

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOCÊNCIAS – ZOOLOGIA
EM CONVÊNIO COM A FUNDAÇÃO ZOBOTÂNICA DO RIO GRANDE DO
SUL

**BIOLOGIA REPRODUTIVA E PADRÕES DE USO DE HABITAT DA
TONINHA, *Pontoporia blainvillei* (MAMMALIA, CETACEA), NO
LITORAL DO RIO GRANDE DO SUL.**

Daniel Danilewicz Schiavon

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

2000

SUMÁRIO

Sumário.....	ii
Agradecimentos.....	v
Resumo.....	viii
Abstract.....	ix
1.Introdução.....	1
2. Material e Métodos.....	5
2.1. Amostragem.....	5
2.2. Determinação de idade.....	6
2.3. Biologia reprodutiva em fêmeas.....	7
2.3.1. Período de gestação.....	7
2.3.2. Tamanho de nascimento.....	7
2.3.3. Maturidade sexual.....	8
2.3.4. Taxa de prenhez anual.....	10
2.3.5. Intervalo reprodutivo.....	10
2.3.6. Taxa de ovulação.....	11
2.3.7. Época de ovulação.....	11
2.4. Biologia reprodutiva em machos.....	11
2.5. Análise do uso de habitat.....	13
3. Resultados.....	15
3.1. Reprodução em fêmeas.....	15
3.1.1. Características do ovário.....	15
3.1.2. Gestação e nascimentos.....	16
3.1.3. Maturidade sexual.....	19
3.1.4. Taxa de prenhez anual e intervalo entre nascimentos.....	21
3.1.5. Taxa de ovulação.....	22
3.1.6. Época de ovulação.....	23
3.1.7. Longevidade e senescência reprodutiva.....	23
3.2. Reprodução em machos.....	24
3.2.1. Diâmetro dos túbulos seminíferos.....	24
3.2.2. Peso testicular, comprimento testicular e maturidade sexual.....	25
3.2.3. Comprimento, peso e idade de maturidade.....	27
3.2.4. Índice de maturidade testicular.....	27
3.2.5. Sazonalidade reprodutiva.....	27
3.3. Uso de habitat.....	31
3.3.1. Profundidades.....	31
3.3.1.1. Profundidade e sexo.....	31
3.3.1.2. Profundidade e idade.....	32
3.3.1.3. Profundidade e comprimento total.....	32
3.3.1.4. Profundidade e condição reprodutiva.....	32
3.3.2. Análise comparativa de comprimentos.....	33
3.3.3. Razão sexual.....	34
4. Discussão.....	36
4.1. Reprodução em fêmeas.....	36
4.1.1. Características do ovário.....	36
4.1.2. Gestação.....	37

4.1.3. Tamanho de nascimentos	38
4.1.4. Sazonalidade de nascimentos	39
4.1.5. Maturidade sexual	41
4.1.6. Taxas reprodutivas e intervalo entre nascimentos	43
4.1.7 Taxa de ovulação	46
4.1.8. Longevidade.....	47
4.2. Reprodução em machos	49
4.2.1. Maturidade sexual.....	50
4.2.2. Índice de maturidade testicular	52
4.2.3. Sazonalidade reprodutiva	53
4.3. Considerações sobre a estratégia reprodutiva da toninha	55
4.3.1. Tamanho testicular relativo	55
4.3.2. Dimorfismo sexual em tamanho	56
4.3.3. Características sexuais secundárias	58
4.4. Uso de habitat	60
4.4.1. Profundidades	60
4.4.1.1. Limitações das análises	60
4.4.1.2. Uso de profundidades	60
4.4.2. Razão sexual e análise comparativa de comprimento	61
5. Referências bibliográficas	63

“far better an approximate solution to the *right* question ...
than an exact answer to the *wrong* question, which can always be made precise”

Tukey, J.W. (1962)

AGRADECIMENTOS

Esta dissertação é o produto final de um trabalho que contou com a participação e suporte de inúmeras pessoas e instituições, as quais colaboraram comigo tanto no âmbito profissional como no pessoal. É um enorme prazer para mim lembrar aqui seus nomes e agradecer-las.

Gostaria de agradecer ao meu orientador, Dr. Nelson Fontoura, pela confiança no projeto de pesquisa proposto e pelos vários ensinamentos durante o progresso e a elaboração final deste trabalho. Ao curso de pós-graduação em Biociências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS). À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de pesquisa cedida.

Aos meus amigos e colegas do Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS), Ignacio Moreno, Paulo Ott, Márcio Martins, Larissa Oliveira, Glauco Caon e Rodrigo Mondin-Machado. Saibam que os exemplos dados, o companheirismo e os estímulos que recebi de vocês durante estes 8 anos de trabalho e convívio são de valor imensurável e estão presentes em cada página desta dissertação.

Ao Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (CECLIMAR) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e seus funcionários, pelo enorme apoio logístico dado aos Projetos de pesquisa do GEMARS (desde à ajuda na coleta de animais até ao valioso serviço bibliotecário) e pela amizade. Gostaria de fazer um agradecimento especial ao Prof. Irajá Damiani Pinto e à Dra. Norma Würdig, duas pessoas cujo esforço e dedicação foram fundamentais para o desenvolvimento das pesquisas em prol dos mamíferos marinhos no litoral norte do Rio Grande do Sul.

Este trabalho é um dos frutos de uma cooperação e amizade com a comunidade pesqueira de Tramandaí/Imbé que, espero, continue viva e forte por muito tempo. Assim, gostaria de expressar minha profunda gratidão à todos os homens que vivem a vida incerta da pesca costeira no Rio Grande do Sul e que, de alguma forma, entenderam o que as toninhas significam para a gente.

Ao meu grande amigo Edu “green-yellow kiwi” Secchi, sou imensamente grato por me disponibilizar as amostras reprodutivas das toninhas de Rio Grande e, especialmente, pelo entusiasmo demonstrado pelos estudos reprodutivos de cetáceos e pelas velejadas na Lagoa dos Patos ... e também por me fazer acreditar que os cubanos conseguiam chegar nadando à Key West quando eu mais precisei nadar em minha vida.

Inúmeras pessoas auxiliaram na coleta e necropsia das toninhas estudadas aqui, sendo impossível a lembrança do nome de todos. No entanto, gostaria de fazer uma referência particular aos amigos Rodrigo “Mágica-Bum” Machado, Marquinhos, Loredana Susin, Luis Henrique Sacchi-Santos, Manuela Bassoi, Alexandre Zerbini, Luciano Dalla Rosa e Lilia Fidélis.

Um agradecimento especial às queridas amigas Lova e Nana, pela dedicação que vêm tendo pelos mamíferos marinhos e pelo GEMARS e, claro, pela co-autoria da Confraria.

Meu muito obrigado ao Márcio e ao Ig, por lerem minuciosamente esta dissertação e apontarem diversas sugestões que contribuíram de forma significativa para a melhora da qualidade do texto final.

Agradeço imensamente às professoras Sônia Garcia e Nívea Lothhammer por permitirem a utilização do Laboratório de Histologia e Embriologia Comparada da UFRGS, onde foram efetuados todas as análises histológicas das gônadas. À técnica Eliane Borges, pela ajuda sistemática nos procedimentos histológicos.

Agradeço à Dr. Cristina Pinedo por abrir as portas de seu Laboratório de Mamíferos Marinhos da Fundação Universidade de Rio Grande (FURG) e gentilmente me emprestar seu micrótomo de congelação para a determinação de idade das toninhas, e ao André Barreto pela hospitalidade e diversos quebra-galhos durante minha estadia no laboratório.

Ao Dr. Fernando Rosas, sou extremamente grato pelos pacientes ensinamentos relativos à técnica de determinação de idade em *Pontoporia*.

À Dra. Betina Blochtein pelo empréstimo do microscópio para medição dos túbulos seminíferos.

Ao Dr. Toshio Kasuya, por gentilmente ceder seus dados sobre os machos de toninha coletados no Uruguai.

À professora Sônia Garcia, pelos ensinamentos e ajuda na interpretação da histologia dos testículos “problemáticos”. Ao Paulo Ott, Edu Secchi, Enrique Crespo e Silvana Dans por determinar as idades de grande parte dos animais deste estudo, e ao Dr. Juan Claver por determinar a maturidade de alguns ovários.

Muito obrigado ao Jorge, Solange e sua família, pela hospitalidade de vários dias e noites em Imbé e pela cooperação na tomada de dados meteorológicos e sobre a pesca local.

Aos amigos portugueses, Rui, Margarida e Miguel, pelas passas de uva da última noite do milênio em Puerto Natales (deram certo, ó pá!!!). Ao nosso corajoso notebook “chinelinho”, pai desta dissertação, que além de resistir bravamente à um mergulho em águas Antárticas, vêm convivendo de forma pacífica com o vírus W97M/Passbox.i, o que é grandemente apreciado. À música de Pearl Jam, Bryan Ferry, U2 e às palavras de Bukowski, constantes fontes de inspiração durante a redação da dissertação.

Gostaria de agradecer às seguintes instituições que suportaram financeiramente a realização desta pesquisa: Fundação o Boticário de Proteção à Natureza, Cetacean Society International (thanks Bill Rossiter), IUCN, UNEP, CNPq, WWF.

À todos familiares e amigos que me estimularam das mais diversas formas possíveis (seja perguntado se elefante tem rabinho, fazendo trekking ecológico na Serra ou discutindo evolução na cozinha). Obrigado!

À minha amada companheira Larissinha, meu norte e minha luz, pela força que ela nem sonha que me passa e por este amor sem fim que recebo todos os dias.

Aos meus queridos pais, Cecília e Luiz Fernando. Pela vida, pelo cuidado parental prolongado e pelo amor constante.

RESUMO

A biologia reprodutiva e os padrões de utilização de habitat da toninha, *Pontoporia blainvillei*, foram estudados no Rio Grande do Sul, sul do Brasil. As toninhas deste estudo foram coletadas através do monitoramento de capturas acidentais em redes de pesca das embarcações de Rio Grande e Tramandaí (1993-1998) e de encalhes na costa norte do Rio Grande do Sul (1991-1999). As idades dos animais foram estimadas a partir da contagem do número de grupo de linhas de crescimento presentes nas camadas de dentina e cemento dos dentes. O estado reprodutivo das fêmeas foi determinado através do exame macroscópico dos ovários, glândulas mamárias e útero, e o estado reprodutivo dos machos determinado através da análise histológica dos testículos. A grande maioria das ovulações ocorrem no ovários esquerdo. Não foi encontrada evidência de que o corpo lúteo aumente de tamanho com a gestação. A reprodução da toninha é caracterizada pela sazonalidade, com os nascimentos ocorrendo entre outubro e fevereiro. O tamanho de nascimento foi estimado em 73,4 cm. O período de gestação foi estimado em 11,2 meses. A maturidade sexual nas fêmeas é atingida entre os 3 e 5 anos de idade. Empregando três métodos distintos, foram estimadas as idades médias de maturidade sexual de 3,7 3,5 3,2 anos para as fêmeas. O comprimento e peso médio de maturidade sexual nas fêmeas foi 138,9 cm (IC 95%=132,8-145,1) e 32,6 kg (IC 95%=29,8-35,3), respectivamente. Foi estimada uma taxa de prenhez anual de 0,53-0,66 e um intervalo reprodutivo de 1,5-1,9 anos. A taxa de ovulação decai com a idade, e a taxa média para todas as idades foi estimada em 0,92 ovulações por ano. Não foi encontrada evidência de senescência reprodutiva nas fêmeas de toninha. Os testículos de *P. blainvillei* se caracterizam pela extrema simetria entre lados e pelo peso relativo muito pequeno. O diâmetro dos túbulos seminíferos aumentam rapidamente com a chegada da maturidade sexual. O peso testicular combinado e o índice de maturidade testicular são ótimos indicadores indiretos, não histológicos, de maturidade sexual em machos. O comprimento e peso médio de maturidade sexual nos machos foi 128,2 cm (IC 95%=125,3-131,1) e 26,4 kg (IC 95%=24,7-28,8), respectivamente. A falta de variação no peso testicular ao longo do ano e a presença de espermátides e espermatozóides em machos coletados fora do período reprodutivo indicam que não há uma interrupção completa na atividade testicular de todos os machos da população e que pelo menos alguns deles continuam aptos para reprodução durante todo ano. O tamanho testicular relativo extremamente baixo, o dimorfismo sexual reverso, a ausência de características secundárias nos machos e o aparente baixo número de cicatrizes em machos indicam a inexistência de competição espermática e conflitos entre machos para acesso às fêmeas. Isto sugere a existência de formação de pares temporários de toninhas durante o período reprodutivo, onde um macho defende e copula apenas com uma fêmea (monogamia temporária). A utilização de habitat da toninha nas águas do Rio Grande do Sul foi estudada através da análise das profundidades de captura de animais de diferentes sexos, idade, tamanho e condição reprodutiva, da comparação das distribuições de frequência relativa de comprimentos entre o litoral norte e sul, e da comparação entre as razões sexuais entre o litoral norte (LN) e sul (LS). Não foram constatadas diferenças no uso de profundidades entre indivíduos de diferentes sexos, idades, comprimentos e entre juvenis e adultos. Fêmeas prenhas não diferiram de fêmeas maduras não prenhas no uso de profundidades. No entanto, fêmeas lactantes foram coletadas em profundidades maiores do que não lactantes. Os machos capturados no LN possuem comprimento total e a proporção de adultos (11,9%) significativamente menor que no LS (42,1%). A razão sexual das toninhas capturadas no LS não diferiu de 1, enquanto os animais do LN apresentaram a razão sexual desviada significativamente em favor aos machos. É sugerido que esta razão sexual desviada aos machos no LN possivelmente reflete padrões de distribuição distintos de machos juvenis e adultos nas duas áreas.

