilla* (Linnaeus) under two different photoperiods. *Aquaculture Research*, 40: 551-557, 2009.
- SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J.; MADRID, J. A.; ZAMORA, S.; IIGO, M.; TABATA, M. Demand feeding and locomotor circadian rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*: Dual and independent phasing. *Physiology Behavior*, 60: 665-674, 1996.
- SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J.; ZAMORA, S.; MADRID, J. A. Light-dark and food restriction cycles in sea bass: Effect of conflicting zeitgebers on demand-feeding rhythms. *Physiology Behavior*, 58: 705-714, 1995.
- SCHULZ, U. H.; LEUCHTENBERGER, C. Activity patterns of South American silver catfish (*Rhamdia quelen*). *Brazilian Journal of Biology*, 66: 565-574, 2006.
- SETH, M.; MAITRA, S. K. Photoreceptor proteins and melatonin rhythm generating AANAT in the carp pineal: Temporal organization and correlation with natural photo-thermal cues. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 99: 21-28, 2010.
- TAYLOR, J.; MIGAUD, H. Timing and duration of constant light affects rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth during autumn–spring grow-out in freshwater. *Aquaculture Research*, 40: 1551-1558, 2009.
- TAYLOR, J. F.; MIGAUD, H.; PORTER, M. J. R.; BROMAGE, N. R. Photoperiod influences growth rate and plasma insulin-like growth factor-I levels in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *General Comparative Endocrinology*, 142: 169-185, 2005.
- TEJPAL, C. S.; PAL, A.K.; SAHU, N. P.; KUMAR, J. A.; MUTHAPPA, N. A.; VIDYA, S.; RAJAN, M. G. Dietary on supplementation on L-trhyptophan mitigates

crowding stress and augments the growth in *Cirrhinus mrigala* fingerling. *Aquaculture*, 293: 272-277, 2009.

TERRÓN, M. P.; PAREDES S. D.; BARRIGA, C. ORTEGA, E. REITER, R. J.; RODRIGUEZ, A. B. Oral administration of melatonin to old ring doves (*Streptopelia risoria*) increases plasma levels of melatonin and heterophil phagocytic activity. *The Journals of Gerontology Series A: Biological Sciences and Medical Sciences*, 60: 44-50, 2005.

THORPE, J. E.; MORGAN, R. I. G.; PRETSWELL, D.; HIGGINS, P. J. Movement rhythms in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, 33: 931-940, 1988.

TOGUYENI, A.; FAUCONNEAU, B.; BOUJARD, T.; FOSTIER, A.; KUHN, E. R.; MOL, K. A.; BAROILLER, J. Feeding behaviour and food utilisation in tilapia, *Oreochromis niloticus*: Effect of sex ratio and relationship with the endocrine status. *Physiology Behavior*, 62: 273-279, 1997.

TRIPPEL, E. A.; NEIL, S. R. E. Effects of photoperiod and light intensity on growth and activity of juvenile haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Aquaculture*, 217: 633-645, 2003.

VALENZUELA, A.; CAMPOS, V.; YAÑEZ, F.; ALVEAL, K.; GUTIÉRREZ, P.; RIVAS, M.; CONTRERAS, N.; KLEMPAU, A.; FERNANDEZ, I.; OYARZUN, C. Application of artificial photoperiod in fish: a factor that increases susceptibility to infectious diseases? *Fish Physiology Biochemistry*, 38: 943-950, 2012.

VERA, L. M.; CAIRNS, L.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J.; MIGAUD, H. Circadian rhythms of locomotor activity in the Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Chronobiology International*, 26: 666-681, 2009.

VERA, L. M.; DE PEDRO, N.; GÓMEZ-MILÁN, E.; DELGADO, M. J.; SÁNCHEZ-MUROS, M. J.; MADRID, J. A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Feeding entrainment of locomotor activity rhythms, digestive enzymes and neuroendocrine factors in goldfish. *Physiology Behavior*, 90: 518-524, 2007.

VERA, L. M.; MADRID, J. A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Locomotor, feeding and melatonin daily rhythms in sharpnose seabream (*Diplodus puntazzo*). *Physiology Behavior*, 88: 167-172, 2006.

VERAS G. C.; MURGAS L. D. S.; ROSA P. V.; ZANGERONIMO M. G.; FERREIRA M. S. S.; SOLIS-DE LEON J. A. Effect of photoperiod on locomotor activity, growth, feed efficiency, and gonadal development of Nile tilapia. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 42: 844-849, 2013a.

VERAS G. C.; MURGAS L. D. S.; ZANGERNIMO M. G.; ROSA P. V.; SOLIS-DE LEON J. A.; SALARO A. L. Fotoperíodo sobre parâmetros fisiológicos relacionados ao estresse em alevinos de tilápia-do-nilo. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* 65: 1434-1440, 2013.

VILLAMIZAR, N.; BLANCO-VIVES, B.; MIGAUD, H.; DAVIE, A.; CARBONI, S.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Effects of light during early larval development of some aquacultured teleosts: A review. *Aquaculture*, 315: 86-94, 2011.

VILLAMIZAR, N.; GARCÍA-ALCAZAR, A.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. *Aquaculture*, 292: 80-86, 2009.

VILLAMIZAR, N.; HERLIN, M.; LÓPEZ, M. D.; SÁNCHEZ-VÁZQUEZ, F. J. Daily spawning and locomotor activity rhythms of European sea bass broodstock (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 354-355: 117-120, 2012.

WANG, C.; KING, W.; WOODS, C. Physiological indicators of divergent stress responsiveness in male striped bass broodstock. *Aquaculture*, 232: 665-678, 2004.

WENDELAAR BONGA, S. E. The stress response of fish. *Physiological Reviews*, 77: 591-625, 1997.

WRIGHT, M. L.; FRANCISCO, L. L.; SCOTT, J. L.; RICHARDSON, S. E.; CARR, J. A.; KING, A. B.; NOYES, A. G.; VISCONTI, R. F. Effects of bilateral and unilateral ophthalmectomy on plasma melatonin in *Rana tadpoles* and froglets under various experimental conditions. *General Comparative Endocrinology*, 147: 158-166, 2006.

YÁÑEZ, J.; ANADÓN, R. Neural connections of the pineal organ in the primitive bony fish *Acipenser baeri*: a carbocyanine dye tract-tracing study. *Journal Comparative Neurology*, 398: 151-161, 1998.