ABSTRACT

Reproductive biology and patterns of habitat use of the franciscana, *Pontoporia blainvillei* (Mammalia, Cetacea) in Rio Grande do Sul, southern Brazil.

The reproductive biology and patterns of habitat use of the franciscana, *Pontoporia blainvillei*, were studied in Rio Grande do Sul, southern Brazil. Data were collected from franciscanas incidentally caught by the commercial fleet of Rio Grande and Tramandaí (1993-1998) and stranded in the northern coast of Rio Grande do Sul (1991-1999). Age of the dolphins were estimated by counting the growth layer groups present in the dentin and cementum of the teeth. The female reproductive status was determined through the analysis of the ovaries, mammary glands and uterus, and the male reproductive status was determined through the histological analysis of the testes. The large majority of the ovulations occurred in the left ovary. There is no evidence that the corpus luteum increases its size as gestation increases. The reproduction of the franciscana is markedly seasonal, with births occurring from October to February. Birth length was estimated at 73,4 cm. Gestation length was estimated at 11,2 months. Sexual maturity in females is attained between 3 and 5 years. Estimation of mean age at sexual maturity using three distinct methods were 3,7, 3,5 and 3,2 years. Length and weight at sexual maturity for females were 138,9 cm (CI 95%=132,8-145,1) and 32,6 kg (CI 95%=29,8-35,3), respectively. The annual pregnancy rate was 0,53-0,66 and the calving interval was 1,5-1,9 years. The overall ovulation rate was 0,92. The ovulation rate decreases as age increases. It was not found any evidence of reproductive senescence in females. The testes of franciscanas are characterized by an extreme simetry between left and right sides and also by its small relative weight. The mean diameter of seminiferous tubules increases rapidly when sexual maturity is reached. The combined testicular weight and the index of testicular maturity are good predictors of sexual maturity. Length and weight at sexual maturity for males were 128,2 cm (CI 95%=125,3-131,1) and 26,4 kg (CI 95%=24,7-28,8), respectively. The absence of variation in the testicular weight in mature males along the year and the presence of spermatids and spermatozoa in males collected outside the reproductive period indicate that there is not a complete cessation in the testicular activity of all males in the population, and at least some of them continue able to reproduct all the year. The small relative testes size, the reversed sexual size dimorphism, the lack of secondary sexual traits and the apparent low number of intraespecific teeth scars in the males indicate the absence of sperm competition and male-male fights for copulation. This suggests the formation of temporary reproductive pairs of franciscanas during the reproductive period, where one male defends and copulates with only one female (temporary monogamy). The habitat use of franciscanas in the Rio Grande do Sul was studied through the analysis on the depth of the incidental catches of franciscanas of different sexes, ages, lengths and reproductive status, through the comparison of length of the franciscanas from the northern coast and southern coast, and through the comparison of the sex ratios between the northern coast and southern coast. It was not found differences of depth of capture between dolphins of different sexes, ages, lengths, and between juveniles and adults. Pregnant females did not differ from non pregnant females in depth use. Nevertheless, lactating females were caught in bigger depths than non lactating females. Males from the northern coast have smaller total length. The proportion of adult males in the northern coast (11,9%) are significantly lower than in the southern coast (42,1%). The sex ratio in the southern coast did not differed from 1, while in the northern coast the sex ratio is in favor of the males. It is suggested that these differences between the two areas possibly reflect different patterns of distribution of juveniles and adult male franciscanas in Rio Grande do Sul.

1. INTRODUÇÃO

A toninha ou franciscana, *Pontoporia blainvillei* (Gervais & D'Orbigny, 1844) (figura 1 e 2), é uma espécie de cetáceo endêmica da região costeira central do Oceano Atlântico Sul Ocidental, ocorrendo na costa da Argentina, Uruguai e Brasil. Os registros acerca da distribuição geográfica desta espécie estendem-se desde Itaúnas (18°25'S), no norte do Espírito Santo, Brasil (Moreira & Siciliano, 1991), até o Golfo Nuevo (42°35'S), na Patagônia Argentina (Crespo *et al.*, 1998) (figura 3).

A toninha possui um pequeno porte, apresentando um comprimento máximo de 174,0 cm para fêmeas e 158,0 cm para machos. A espécie possui um hábito essencialmente costeiro, ocorrendo normalmente dentro de 25-30 milhas náuticas da costa, correspondendo a uma profundidade máxima de 30 metros (Pinedo *et al.*, 1989). Esta preferência por um habitat marinho costeiro tem colocado em risco a conservação da espécie em decorrência da degradação deste ecossistema. Entre os fatores que ameaçam a conservação de *P. blainvillei*, certamente o mais sério é a captura acidental em redes de pesca comerciais, que ocorrem ao longo de toda área de distribuição geográfica da espécie (Praderi *et al.*, 1989; Secchi *et al.*, 1997; Ott, 1998). Devido a esta mortalidade, a toninha vem sendo considerada a espécie de pequeno cetáceo mais ameaçada em todo Atlântico Sul Ocidental.

No litoral do Rio Grande do Sul, em particular, a toninha sofre altos níveis de captura acidental em redes de emalhe da pesca comercial (figura 2). Monitoramentos simultâneos das capturas acidentais ocasionadas pela frota pesqueira na região sul (Rio Grande – Secchi *et al.*, 1997) e norte (Tramandaí/Imbé e Torres – Danilewicz *et al.*, 1993; Moreno *et al.*, 1997; Ott, 1998) do estado demonstram um cenário preocupante. Combinando os dados destes estudos, foi estimada uma mortalidade anual pela pesca de 750 toninhas para o Rio Grande do Sul. Através da modelagem da dinâmica populacional da toninha desta região, Secchi (1999) concluiu que a taxa potencial intrínseca de crescimento não poderia sustentar os níveis atuais de capturas acidentais.

A toninha está incluída na categoria “insuficientemente conhecida” na lista de espécies de cetáceos da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN, 1991), embora Perrin *et al.* (1989) tenham recomendado que ela seja classificada como “vulnerável”. A toninha encontra-se também listada na Lista Oficial de Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção (Bernardes *et al.*, 1989)

e no Livro Vermelho dos Mamíferos Brasileiros Ameaçados de Extinção (Fonseca *et al.*, 1994).

Informações sobre a estrutura populacional de *P. blainvillei* vêm sendo acumuladas consideravelmente nos últimos dez anos, embora ainda haja muito para ser compreendido sobre as divisões populacionais da espécie. A primeira evidência de que a toninha subdivide-se em mais de uma população ao longo de sua distribuição geográfica foi apresentada por Pinedo (1991). Baseada em análise discriminante de caracteres osteológicos, a autora diferenciou duas formas geográficas da espécie: uma forma norte, de tamanho menor, ocorrendo do Estado de Santa Catarina até o Espírito Santo; e uma forma sul, de tamanho maior, ocorrendo do Rio Grande do Sul até a Argentina. Posteriormente, através do sequenciamento de uma região controle do DNA mitocondrial de animais do Rio Grande do Sul e do Rio de Janeiro, Secchi *et al.* (1998) apresentaram evidências genéticas que pelo menos estas duas regiões representam populações distintas de *P. blainvillei*. Posteriormente, Secchi (1999) empregou o conceito filogeográfico de estoques proposto por Dizon *et al.* (1992) e sugeriu a subdivisão da população sul em dois estoques para propósitos de manejo: uma incluindo animais do Rio Grande do Sul e Uruguai, e outra incluindo animais da Argentina. Para as discussões apresentadas no presente estudo, entretanto, serão consideradas uma população norte (Santa Catarina até Espírito Santo) e uma população sul (Rio Grande do Sul, Uruguai e Argentina).

As primeiras informações presentes na literatura sobre a biologia da toninha datam da segunda metade do século 19, como resultado de trabalhos realizados por cientistas europeus (*e.g.* Burmeister, 1867; Lahille, 1899) em incursões pela América do Sul. O naturalista alemão Karl Burmeister foi o primeiro a apresentar informações referentes à reprodução deste golfinho, reportando sobre um exemplar macho de 137 cm de comprimento com os testículos aparentemente inativos, em um artigo publicado em 1869.

Após estas publicações, *P. blainvillei* permaneceu virtualmente desconhecida para a ciência até o começo da década de 1970, quando uma série de pesquisas começaram a ser realizadas decorrentes de esforços de pesquisadores americanos, japoneses, europeus e uruguaios. Trabalhos pioneiros relacionados a vários aspectos da biologia da espécie começaram então a serem produzidos neste período (*e.g.* Van Erp, 1969; Brownell & Ness, 1970; Kamiya & Yamasaki, 1974; Brownell, 1975; Kagei *et al.*, 1976), todos executados exclusivamente em Punta del Diablo, na costa uruguaia.

Em relação a biologia reprodutiva da espécie, algumas observações preliminares foram publicadas por Harrison & Brownell (1971) e Harrison *et al.* (1972). Estudos mais detalhados foram posteriormente conduzidos por Kasuya & Brownell (1979) e Harrison *et al.* (1981), através da análise de uma amostra maior (*ca.* 200 exemplares). Estes dois últimos trabalhos são responsáveis pela quase totalidade do conhecimento existentes até pouco tempo sobre a história de vida de *P. blainvillei*. Os autores apresentaram estimativas para uma série de parâmetros populacionais, como tamanho e época de nascimento, período de gestação, curvas de crescimento, intervalo entre nascimentos e idade e tamanho de maturidade física e sexual. Posteriormente, Brownell (1984) reuniu toda informação disponível na literatura sobre a reprodução de *P. blainvillei* e outras espécies da superfamília Platanistoidea e publicou os resultados em forma de um artigo-revisão.

Na costa da argentina, Corcuera & Monzón (1990) e Monzón & Corcuera (1990) esboçaram algumas observações preliminares sobre a reprodução da toninha, baseados em uma pequena amostra de animais acidentalmente capturados em redes de pesca. Posteriormente, Corcuera (1996) apresentou estimativas de idade de maturidade sexual para machos e fêmeas na mesma região.

Na costa do Brasil, o único estudo detalhado abordando a biologia reprodutiva da toninha foi realizado por Ramos (1997) em Atafona (21°35'S), no litoral norte do Rio de Janeiro, extremo norte da distribuição da espécie. Neste trabalho, são apresentadas, entre outras, estimativas para tamanho de nascimento, período de gestação, intervalos de maturidade física e sexual.

Os padrões de uso de habitat da toninha são muito pouco conhecidos. Como visto acima, considera-se que a espécie não ultrapasse as 25-30 milhas náuticas de distância da costa, ou a profundidade máxima de 30 metros (Pinedo *et al.*, 1989). No entanto, é desconhecido se existem diferenças na utilização de habitat entre sexos, idade, tamanho ou condição reprodutiva.

O conhecimento da história de vida e da utilização do habitat de uma espécie é fundamental na implementação de planos de conservação e manejo. O preocupante cenário de alta mortalidade acidental estabelecido no Rio Grande do Sul, uma área sem estudos prévios nestes aspectos, evidencia a necessidade de obtenção de informações atuais e acuradas na região. Neste sentido, o presente estudo têm os seguintes objetivos:

1) Estudar a biologia reprodutiva de fêmeas e machos da toninha no Rio Grande do Sul, enfocando o desenvolvimento gonadal, idade e tamanho de maturidade sexual, período de gestação, época e tamanho de nascimentos, sazonalidade reprodutiva, taxas reprodutivas e intervalo entre nascimentos.

2) Estudar os padrões de utilização de habitat da toninha no Rio Grande do Sul, analisando as profundidades das capturas, a razão sexual e a frequência relativa de comprimentos dos animais acidentalmente capturados e encalhados do litoral norte e sul do Rio Grande do Sul.

2. MATERIAL & MÉTODOS

2.1. AMOSTRAGEM

As toninhas utilizadas neste estudo são provenientes de capturas acidentais em redes de pesca e de encalhes na costa do Rio Grande do Sul.

A coleta dos animais capturados acidentalmente foi realizada entre 1993 e 1998 através do monitoramento das comunidades pesqueiras de Tramandaí/Imbé e de Rio Grande. Para verificar diretamente a captura das toninhas e coleta-las, pesquisadores do Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS) conduziram embarques a bordo das embarcações pesqueiras em Tramandaí/Imbé. Na ausência de pesquisadores a bordo, as toninhas eram coletadas pelos próprios pescadores e levadas ao porto. Em seguida, os pesquisadores ou técnicos do Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos (CECLIMAR-UFRGS) eram contatados para completar a coleta dos animais. Em Rio Grande, a coleta foi efetuada de forma similar, com as toninhas sendo levadas ao porto pelos pescadores e lá coletadas pelos pesquisadores do Museu Oceanográfico de Rio Grande (MORG-FURG). Esta importante cooperação entre pescadores e pesquisadores só foi alcançada após um longo período de convívio e de confiança adquirida.

A coleta de mamíferos marinhos e tartarugas marinhas encalhados mortos no litoral norte do Rio Grande do sul vêm sendo conduzida sistematicamente pelo GEMARS desde 1991. A coleta é usualmente realizada mensalmente, utilizando um veículo para percorrer uma distância de cerca de 270 km de praia, entre a barra do Rio Mampituba, em Torres, e a barra da Lagoa do Peixe, em Mostardas. As toninhas encalhadas na praia, em sua grande maioria, apresentavam um estado de decomposição muito adiantado para o aproveitamento das gônadas. No entanto, estes animais puderam ser utilizados em outras análises apresentadas aqui, como razão sexual e comparação de comprimento entre os animais de litoral sul e norte.

Toda toninha coletada foi sexada e seu comprimento total (CT) tomado de acordo com o padrão estabelecido pela American Society of Mammalogists (1961). Sempre que as condições de coleta permitiam, os animais eram pesados. Os dentes eram extraídos e armazenados em seco ou em álcool 70%. As gônadas (ovários e testículos com epidídimo) eram removidas e fixadas em formalina 10%. A fim de averiguar se uma

fêmea coletada estava ou não lactando, as glândulas mamárias eram pressionadas e cortadas para verificar a presença de leite. O útero era examinado cuidadosamente quanto a presença de um feto. Uma atenção especial era dada nesta procura se um corpo lúteo fosse constatado em um dos ovários. Quando um feto era encontrado, seu comprimento total e peso eram tomados.

Os acrônimos GEMARS e CA-MORG referem-se respectivamente às coleções científicas do Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil e do Museu Oceanográfico “Eliézer de Carvalho Rios”, Rio Grande, Brasil.

2.2. DETERMINAÇÃO DE IDADE

Para a determinação de idade dos exemplares de toninha analisados, os dentes foram seccionados longitudinalmente em seções de 15 a 20 μm em um micrótomo de congelação. As seções obtidas foram comparadas, sendo selecionadas aquelas mais próximas ao plano central do dente. Estas seções foram coradas com hematoxilina de Mayer por aproximadamente 2 horas e depois desidratadas em uma série de álcoois (50°, 70°, 96° e 100°), seguindo por passagens rápidas pelo carboxilol e xilol para então serem montadas em lâminas histológicas com Bálsamo do Canadá.

As idades foram estimadas a partir da contagem do número de grupo de linhas de crescimento (“Growth Layer Groups” ou GLGs, terminologia proposta pela IWC, 1980) presentes nas camadas de dentina e cemento dos dentes. No caso de *Pontoporia blainvillei*, estas GLGs provavelmente são depositadas anualmente (Kasuya & Brownell, 1979; Pinedo, 1994; Pinedo & Hohn, 2000). Portanto, o número de GLGs foi considerado aqui como correspondente à idade em anos.

As observações das camadas de crescimento foram feitas com o auxílio de lupa estereoscópica de 40 mm de magnitude. As estimativas de idade foram realizadas por três observadores independentes, sem referência prévia aos dados biológicos dos espécimes. No caso de diferenças nas leituras dos distintos observadores, foi considerada a moda das idades estimadas.

2.3. BIOLOGIA REPRODUTIVA EM FÊMEAS

Em laboratório, os ovários foram separados dos resquícios da tuba uterina e pesados separadamente. Em seguida, os ovários foram examinados externamente quanto a presença ou ausência de corpo lúteo, corpo albicans e grandes folículos. Para assegurar que todos os corpos de ovulação fossem registrados, cada ovário foi seccionado manualmente em cortes com cerca de 2-3 mm de espessura. Os corpos em estado avançado de regressão tiveram seu diâmetro medido apenas duas vezes, em ângulo reto. No entanto, os corpos e folículos de tamanho maior puderam ser medidos em três planos. A média destas medidas foi denominada o diâmetro médio do corpo. Para a contagem total de corpos, foram incluídos os corpos lúteos (CL) e corpo albicans (CA).

A análise do estado reprodutivo das fêmeas seguiu a terminologia recomendada pela International Whaling Commission (Perrin & Donovan, 1984). As fêmeas com ovários sem corpos de ovulação foram classificadas como imaturas. As fêmeas apresentando pelo menos um CL ou CA em um dos ovários, denotando assim uma ovulação passada, foram classificadas como maduras. As fêmeas foram consideradas lactantes se a presença de leite fosse observada nas glândulas mamárias.

2.3.1. Período de gestação

O período de gestação foi estimado usando o método de Huggett & Widdas (1951). Este método utiliza o conceito empírico de que o crescimento fetal em comprimento está diretamente relacionado ao período de gestação e é constituído de duas fases: uma fase breve de crescimento curvilíneo (t_0) e um período posterior de crescimento linear até o nascimento. A duração de t_0 pode ser derivada da equação fornecida por Calder (1982):

$$t_0 = 7.25 M^{0,19} \quad \text{equação [1]}$$

onde M é o peso médio de nascimento (g).

2.3.2. Tamanho de nascimento

Devido ao baixo número amostral de fetos próximos ao termo e neonatos, não foi possível utilizar os métodos estatísticos mais robustos para estimativa de tamanho de nascimento, como o de DeMaster (1978) modificado e a equação logística. Um método

quantitativo geralmente usado quando a amostra disponível é pequena é considerar o comprimento médio de nascimento como sendo a média dos comprimentos dos neonatos coletados (Hohn & Hammond, 1985). Esta metodologia possui a tendência de superestimar o tamanho de nascimento, em virtude da dificuldade de distinção entre os filhotes recém-nascidos e aqueles um pouco mais velhos (Perrin & Reilly, 1984).

2.3.3. Maturidade sexual

Para fins de comparação com estimativas já existentes, a idade média de maturidade sexual (IMS) foi calculada usando três métodos: (A) o método de DeMaster (1978), (B) a regressão logística e (C) o método do somatório.

O método de DeMaster (1978) calcula a IMS da seguinte forma:

$$IMS = \sum_{i=j}^k i (f_i - f_{i-1}) \quad \text{equação [2]}$$

onde f_i é a fração de animais maduros na amostra com idade i , j representa a idade do animal sexualmente maduro mais novo na amostra e K é a idade do animal imaturo mais velho na amostra.

A variância da estimativa de IMS através deste método é calculada como

$$\text{var (IMS)} = \sum_{i=j}^k [(f_i (1 - f_i) / N_i) - 1] \quad \text{equação [3]}$$

onde N_i é o número total de animais com idade i .

O método utilizando a regressão logística constrói uma curva logística representando a probabilidade de um animal de idade i estar maduro, utilizando distribuição de frequência de animais imaturos e maduros por idade. A equação logística é representada da seguinte forma:

$$Y = 1/(1+e^{x^{b+a}}) \quad \text{equação [4]}$$

onde x é a idade do golfinho (expressa em GLGs) e a e b são a intercepção e inclinação da regressão, respectivamente. Para a obter a idade onde 50 % dos animais estão maduros ($Y=0,5$), simplifica-se a equação [4] de modo que $IMS = -a/b$.

O método do somatório, também chamado de método de Kasuya, estima a IMS como a idade em que a soma da frequência dos animais maduros do nascimento até a IMS se iguala à soma de 1 menos a frequência dos animais maduros da IMS até a idade máxima (DeMaster, 1984). A fórmula para este método é apresentada da seguinte forma:

$$\sum_{i=1}^x M(i) = \sum_{i=x}^{\infty} i [1 - M(i)] \quad \text{equação [5]}$$

onde $M(i)$ é a frequência dos animais maduros, x é a idade de maturação sexual e ∞ é a idade máxima da amostra.

Para estimar o comprimento e peso médio de maturidade sexual, foi também utilizado o método de DeMaster, substituindo a idade por comprimento e peso. O método de DeMaster foi modificado para estimativa de comprimento e peso, como sugerido por Ferrero & Walker (1993):

$$MS = \frac{\sum_{Cmin}^{Cmax} L (f_t - f_{t-1})}{Cmin} \quad \text{equação [6]}$$

onde $Cmax$ é a classe de tamanho/peso com o animal imaturo maior/mais pesado, $Cmin$ é a classe de tamanho/peso com o animal maduro menor/mais leve, L é o menor valor da classe de tamanho/peso t , e f_t é a fração de animais maduros na classe de tamanho/peso t . Os animais foram agrupados em intervalos de comprimento e peso de 4 cm e 4 kg, respectivamente.

A variância estimada é também modificada da fórmula de DeMaster (1978):

$$\text{var}(MS) = w^2 \sum_{Cmin}^{Cmax} [(f_i (1 - f_i) / N_i) - 1] \quad \text{equação [7]}$$

onde N_i é o número de indivíduos na tamanho/peso t e w é o intervalo das classes, neste caso constante em 4.

Comparações entre a IMS calculada neste estudo e as estimativas das fêmeas do Uruguai e norte da Argentina foram realizadas com os dados apresentados por Kasuya & Brownell (1979) e Corcuera (1996), respectivamente. A IMS usando os métodos A, B e C foram calculadas para o Uruguai baseando-se no dados apresentados na tabela 8 em Kasuya & Brownell (1979). A hipótese nula de nenhuma diferença entre as estimativas de IMS do Uruguai e Rio Grande do Sul foi testada empregando o teste-t de Welch para amostras com variâncias desiguais (Sokal & Rohlf, 1995). Não foi possível testar esta diferença para o norte da Argentina uma vez que os dados brutos das fêmeas daquela localidade não estavam disponíveis. Na comparação de IMS, apenas o método de DeMaster foi usado, pois trata-se do único método a fornecer estimativas de variância.

2.3.4. Taxa de prenhez anual

A taxa de prenhez anual (TPA) foi estimada como a proporção de fêmeas prenhas entre as maduras, dividida pelo período de gestação em anos (Perrin & Reilly, 1984). Dois critérios de prenhez são geralmente usados: (1) a presença de um corpo lúteo em um dos ovários e (2) a presença de um feto no útero. O primeiro critério superestima a TPA, podendo englobar fêmeas que ovularam e não foram fertilizadas e fêmeas abortivas. Assim, o critério de prenhez empregado neste estudo foi a presença de um feto no útero. Embora seja possível que ocorra uma subestimação da TPA, devido à dificuldade de detecção de embriões e fetos muito pequenos no útero, a estimativa de TPA utilizando o segundo critério incorre em menos erros.

2.3.5. Intervalo reprodutivo (IR)

O intervalo reprodutivo é considerado o intervalo médio entre partos de fêmeas de uma população. Esta estimativa é calculada como o valor inverso da TPA, sendo

$$IR = 1/TPA. \quad \text{equação [8]}$$

2.3.6. Taxa de ovulação

A taxa de ovulação específica de idade foi calculada como:

$$TO_i = (\sum NC_i / \sum AR_i) \quad \text{equação [9]}$$

onde TO_i é a taxa de ovulação para a idade i , NC_i é o número de corpos nos ovários de fêmeas de idade i e AR_i é o ano reprodutivo de uma fêmea com idade i . O ano reprodutivo foi estimado considerando que as primeiras fêmeas a amadurecerem sexualmente o fazem a partir dos 3 anos de idade, como veremos adiante. Desta maneira, AR_3 é igual a 1, AR_4 é igual a 2, AR_5 é igual a 3 e assim por diante. No entanto, em fêmeas com apenas um corpo de ovulação em seus ovários e, portanto, sabidamente em seu primeiro ano de maturidade sexual, AR é igual a 1, independente da idade do animal.

2.3.7. Época de ovulação

Os seguintes critérios foram utilizados para detectar uma ovulação recente e determinar a época de ovulação, como sugerido por Harrison *et al.* (1981):

- a) Presença de um folículo recém rompido ou corpo lúteo em começo de desenvolvimento;
- b) Presença de um corpo lúteo desenvolvido em uma fêmea sem embrião ou feto.

2.4. BIOLOGIA REPRODUTIVA EM MACHOS

Em laboratório, os testículos foram separados do epidídimo e pesados em uma balança de precisão. Logo após, cada testículo era medido externamente com um paquímetro, tomando-se o seu comprimento e dois diâmetros no centro do testículo, perpendiculares um ao outro. A média destas duas últimas medidas foi denominada de diâmetro médio do testículo. Em algumas ocasiões, o peso de uma das gônadas não pôde ser registrado. Nestas situações, o peso que faltava foi extrapolado a partir dos dados do outro testículo do mesmo animal. O peso testicular relativo foi determinado dividindo o peso testicular combinado pelo peso total do animal.

Um bloco com cerca de 1 cm^3 era removido do centro do testículo esquerdo e examinado usando técnicas histológicas padrões. O tecido era incluído em parafina,

cortado em um micrótomo manual, corado em hematoxilina e eosina (H&E) e montado em lâminas histológicas. A espessura dos cortes variou entre 4 e 10 μm . As lâminas eram examinadas com um microscópio de luz transmitida em um aumento de 100x.

A determinação da maturidade sexual nos machos é realizada de forma menos direta do que nas fêmeas e uma série de critérios diferentes têm sido empregados com este propósito (Perrin & Reilly, 1984). Neste estudo, a maturidade foi determinada seguindo os critérios propostos por Hohn *et al.* (1985):

Imaturos - Túbulos seminíferos contendo principalmente espermatogônias. Tecido intersticial abundante presente entre os túbulos e lúmen totalmente fechado.

Púberes - Túbulos seminíferos contendo espermatogônias e espermátócitos. Lúmen levemente aberto. Diminuição da quantidade de tecido intersticial.

Maduros - Túbulos seminíferos contendo espermatogônias, espermátócitos, espermátides e muitas vezes espermatozóides. Nenhum tecido intersticial presente e lúmen totalmente aberto.

O diâmetro médio dos túbulos seminíferos foi determinado obtendo-se a média entre os diâmetros de 10 túbulos de cada espécime. Para verificar a existência de uma possível diferença de maturação em diferentes porções da gônada, nove machos (cinco maduros e quatro imaturos) tiveram a extremidade do mesmo testículo cortada para comparação dos diâmetros dos túbulos seminíferos com os da porção central. Da mesma forma, para testar uma possível diferença de maturação entre os testículos esquerdo e direito, sete testículos direitos foram seccionados no centro para comparação dos diâmetros dos túbulos seminíferos entre os lados.

O comprimento e peso médio ao atingir a maturidade sexual nos machos foram estimados com os mesmos métodos utilizados para as fêmeas. Um índice de maturidade (IM) foi calculado para os machos obtendo-se a razão entre o peso e o comprimento dos testículos combinados ($\Sigma P/\Sigma C$).

A sazonalidade reprodutiva foi estudada através da análise da variação dos valores do peso testicular relativo e combinado, e do diâmetro médio dos túbulos seminíferos em machos adultos ao longo do ano. Foram comparados os valores dos meses em que ocorrem acasalamento e concepção (novembro-março) com os que não ocorrem (abril-outubro). Devido ao baixo número amostral de machos adultos coletados nos meses reprodutivos, foram incorporados na comparação os pesos testiculares combinados e

relativos dos machos adultos do Uruguai, cedidos pelo Dr. Toshio Kasuya em comunicação pessoal.

Para a discussão acerca da estratégia reprodutiva da toninha, foram compilados dados sobre dimorfismo sexual em tamanho para 42 espécies de odontocetáceos, a partir de 52 estudos. O dimorfismo sexual foi estimado, sempre que disponível, a partir dos comprimentos assintóticos de machos e fêmeas. Devido a esta informação não estar disponível para todas espécies, em certas ocasiões foi necessário estimar o dimorfismo sexual utilizando dados de comprimento máximo para cada sexo de uma espécie.

2.5. ANÁLISE DO USO DE HABITAT

A utilização de habitat da toninha nas águas do Rio Grande do Sul foi estudada através de três metodologias:

- 1) análise das profundidades de captura de animais de diferentes sexos, idade, tamanho e condição reprodutiva;
- 2) comparação das distribuições de frequência relativa de comprimentos entre o litoral norte e sul do Rio Grande do Sul;
- 3) comparação entre as razões sexuais entre o litoral norte e sul do Rio Grande do Sul.

A profundidade de captura de cada toninha era registrada através de um ecobatímetro presente na embarcação. Em embarcações que não possuíam este aparelho, a profundidade era determinada através de carta náuticas, guiando-se pela posição (latitude e longitude) conhecida da captura.

A análise comparativa das frequências relativas de comprimento de machos e fêmeas do litoral norte e litoral sul do Rio Grande do Sul foi realizada com o intuito de verificar a existência ou não de diferenças nos tamanhos das toninhas entre as duas áreas. As distribuições de frequência de comprimentos foram realizadas para as toninhas nas amostras de captura no litoral sul, de captura no litoral norte e nos animais encalhados no litoral norte.

A divisão do Rio Grande do Sul em litoral norte (LN) e sul (LS) baseou-se nas áreas de pesca utilizadas pelas embarcações de Rio Grande e Tramandaí, respectivamente. Em Rio Grande, a frota pesqueira opera geralmente entre os faróis de Sarita (32°38'S) e Mostardas (31°13'S) (Secchi *et al.*, 1997). As embarcações de Tramandaí pescam usualmente entre o farol de Mostardas e Torres (Moreno *et al.*,

1997). É importante ressaltar, contudo, que os animais capturados acidentalmente não são provenientes de toda a área de pesca mencionada e sim de uma área bem mais restrita. No litoral norte, as toninhas capturadas que puderam ser coletadas pelos pesquisadores e pescadores são oriundas quase que exclusivamente da costa dos municípios de Imbé e Tramandaí. De forma similar, Secchi *et al.* (1997) comentam que, apesar da área de pesca da região sul se estender de Sarita ao Farol de Mostardas, a maioria das toninhas capturadas que foram levadas aos pesquisadores pelas tripulações das embarcações de Rio Grande são provenientes da área próxima à desembocadura da Lagoa dos Patos. No entanto, esta área de captura do litoral sul é notoriamente mais abrangente do que a do litoral norte.

Desta maneira, apesar de que nas análises comparativas realizadas neste estudo as regiões serem mencionadas como litoral norte e litoral sul do estado, é fundamental que se entenda que as comparações estão na verdade sendo efetuadas entre áreas muito mais restritas.

A razão sexual foi calculada separadamente para as toninhas coletadas por diferentes métodos (capturas e encalhes) e áreas (litoral sul e norte do Rio Grande do Sul). A razão sexual foi calculada da seguinte maneira:

$$r = (m + 0,5) / (f + 0,5) \quad \text{equação [10]}$$

onde r é a razão de machos por fêmeas na amostra, m é o número de machos e f é o número de fêmeas (Ferrero & Walker, 1993).

Com a finalidade de envolver o maior número possível de toninhas com estado reprodutivo conhecido nas análises de uso de habitat, os animais sem gônadas coletadas tiveram sua maturidade sexual determinada de modo indireto. Nas fêmeas, todo animal menor que 130,0 cm ou possuindo 2 anos ou menos foi classificado como imaturo, enquanto todo animal maior que 150,0 cm ou possuindo 8 anos ou mais foi classificado como maduro sexualmente (ver seção 3.1.3). Nos machos, todo animal menor que 115,0 cm ou possuindo 1 ano ou menos foi classificado como imaturo, enquanto todo animal maior que 135,0 cm ou possuindo 5 anos ou mais foi classificado como maduro sexualmente (ver seção 3.2.3 e 4.2.1).

3. RESULTADOS

3.1. REPRODUÇÃO EM FÊMEAS

3.1.1. Características do ovário

O peso do ovário variou de 0,08 a 1,25 g em fêmeas imaturas ($x=0,33$ g), e de 1,07 a 9,5 g em fêmeas maduras ($x=4,9$ g). A relação entre peso do ovário, comprimento total e maturidade é apresentada na figura 5.

Não houve diferença de peso entre os ovários esquerdo e direito de fêmeas imaturas ($t=-0,31$; g.l.=24; $P=0,76$). Entretanto, nas fêmeas maduras esta diferença é significativa ($t=-6,16$; g.l.=23; $P>0,00001$), com o ovário esquerdo sendo o mais pesado em 89 % dos animais. O maior peso do ovário esquerdo é o reflexo do maior número de corpos de ovulação presentes neste ovário (88%). A maioria das fêmeas maduras (71%) possuíam corpos apenas no ovário esquerdo. Quatro fêmeas entre 17 com registros completos de ovulação possuíam corpos em ambos ovários e uma apenas no ovário esquerdo. O número máximo de corpos em um mesmo animal foi oito. Animais com apenas um corpo possuíam este localizado no ovário esquerdo.

A média dos diâmetros dos corpos lúteos não relacionados à prenhez ($x=13,5$ mm) foi significativamente menor do que a média daqueles relacionados à prenhez ($x=19,0$ mm) ($t=2,87$, g.l.=4, $P=0,045$). No entanto, como já apontado em diversos estudos anteriores (e.g. Benirschke *et al.*, 1980, Gaskin *et al.*, 1984, Iwasa & Atkinson, 1996), não foi possível distinguir um corpo lúteo gravídico de um não gravídico baseando-se apenas em seu tamanho ou morfologia.

Não há evidência de que o corpo lúteo aumente de tamanho com o progresso da gestação (figura 6). Embora levemente positiva, a inclinação da regressão linear entre diâmetro médio do CL e comprimento fetal não é significativamente diferente de 0 ($b=0,071$; IC 95%= -0,066 – 0,21; $r^2=0,18$; $P=0,26$), havendo uma variação individual considerável no tamanho do CL entre fêmeas em diferentes estágios de gestação. Por exemplo, duas fêmeas carregando fetos com comprimentos de 10,1 e 52,0 cm possuíam corpos lúteos com diâmetros médios muito similares (17,7 e 18,5 mm, respectivamente). As médias dos diâmetros médios dos corpos lúteos relativos aos fetos com comprimento até 26,0 mm ($x=19,0$) foi quase idêntica à média daqueles relativos a fetos com comprimento de 27,0 a 52,0 mm ($x=19,1$) ($t=-0,1$; g.l.=7; $P=0,92$).

3.1.2. Gestação e nascimentos

O crescimento dos fetos ao longo dos meses do ano (figura 7) foi descrito por um modelo de regressão linear ($F=94,5$, $P<0,001$, $r^2=0,86$, $n=18$), representada por

$$y = 6,9445x - 9,1863 \quad \text{equação [11]}$$

onde y é o comprimento total (cm) e x representa o mês do ano (janeiro=1 até dezembro=12). O crescimento dos fetos em relação aos dias do ano (figura 8) foi igualmente descrito por uma regressão linear ($F=95,3$, $P<0,001$, $r^2=0,86$, $n=18$) e representado por

$$y = 0,2436 x - 8,0574 \quad \text{equação [12]}$$

onde y é o comprimento total (cm) e x representa o dia do ano (1º de janeiro=1 até 31 de dezembro=365). Assim, a taxa de crescimento fetal foi estimada em sendo 6,94 cm/mês ou 0,24 cm/dia. Dois fetos apresentados em vermelho na figura 7 com os comprimentos deslocados não foram incluídos nos cálculos da regressão.

A cada ano de coleta, os primeiros neonatos foram sempre encontrados no mês de outubro, com a exceção de um neonato com 67,0 cm de comprimento encontrado enalhado em 6 de setembro de 1997. Os nascimentos não apresentam distribuição normal, parecendo ocorrer de forma súbita a partir de outubro e se estender até o início de fevereiro, diminuindo gradualmente (figura 9). A distribuição da frequência relativa de neonatos menores que 85,0 cm sugere que cerca de 75% dos nascimentos ocorrem entre outubro e dezembro.

Os maiores fetos de toninha da amostra apresentavam 67,1, 75,0 e 80,0 cm e foram coletados em outubro, dezembro e novembro, respectivamente. Os menores neonatos apresentavam 67,0, 67,5, 70,0 e 70,0 cm e foram coletados em setembro, fevereiro e outubro ($n=2$), respectivamente. Para estimar o comprimento médio de nascimento da espécie para o Rio Grande do Sul, calculou-se a média dos neonatos de duas formas: (tn1) a partir dos comprimentos de todos animais menores que 90,0 cm e (tn2) a partir dos comprimentos dos neonatos coletados apenas em outubro, uma vez que este é o mês no qual iniciam os nascimentos na região. Desta maneira, o tamanho médio de

nascimento foi estimado em (tn1) 77,3 cm e (tn2) 73,4 cm. A lista dos 20 animais incluídos nos cálculos de tamanho de nascimento é apresentada na tabela 1.

A presença de pedaço de cordão umbilical é uma eficiente indicação de que o animal é um recém nascido. Na amostra estudada, resquícios de cordão umbilical foram registrados em três neonatos com comprimento total de 67,5, 70,0 e 70,0 cm ($x = 69,2$ cm). Vale notar que os dois primeiros tratavam-se de neonatos que chegaram à praia ainda vivos, vindo a morrer pouco tempo depois.

Tabela 1. Comprimento total, número de coleção e mês de coleta dos filhotes de toninha, *Pontoporia blainvillei*, amostrados no Rio Grande do Sul.

Número de coleção	Comprimento total (cm)	Mês de coleta
GEMARS 0430	73,0	Setembro
GEMARS 0029	67,1	Outubro
GEMARS 0002	70,0	Outubro
GEMARS 0125	70,0	Outubro
GEMARS 0301	74,0	Outubro
GEMARS 0119	78,0	Outubro
GEMARS 0215	81,0	Outubro
GEMARS 0319	85,0	Novembro
GEMARS 0460	76,0	Novembro
GEMARS 0222	89,0	Novembro
CA-MORG 087	89,8	Novembro
CA-MORG 089	79,8	Novembro
CA-MORG 098	75,0	Dezembro
GEMARS 0499	72,5	Dezembro
GEMARS 0481	73,0	Dezembro
CA-MORG 099	86,4	Dezembro
GEMARS 0250	67,0	Janeiro
GEMARS 0159	89,0	Janeiro
CA-MORG 005	84,0	Janeiro
GEMARS 0634	67,5	Fevereiro

Não foram encontrados fetos múltiplos (n=20). Embora a razão sexual (rs) dos fetos estivesse levemente direcionado aos machos (8 machos e 6 fêmeas, rs=1,3), ela não diferiu significativamente de 1 ($X^2=0,29$, g.l.=1, $P<0,05$).

A relação exponencial entre o comprimento e peso fetal é representada na figura 10 ($r^2=0,99$) e é descrita pela equação:

$$y = 0,0827e^{0,0586x} \quad \text{equação [13]}$$

A partir desta equação, obtemos um peso médio de nascimento de 4,8, 6,1 e 7,7 kg para os tamanhos de nascimento de 69,2, 73,4 e 77,3 cm, respectivamente. Por diminuir a probabilidade de incluir exemplares com mais de um mês de idade, uma vez que considera apenas aqueles coletados no primeiro mês de nascimento da espécie na região (outubro), o comprimento e peso ao nascer de 73,4 cm e 6,1 kg serão considerado aqui como os mais acurados.

A fase não linear da gestação foi estimada substituindo-se o peso médio de nascimento (6,1 kg) na equação fornecida por Calder [1], obtendo-se então um período (to) de 38 dias. Para calcular a duração da fase linear da gestação, foi utilizada a equação [12]. Resolvendo esta equação para o começo da fase linear (quando assume-se que o comprimento é 0,0 cm) e para o tamanho médio de nascimento (73,4 cm), obtêm-se uma estimativa de 301 dias para esta fase da gestação. Desta forma, o período total de gestação é estimado como sendo 301 + 38 ou 339 dias (11,2 meses). Se empregarmos as estimativas de tamanho de nascimento de 69,2 e 77,3 cm, obtemos períodos de gestação de 10,5 e 11,7 meses, respectivamente. Entretanto, considera-se aqui o período de 11,2 meses de gestação como o mais provável, uma vez que é baseado na estimativa de tamanho de nascimento avaliada como mais realista. Através da mesma equação [12], foi possível calcular a data média de nascimentos (3 de dezembro) e de concepção (28 de dezembro) da espécie no Rio Grande do Sul.

Considerando que os nascimentos ocorrem entre outubro e começo de fevereiro e que a gestação dura cerca de 11 meses, o acasalamento e concepção devem ocorrer entre novembro e começo de março.

A gestação e os nascimentos da toninha no Rio Grande do Sul são caracterizados pela sazonalidade. Os nascimentos estão restritos a um período de cerca de cinco meses do ano (outubro – fevereiro), a maioria deles ocorrendo entre outubro e dezembro. No entanto, a presença de dois fetos “outliers” A e B na figura 7 sugere que alguns animais

reproduzem fora dos picos da espécie. O feto A está deslocado 3,5 meses do valor estimado de comprimento para sua data de coleta, e as datas estimadas de sua concepção e nascimento são 13 de setembro e 19 de agosto. O feto B está deslocado exatos 3 meses, e suas datas estimadas de sua concepção e nascimento são 30 de março e 4 de março, respectivamente.

3.1.3. Maturidade sexual

A amostra de fêmeas com idade e dados reprodutivos incluem 72 animais, sendo 46 imaturos e 26 maduros. A fêmea imatura mais velha tinha 4 anos e a madura mais nova 3 anos. Uma fêmea imatura com 7 anos de idade foi considerada como “outlier” e não foi incluída nos cálculos de idade média de maturidade sexual.

A maturidade sexual é atingida quando as fêmeas possuem entre 3 e 5 anos de idade (tabela 2). Todas as fêmeas mais novas do que 3 anos eram imaturas e todas mais velhas do que 5 anos eram maduras sexualmente. A idade média de maturidade sexual foi estimada em 3,7 anos pelo método de DeMaster, 3,5 anos pela equação logística e 3,2 anos pelo método do somatório.

A regressão logística entre idade (X) e proporção de fêmeas maduras (Y) é a seguinte:

$$Y = 1/(1+e^{0,76 - 2,85 X}) \quad \text{equação [14]}$$

e a equação descrevendo a IMS estimada pelo método do somatório é a seguinte:

$$2,25 - 0,53 X = - 1,66 + 0,70 X \quad \text{equação [15]}$$

Sete fêmeas foram amostradas com apenas um corpo de ovulação nos ovários. Assume-se, assim, que estes animais foram coletados no ano de sua primeira ovulação, ou seja, no ano em que atingiram sua maturidade sexual. A idade média nestes animais é 3,7 anos.

Os resultados apresentados aqui foram comparados com as estimativas de IMS das toninhas do Uruguai e norte da Argentina (tabela 3). Aplicando o método de DeMaster, foi encontrada uma IMS de 3,7 (IC 95 % = 3,0 – 4,4) anos para o Rio Grande do Sul, 2,8 anos (IC 95 % = 2,5 – 3,1) no Uruguai e 4,5 anos para o norte da Argentina (Corcuera,

1996). A IMS para fêmeas no Rio Grande do Sul é significativamente maior do que no Uruguai ($t=2,3$; $P<0,01$) e mais baixa do que na Argentina.

A amostra de fêmeas com comprimento total e dados reprodutivos incluem 94 animais, sendo 62 imaturos e 32 maduros. A menor fêmea madura media 133,0 cm e a maior imatura media 149,9 cm. O comprimento médio de maturidade sexual foi estimado em 138,9 cm (DP=3,14; IC 95%=132,8 – 145,1 cm). A maturidade sexual é atingida aos 85,5% do comprimento assintótico estimado por Walter (1997) para o Rio Grande do Sul.

A amostra de fêmeas com peso e dados reprodutivos incluem 80 animais, sendo 52 imaturos e 28 maduros. O peso médio de maturidade sexual foi estimado em 32,8 kg (DP=1,48; IC 95%=29,9 – 35,7 kg). Uma vez que muitas fêmeas maduras encontravam-se prenhas e com seu peso certamente elevado pelo peso do feto, foi efetuada uma correção subtraindo o peso do feto do peso total das fêmeas prenhas. Após esta correção, o peso médio de maturidade sexual foi estimado em 32,6 kg (DP=1,42; IC 95%=29,8 – 35,3 kg).

Os coeficientes de variação para idade, comprimento e peso médio ao atingir a maturidade sexual para fêmeas e machos são apresentados na tabela 4. Entre os sexos, os machos apresentaram maior variação do que as fêmeas. Os parâmetros biológicos que apresentaram maior variação na chegada da maturidade sexual foram peso, comprimento e idade, nesta ordem.

Tabela 2. Sumário das informações reprodutivas e de idade para fêmeas de toninha no Rio Grande do Sul.

Variável	Idade estimada
Intervalo de idades sem a presença de corpos	0 – 4
Fêmea mais nova com um corpo	3
Fêmea mais velha com um corpo	6
Fêmea prenha mais nova	3
Fêmea prenha mais velha	11
Fêmea lactante mais nova	5
Fêmea lactante mais velha	11
Fêmea mais velha da amostra	11

Tabela 3. Comparação da idade média de maturidade sexual em fêmeas de toninhas em três regiões de estudo, usando três métodos diferentes. A=método de DeMaster; B=equação logística e C=método do somatório.

Região de estudo	n	Período de amostragem	Métodos			Referência
			A	B	C	
Rio Grande do Sul, Brasil	72	1994-97	3,7	3,5 ¹	3,2	<i>Este estudo</i>
Punta del Diablo, Uruguai	113	1970-73	2,8	2,4 ²	2,2	Kasuya & Brownell (1979)
Prov. Buenos Aires, Argentina	27	1986-92	4,5	4,4 ²	4,3	Corcuera (1996)

1-Idade em que 50% estão maduras estimada através de uma regressão logística; 2-Idade em que 50% estão maduras estimada através de uma regressão linear.

Tabela 4. Coeficientes de variação para idade, comprimento e peso médio ao atingir a maturidade sexual em fêmeas e machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

	Idade média	Comprimento médio	Peso médio
Fêmeas	0,5 %	1,2 %	3,3%
Machos	---	2,3 %	4,5 %

3.1.4. Taxa de prenhez anual e intervalo entre nascimentos

As taxas reprodutivas específicas por idade das toninhas do Rio Grande do Sul são apresentadas na tabela 5. A taxa de prenhez anual foi estimada em 0,66 (IC 95 % 0,47 – 0,85), com uma variância de 0,0086. Esta taxa de prenhez estabelece um intervalo entre nascimentos de 1,5 anos (IC 95 %=1,2 – 2,1), significando que metade das fêmeas maduras estão reproduzindo anualmente, enquanto a outra metade reproduz bianualmente ((0,5 fêmeas maduras x 1 ano) + (0,5 fêmeas maduras x 2 anos) = 1,5).

A baixa proporção de fêmeas lactantes e de fêmeas simultaneamente prenhas e lactantes na amostra surge como um resultado contraditório à alta taxa de prenhez apresentada acima. Subtraindo as fêmeas experimentando sua primeira gestação e que

consequentemente não poderiam estar lactando, temos uma proporção de fêmeas lactantes e simultaneamente prenhas e lactantes de 0,30 e 0,10, respectivamente.

A proporção de fêmeas lactantes na população é proporcional ao tempo gasto na lactação (Perrin & Reilly, 1984), ou:

$$PL = PG \times (L/P) \quad \text{equação [16]}$$

onde PL é o período de lactação em meses, PG é o período de gestação em meses, L é a proporção de fêmeas maduras lactantes e P é a proporção de fêmeas maduras prenhas. Assim, considerando que o período de lactação para *P. blainvillei* foi estimado em 9 meses por Harrison *et al.* (1981), a proporção de fêmeas prenhas encontradas neste estudo implicaria em uma proporção de fêmeas lactantes de 0,50.

Tabela 5. Taxas reprodutivas específicas por idade de fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

Idade	n	Maduras	Proporção de maduras	Prenhas	Proporção de prenhas
0	7	0	---	0	---
1	23	0	---	0	---
2	11	0	---	0	---
3	12	8	0.67	5	0.63
4	3	2	0.67	2	1.00
5	3	3	1.00	2	0.67
6	4	4	1.00	4	1.00
7+	9	9	1.00	3	0.33
	72	26	0.36	16	0.62

3.1.5 Taxa de ovulação

A contagem dos corpos de ovulação nos ovários de 16 fêmeas maduras com idade conhecida permite as primeiras considerações sobre taxa de ovulação em *P. blainvillei*. A plotagem do número de corpos pela idade (figura 11) revela uma enorme variação individual na taxa de ovulação. Por exemplo, uma fêmea com seis anos de idade possuía

apenas um corpo enquanto outra com mesma idade possuía sete corpos. Animais com três corpos variaram em idade de três à onze anos.

O número de corpos aumenta com a idade, como demonstrado pelo valor da inclinação da regressão linear ($b=0,30$), embora a correlação entre estas variáveis seja baixa ($r^2=0,23$), como reflexo da variabilidade individual mencionada.

A plotagem da taxa de ovulação por idade demonstra que o número de ovulações não é constante ao longo da vida de uma fêmea (figura 12). A inclinação negativa da regressão linear ($b=-0,144$) indica que a taxa de ovulação decai com o avanço da idade. A maior taxa (1,8 ovulações por ano) foi encontrada em animais com três anos e a mais baixa (0,3 ovulações por ano) em um animal com onze anos. A taxa de ovulação média entre todas as idades foi de 0,92 ovulações por ano.

Quatro fêmeas prenhas com a idade mínima de maturidade sexual (3 anos) apresentavam informação sobre o número de corpos de ovulação no ovário, podendo ser inferida o sucesso de concepção de toninhas no primeiro ano de maturidade. Destas quatro, três foram fertilizadas em sua primeira ovulação, pois possuíam apenas o CL gravídico em seu ovário e nenhum CA prévio. Uma fêmea possuía além do CL gravídico, três CAs resultantes de ovulações passadas, indicando que ela precisou ovular quatro vezes para obter sucesso em sua primeira fertilização.

3.1.6. Época de ovulação

Cinco fêmeas apresentando ovários com evidências diretas de ovulação recente foram coletadas nos meses de janeiro, fevereiro ($n=2$), junho e agosto.

3.1.7. Longevidade e senescência reprodutiva – A idade máxima registrada para as fêmeas neste estudo foi 11 anos. Evidências de senescência reprodutiva já foram reportadas para algumas espécies de odontocetáceos. A determinação de senescência em fêmeas envolvem a observação de ovários atrofícos (*i.e.*, ovários de pequeno tamanho, sem sinal de ovulação recente e com muitos folículos em atresia) em fêmeas de idade avançada (conforme Perrin *et al.*, 1976, e Marsh & Kasuya, 1984). Nenhuma fêmea na amostra analisada apresentava tais características. As três fêmeas mais velhas (duas de dez e uma de onze anos) possuíam um corpo lúteo, sendo que duas delas estavam prenhas, confirmando que estavam ativas reprodutivamente.

3.2. REPRODUÇÃO EM MACHOS

O peso e comprimento dos testículos esquerdos variaram de 0,23 a 10,42 g ($x = 2,60$) e de 15,7 – 59,7mm ($x = 33,6$ mm), respectivamente. O peso e comprimento dos testículos direitos variaram de 0,17 a 9,98g ($x = 2,62$) e de 17,9 – 60,0mm ($x = 34,5$ mm), respectivamente. A plotagem dos valores de comprimento pelo peso testicular resultaram em uma regressão ($P > 0,0001$) e correlação significativas ($r^2 = 0,91$; $F = 753,5$; $P > 0,0001$), $y = 0,000013x^{3,32}$ sendo apresentada na figura 13.

A toninha apresenta um peso testicular extremamente baixo em relação ao seu peso corporal. O macho com o maior peso testicular possuía 141,6 cm de comprimento e 31,2 kg de peso total, e seu peso testicular combinado era de apenas 20,1 g, ou 0,064 % do peso corporal do animal. A média do peso testicular relativo entre 23 machos maduros é 0,036 % do peso total, um dos menores valores entre todos os mamíferos (Kenagy & Trombulak, 1986).

Os testículos de *P. blainvillei* se caracterizam pela extrema simetria em peso e comprimento. Não foi detectada nenhuma diferença entre testículos em peso ($t = -0,05$; $P = 0,96$; $n = 67$) e comprimento ($t = -0,5$; $P = 0,62$; $n = 69$). Plotando os valores dos testículos direito e esquerdo (figuras 14 e 15), foram encontradas regressões em potência altamente significativas para peso ($b = 1,0$; $F = 5424,5$; $r^2 = 0,99$; $P < 0,0001$; $n = 66$; $y = 1,02x^{1,0}$) e comprimento testicular ($b = 0,95$; $F = 991,0$; $r^2 = 0,94$; $P < 0,0001$; $n = 68$; $y = 1,225 x^{0,95}$), onde x e y referem-se aos valores dos testículos esquerdo e direito, respectivamente.

3.2.1. Diâmetro dos túbulos seminíferos

A comparação dos diâmetros dos túbulos seminíferos entre os testículos esquerdo e direito de um mesmo animal apresentou resultados ligeiramente contrastantes com os apresentados acima. Dos sete machos analisados, as diferenças entre testículos foram significativas em três (teste t , $g.l. = 9$, $P < 0,01$). A comparação entre o diâmetro dos túbulos seminíferos em seções do centro e da extremidade de um mesmo testículo revelou que em sua maioria (7 entre 9 animais) os túbulos foram maiores na seção central. Contudo, com a exceção de um macho imaturo, esta diferença não foi significativa (teste T , $g.l. = 18$; $P < 0,01$). É interessante notar que em ambas comparações (testículo esquerdo versus direito, seção do centro versus extremidade), as diferenças apenas foram significativas em alguns animais imaturos e em nenhum maduro

sexualmente (figuras 16 e 17). Além disso, apesar de significativas, as diferenças foram baixas ($t < 4,0$), sendo que apenas uma análise entre testículo esquerdo e direito se mantém significativa se o nível de significância subir para $\alpha = 0,001$.

Uma regressão potencial demonstra uma alometria positiva do diâmetro dos túbulos seminíferos em relação ao peso testicular combinado ($b = 0,39$; 95% CI = 0,35-0,44) (figura 18), havendo uma forte correlação entre estas duas variáveis ($F = 343,6$; $r^2 = 0,86$; $P < 0,0001$; $y = 59,427x^{0,39}$). A relação entre o diâmetro dos túbulos seminíferos e o comprimento testicular é representada na figura 19. Uma vez que as regressões usualmente empregadas (linear, potência, exponencial) não se adequaram aos dados e que é evidente a distinção de padrões entre machos imaturos e maduros, foram calculadas regressões em potência distintas para imaturos e maduros. O mesmo procedimento foi efetuado nas figuras 20, 21 e 22, sendo que a tabela 6 apresenta o sumário dos parâmetros destas regressões.

A relação entre diâmetro dos túbulos seminíferos com o comprimento e peso total está representada nas figuras 20 e 21, respectivamente. Entre os machos imaturos, não há praticamente crescimento algum no diâmetro dos túbulos com o aumento do comprimento e peso total. Entre os machos maduros, o diâmetro dos túbulos seminíferos apresenta uma baixa, porém significativa, correlação com o comprimento total ($b = 1,06$; $F = 4,4$; $r^2 = 0,18$; $P = 0,048$) e nenhuma correlação com o peso total do animal ($b = 0,23$; $F = 1,28$; $r^2 = 0,07$; $P = 0,27$). O rápido aumento no diâmetro dos túbulos mencionado no parágrafo acima corresponde à machos com comprimento total em torno de 125,0 – 130,0 cm (figura 20).

As diferenças nos valores do diâmetro dos túbulos seminíferos foram significativas entre machos imaturos, púberes e maduros (ANOVA, $F_s = 221,1$ g.l. = 55, $P < 0,001$).

3.2.2. Peso testicular, comprimento testicular e maturidade sexual

Há muito pouca mudança no peso testicular combinado em animais imaturos. Entre os 70 e 125 cm, ocorre um pequeno aumento de pouco mais de 2,0 g no peso testicular. Por volta dos 125 cm de comprimento total, o peso testicular combinado sofre um aumento brusco (figura 22), indicando a chegada da maturidade sexual. O incremento de peso testicular por comprimento total é de 0,05g/cm nos imaturos e 0,28g/cm nos maduros. O peso testicular combinado é um eficiente indicativo de maturidade sexual nas toninhas do Rio Grande do Sul: todos os animais com peso testicular combinado maior do que 5,0 g apresentavam-se maduros sexualmente (tabela 7). No entanto, a

grande variação no peso testicular após a maturidade não permite uma correlação entre o peso testicular e o comprimento total nos animais maduros.

O comprimento testicular aumenta a medida que o macho aumenta seu comprimento total (figura 23). Contudo, não há um salto nos valores do comprimento testicular com a chegada da maturidade, como observado no peso testicular. Ao invés disto, o que ocorre é um aumento progressivo do comprimento testicular. Nota-se a partir da figura 23 que o comprimento testicular apresenta uma alometria negativa bastante variável. Entre os valores de 105,0 e 125,0 cm de comprimento total, a maioria dos comprimentos testiculares estão abaixo da linha da regressão, enquanto que entre 125,0 e 155,0 cm, a maioria se encontra acima da linha da regressão. De forma contrária ao peso testicular, há uma sobreposição considerável nos valores do comprimento testicular de machos imaturos/púberes e maduros (tabela 7). Neste sentido, é preciso estabelecer uma margem de segurança maior para se determinar a maturidade sexual utilizando apenas o comprimento testicular, o que o torna um indicativo indireto de maturidade menos eficiente do que o peso testicular.

Tabela 6. Sumário dos parâmetros das regressões em potência das características testiculares, diferenciadas para machos imaturos e maduros. CT = comprimento total; diam. = diâmetro médio dos túbulos seminíferos; Comp. test. = comprimento testicular; Peso = peso total; peso test. = peso testicular; a = coeficiente de intercepção; b = coeficiente de inclinação; b(iso) = coeficiente de inclinação isométrico; T = valor de t calculado para a diferença entre b e 0; P = probabilidade da correlação não ser significativa; r^2 = coeficiente de correlação.

Variáveis	Imaturos						Maduros					
	a	b	b(iso)	T	P	r^2	a	b	b(iso)	T	P	r^2
Comp. test. x diam. (fig.19)	28,82	0,25	1,0	1,34	0,19	0,053	15,74	0,60	1,0	2,54	0,022	0,30
CT x diam. (fig.20)	56,09	0,035	1,0	0,12	0,90	0,0005	0,86	1,06	1,0	2,11	0,048	0,18
Peso x diam. (fig.21)	74,51	-0,04	0,33	-0,43	0,67	0,0066	73,11	0,23	0,33	1,13	0,27	0,067
CT x peso test. (fig.22)	1,38E-5	2,43	3,0	6,88	>0,001	0,54	7,42E-7	3,35	3,0	2,80	0,001	0,25

3.2.3. Comprimento, peso e idade de maturidade

A maturidade sexual em relação ao comprimento total foi estimada para 77 machos, dos quais 26 encontravam-se maduros. O menor macho maduro e o maior imaturo mediam 123,4 e 132,5 cm, respectivamente. O comprimento médio de maturidade sexual estimado pelo método de DeMaster modificado é 128,2 cm (DP=1,49; IC 95%=125,3 – 131,1 cm). A maturidade sexual é atingida quando os machos possuem 92,6 % do comprimento assintótico estimado por Walter (1997). A maturidade sexual em relação ao peso total foi estimada para 66 machos, dos quais 22 encontravam-se maduros. O peso médio de maturidade sexual estimado pelo método de DeMaster modificado é 26,4 kg (DP=0,88; IC 95%=24,7 – 28,1 kg).

Em razão do pequeno número de animais (n=20) com idade determinada e dados reprodutivos, não foi possível estimar a idade média de maturidade sexual para os machos. Os machos imaturos (n=15) possuíam entre 0 e 2 anos, os púberes (n=2) possuíam 1 e 2 anos e os maduros (n=3) 3, 4 e 6 anos de idade.

3.2.4. Índice de maturidade testicular

As diferenças entre as médias do índice de maturidade testicular de machos imaturos, púberes e maduros foram altamente significativas (ANOVA, $F_s=211,5$ g.l.=72, $P<0,001$) (tabela 8). A média do índice foi 0,02 para os animais imaturos, 0,05 para os púberes e 0,12 para os maduros. Não foi observada nenhuma sobreposição de valores entre machos maduros e púberes/imaturos (tabela 7), sendo que todos os animais com índice de maturidade superiores à 0,07 encontravam-se maduros sexualmente. Estes resultados demonstram que este índice é um ótimo indicador indireto de maturidade sexual em machos de toninhas.

3.2.5. Sazonalidade reprodutiva

A hipótese inicial de que o peso testicular combinado e relativo seriam maiores nos meses em que as fêmeas estão reproduzindo parece não se adequar. Não foi encontrada evidência de que os testículos de machos de toninha aumentem seu peso nos meses em que ocorrem a maioria das cópulas (figuras 24 e 25). Não houve diferenças significativas no peso testicular combinado (ANOVA, $F_s=1,19$; g.l.=27; $P=0,34$; n=28) (tabela 9) e relativo (ANOVA, $F_s=0,57$; g.l.=25; $P=0,69$; n=26) (tabela 10) entre os meses de dezembro, janeiro, maio, junho e agosto.

Embora bastante prejudicado devido ao baixo número de machos coletados nos meses reprodutivos, o estudo da variação do diâmetro dos túbulos seminíferos também não sugere a existência de aumento nos mesmos na época reprodutiva (figura 26). É importante, entretanto, que este resultado seja tomado com extrema cautela e que se obtenha mais dados de diâmetro de túbulos seminíferos de machos coletados em meses reprodutivos para a confirmação desta tendência.

A observação dos estágios celulares dos túbulos seminíferos dos machos maduros auxilia na compreensão da sazonalidade de maturação dos testículos nas toninhas. A presença de espermátides e/ou espermatozóides nos túbulos seminíferos pode ser tomada como evidência direta de atividade testicular. Três machos apresentando túbulos seminíferos com tais características foram coletados fora do período reprodutivo, nos meses de maio, junho e agosto.

Tabela 7. Sumário das informações de idade, peso, comprimento e características gonadais para machos de toninha no Rio Grande do Sul em diferentes estados de maturidade sexual.

Característica e	Média	Desvio padrão	Intervalo
Estado de maturidade			
Idade (anos)			
Imaturo	0,9	0,59	0 – 2
Púbere	1,5	0,71	1 – 2
Maduro	4,3	1,53	4 – 6
Comprimento total (cm)			
Imaturo	114,3	7,18	70,0 – 125,5
Púbere	120,6	11,5	109,5 – 132,5
Maduro	137,4	6,97	123,4 – 155,0
Peso total (kg)			
Imaturo	16,9	5,24	4,95 – 26,0
Púbere	22,2	5,66	17,1 – 28,0
Maduro	30,8	5,10	22,8 – 41,5
Diâmetro médio dos túbulos seminíferos (μm)			
Imaturo	67,2	10,9	50,0 – 99,0
Púbere	91,2	18,1	74,5 – 116,0
Maduro	160,7	21,4	113,0 – 197,0
Peso testicular combinado (g)			
Imaturo	1,30	0,56	0,33 – 2,79
Púbere	3,25	1,42	2,01 – 4,8
Maduro	11,04	4,09	4,73 – 20,08
Comprimento testicular (mm)			
Imaturo	26,3	5,1	16,8 – 43,0
Púbere	36,1	7,3	27,8 – 41,8
Maduro	47,5	6,6	29,1 – 59,9
Índice de maturidade testicular			
Imaturo	0,02	0,01	0,01 – 0,04
Púbere	0,05	0,01	0,04 – 0,06
Maduro	0,12	0,03	0,06 – 0,18

Tabela 8. Análise da variância dos índices de maturidade de machos imaturos, púberes e maduros. SQ=soma dos quadrados; QM=quadrados médios; g.l.=graus de liberdade; Fs=F calculado; valor-P =probabilidade.

<i>Fonte da variação</i>	<i>g.l.</i>	<i>SQ</i>	<i>QM</i>	<i>Fs</i>	<i>valor-P</i>
Entre grupos	2	0,139	0,07	188,0	<0,0001
Dentro dos grupos	72	0,027	0,0003		
Total	74	0,159			

Tabela 9. Análise da variância dos pesos testiculares combinados de machos maduros de toninha, *Pontoporia blainvillei*, coletados em dezembro, janeiro, maio, junho e agosto no Rio Grande do Sul. SQ=soma dos quadrados; QM=quadrados médios; g.l.=graus de liberdade; Fs=F calculado; valor-P=probabilidade.

<i>Fonte da variação</i>	<i>SQ</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>Fs</i>	<i>valor-P</i>
Entre grupos	86,91	4	21,73	1,19	0,34
Dentro dos grupos	419,64	23	18,25		
Total	506,55	27			

Tabela 10. Análise da variância dos pesos testiculares relativos de machos maduros de toninha, *Pontoporia blainvillei*, coletados em dezembro, janeiro, maio, junho e agosto no Rio Grande do Sul. SQ=soma dos quadrados; QM=quadrados médios; g.l.=graus de liberdade; Fs=F calculado; valor-P=probabilidade.

<i>Fonte da variação</i>	<i>SQ</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>Fs</i>	<i>valor-P</i>
Entre grupos	0,000411	4	0,000103	0,57	0,69
Dentro dos grupos	0,003793	21	0,000181		
Total	0,004204	25			

3.3. USO DE HABITAT

3.3.1. Profundidade

O conhecimento das profundidades de captura de 169 toninhas (99 machos e 70 fêmeas) no Rio Grande do Sul permite uma análise do padrão de ocupação de profundidades por animais de diferentes idades, tamanho, sexo e condição reprodutiva nesta região. Com exceção de seis animais capturados em profundidades de 55-57 metros (cinco machos e uma fêmea), os quais não foram incluídos nas análises, a profundidade limite utilizada por *P. blainvillei* é 35 metros. Entretanto, é importante ressaltar que a captura dos animais provenientes de profundidades maiores que 50 metros foram efetuadas na área de um “canyon” submarino localizado dentro da isóbata dos 30 metros.

3.3.1.1. Profundidade e sexo - Não houveram diferenças entre as profundidades médias de machos ($x=21,7$) e fêmeas ($x=21,1$) ($t=0,61$; $g.l=134$; $P=0,55$) de toda a amostra. Machos foram capturados em profundidades de 6 a 35 metros e fêmeas em profundidades de 10 e 35 metros. Ao separar os dados por região, também não foi encontrada diferença entre as profundidades de machos ($x=23,0$) e fêmeas ($x=20,9$) do litoral sul ($t=1,61$; $g.l=78$; $P=0,11$), e entre as profundidades de machos ($x=18,1$) e fêmeas ($x=21,7$) do litoral norte ($t=1,9$; $g.l=26$; $P=0,07$).

A razão sexual não diferiu significativamente da unidade nos intervalos de profundidade, como demonstrado na tabela 11. Não foi observada diferença nas profundidades de captura entre fêmeas do litoral sul ($x=20,9m$) e litoral norte ($x=21,7m$) ($t=0,32$; $g.l=53$; $P=0,75$). No entanto, as profundidades de captura dos machos do litoral sul ($x=23,0m$) foram significativamente maiores do que as do litoral norte ($x=18,0m$) ($t=3,73$; $g.l=79$; $P>0,00035$).

A frequência relativa por profundidade de ambos sexos segue uma distribuição normal, como demonstrado na figura 27. A frequência relativa de animais aumenta progressivamente a partir do intervalos de 6-10 m até atingir a moda entre 21-25m e então regredir. A única exceção foi uma pequena inversão nos valores de frequência relativa para as fêmeas nos intervalos de 11-15 m (17,4) e 16-20 m (15,9) (ver figura 27).

3.3.1.2. Profundidade e idade – A figura 28 apresenta a plotagem das idades e profundidades de captura para os machos de toninha. A inclinação da regressão linear entre estas variáveis não é significativa ($b=0,087$; $P=0,85$; IC 95% = $-0,85 - 1,02$). Para as fêmeas, a inclinação da regressão foi significativamente negativa ($b= -0,83$; $P=0,044$; IC 95% = $-1,63 - -0,023$). No entanto, esta tendência foi produzida pela influência da baixa profundidade de captura dos dois animais mais velhos (10 e 11 anos, 14 e 12 metros de profundidade, respectivamente). Ao excluirmos estes animais da análise, não mais detecta-se significância na inclinação da regressão entre idade das fêmeas e profundidade ($b= -0,56$; $P=0,31$; IC 95% = $-1,66 - 0,53$) (figura 29).

3.3.1.3. Profundidade e comprimento total – A plotagem do comprimento total de machos e fêmeas por profundidade de captura estão representadas nas figuras 30 e 31, respectivamente. A inclinação da regressão linear entre profundidade e comprimento não foi significativa nas fêmeas ($b=-0,056$; $P=0,28$; IC 95% = $-0,16 - 0,046$) nem em machos ($b=0,10$; $P=0,70$; IC 95% = $-0,42 - 0,63$).

3.3.1.4. Profundidade e condição reprodutiva – Não foi observada nenhuma diferença entre profundidades de captura de machos juvenis ($x=21,1m$), fêmeas juvenis ($x=21,3m$), machos adultos ($x=22,0m$) e fêmeas adultas ($x=20,9m$) (ANOVA; $F=0,111$; g.l.=105; $P=0,95$) (tabela 12). Entre as fêmeas maduras sexualmente, não foram encontradas diferenças entre as profundidades das prenhas ($x=19,2m$; $n=10$) e não prenhas ($x=21,5$; $n=8$) ($t=-0,84$; g.l.=12; $P=0,41$). Não foram verificadas diferenças significativas nas frequências relativas de fêmeas maduras prenhas e não prenhas nos intervalos de profundidade de 6 a 15 metros ($X^2=2,57$; $P<0,05$; $n=4$), 16 a 25 metros ($X^2=0,40$; $P<0,05$; $n=11$) e 26 a 35 metros ($X^2=0,50$; $P<0,05$; $n=3$). Ainda em relação às fêmeas prenhas, não foi encontrada significância na inclinação da regressão linear do tamanho de feto por profundidade ($b=0,031$; $P=0,73$; IC 95% = $-0,17 - 0,23$; $r^2=0,015$) (figura 32). Em que pese o baixo número amostral de fêmeas lactantes com profundidade de captura conhecida ($n=6$), não foram encontradas diferenças nas profundidades de fêmeas maduras não lactantes ($x=18,8m$) e lactantes ($x=23,0m$) ($t=-1,32$; g.l.=7; $P=0,23$). Um artifício para diminuir a imprecisão desta comparação pelo baixo número de profundidades de fêmeas lactantes é adicionar na amostra de lactantes as profundidades de filhotes que pelo seu tamanho estão presumivelmente sendo amamentados. Desta maneira, analisou-se novamente as profundidades das fêmeas

lactantes e não-lactantes incluindo as profundidades de filhotes menores que 95,0 cm de comprimento (n=6) (tabela 13). Nesta re-análise as diferenças de profundidades a partir deste procedimento, foi detectada uma diferença significativa entre fêmeas lactantes (x=25,0m) e não-lactantes (x=18,8m) (t=2,84; g.l.=22; P=0,0095).

Tabela 11. Frequência absoluta de machos e fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, por intervalos de profundidade (em metros).

Profundidade	Machos	Fêmeas	Razão sexual	X^2 calculado
6 – 10	2	2	1	0,0
11 – 15	10	12	0,84	0,18
16 – 20	20	12	1,64	2,0
21– 25	36	24	1,49	2,4
26 – 30	22	14	0,64	1,78
31– 35	4	5	0,82	0,11
<i>Total</i>	<i>94</i>	<i>69</i>		

Tabela 12. Análise da variância das profundidades de capturas de machos juvenis e maduros e fêmeas juvenis e maduras. SQ=soma dos quadrados; QM=quadrados médios; g.l.=graus de liberdade; Fs=F calculado; valor-P=probabilidade.

<i>Fonte de variação</i>	<i>SQ</i>	<i>g.l.</i>	<i>QM</i>	<i>Fs</i>	<i>valor-P</i>
Entre grupos	13,61	3	4,54	0,11	0,95
Dentro de grupos	4152,18	102	40,71		
Total	4165,79	105			

3.3.2. Análise comparativa de comprimentos

As médias dos comprimentos das fêmeas capturadas no litoral norte (x=129,2 cm) foi muito similar à das fêmeas capturadas no litoral sul (x=130,9 cm)(t=0,37; g.l.=104; P=0,71). A figura 33 apresenta uma comparação da frequência relativa de fêmeas por intervalo de comprimento entre as duas regiões. No entanto, o comprimento dos machos capturados no litoral sul (x=123,3cm) foi significativamente maior do que o comprimento dos machos capturados no litoral norte (x=113,4cm)(t=3,33; g.l.=110;

P=0,001). A figura 34 apresenta uma comparação da frequência relativa de machos por intervalo de comprimento entre as duas regiões. Ao comparar os comprimentos dos machos capturados no litoral sul com todos os machos do litoral norte (capturas + encalhes)($\bar{x}=118,3\text{cm}$), as diferenças continuaram a ser significativas a $\alpha=0,05$ mas não a $\alpha=0,01$ ($t=2,01$; g.l.=175; $P=0,04$). As frequências relativas de machos do LN e LS por intervalo de comprimento estão representadas na figura 35.

Tabela 13. Profundidade (em metros) de captura de fêmeas maduras não-lactantes, fêmeas lactantes e filhotes lactentes de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul. CT=comprimento total em centímetros.

Fêmeas não-lactantes	Fêmeas lactantes	Filhotes lactentes (CT)
12	12	19 (75,0)
14	20	27 (83,9)
15	22,5	28 (90,0)
16	22,5	28 (79,8)
16	30	29 (86,4)
17,5	31	31 (93,4)
19		
20		
21		
22,5		
25		
28		

3.3.3. Razão sexual

A razão sexual calculada para as toninhas capturadas acidentalmente no litoral sul e norte do Rio Grande do Sul são apresentadas na tabela 14. Entre os fetos, foi encontrada uma razão sexual de aproximadamente 1:1. Entre as toninhas capturadas no litoral sul, a razão sexual também não diferiu significativamente de 1:1. No entanto, em todas as análises referentes ao litoral norte (capturas, encalhes, capturas + encalhes) a razão sexual revelou-se direcionada aos machos. Entre os animais capturados no LN, a razão

sexual foi direcionada aos machos em todos os intervalos de comprimento até os 140,0 cm (figura 36).

A razão sexual operacional (“operational sex ratio” – *sensu* Emlen & Oring, 1977) é determinada pela razão do número de fêmeas maduras sexualmente por machos maduros sexualmente (Andersson, 1994). A razão sexual operacional da toninha, calculada apenas com os dados de Rio Grande, não diferiu significativamente da unidade ($X^2=0,46$; $P=0,50$; $n=78$), tendendo levemente para os machos (1,16 machos maduros para cada fêmea madura). Embora não tenha sido estatisticamente significativa devido ao baixo número de animais maduros ($X^2=1,60$; $0,10 < P < 0,25$; $n=10$), a razão sexual operacional no litoral norte foi direcionada às fêmeas (0,47; isto é, 2,3 fêmeas maduras para cada macho maduro).

No litoral sul, a proporção de fêmeas e machos maduros sexualmente foi 37,5% e 42,1%, respectivamente. No litoral norte, esta proporção foi bastante similar (36,6 %) para as fêmeas ($X^2=0,82$; $0,25 < P < 0,50$), porém, significativamente menor (11,9%) para os machos ($X^2=37,42$; $P < 0,001$).

Tabela 14. Razão sexual para distintas amostras de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no litoral norte (LN) e sul (LS) do Rio Grande do Sul. Diferenças significativas da razão de 1:1 foram simbolizadas por * ($\alpha=0,05$) e ** ($\alpha=0,005$).

Amostras	Fêmeas	Machos	Razão sexual	X^2 calculado
Fetos	6	8	1,32	0,29
Capturas LS	89	106	1,19	1,48
Capturas LN	19	37	1,92	5,79 *
Encalhes LN	49	75	1,53	5,45 *
Encalhes + capturas LN	68	112	1,64	10,76 **

4. DISCUSSÃO

4.1. REPRODUÇÃO EM FÊMEAS

4.1.1. Características do ovário

A tendência de maior atividade nos ovários esquerdos é bem documentada em *P. blainvillei* (Harrison *et al.*, 1981, Brownell, 1984). No Uruguai, nenhuma fêmea madura entre 43 coletadas apresentava corpos nos dois ovários simultaneamente, e apenas duas delas possuíam corpos no ovário direito (Brownell, 1984). Embora as toninhas do Rio Grande do Sul apresentem um padrão similar de acumulação de corpos de ovulação, o maior número de animais com corpos em ambos ovários e o caso de uma fêmea com corpos apenas no ovário direito sugerem que talvez o ovário direito tenha uma atividade levemente maior do que previamente imaginado na espécie.

O corpo lúteo é uma glândula endócrina temporária que secreta progesterona e estrógenos. Estes hormônios atuam sobre a mucosa uterina, estimulando a secreção de suas glândulas, e também impedem o desenvolvimento de folículos ovarianos e a ovulação (Garcia *et al.*, 1991). Um nível alto de progesterona é essencial para manutenção da prenhez em mamíferos (Amoroso & Perry, 1979). A partir disto, poderia se hipotetizar que o corpo lúteo aumente sua atividade e tamanho a medida que o feto cresça. Embora em algumas espécies de mamíferos marinhos o corpo lúteo cresça com a gestação (*e.g.* Boyd, 1984), não existe um padrão definido entre os cetáceos. Foi demonstrado que no golfinho-pintado-pantropical, *Stenella attenuata*, e no golfinho-listrado, *S. coeruleoalba*, o corpo lúteo regride com o avanço da gestação (Perrin *et al.*, 1976; Miyazaki, 1977). Na baleia-piloto-de-aletas-curtas, *Globicephala macrorhynchus*, o corpo lúteo não sofre nenhuma mudança durante a gestação, permanecendo praticamente do mesmo tamanho (Marsh & Kasuya, 1984). Os dados do presente estudo não indicam um crescimento do corpo lúteo a medida que a gestação progride. Deste modo, o tamanho do corpo lúteo por si não deve ser usado como indicativo do tempo de gestação em toninhas.

Harrison *et al.* (1981) analisaram uma amostra maior (n=33) de fêmeas de toninha com corpo lúteo e feto e notaram também uma grande variação individual na relação entre tamanho do corpo lúteo e tempo de gestação. Entretanto, os autores perceberam um leve aumento no tamanho do corpo lúteo com o passar da gestação.

4.1.2. Gestação

O período de gestação é um dos parâmetros reprodutivos com menor variação intra-específica em mamíferos (Kiltie, 1982). Na grande maioria das espécies de cetáceos, a gestação dura entre 10 e 12 meses (Lockier, 1984; Perrin & Reilly, 1984). Como exceções, pode-se citar o cachalote (16-17 meses, Harrison, 1969), a baleia-de-bico de Baird, *Berardius bairdii* (17 meses, Kasuya, 1977), as baleias piloto do gênero *Globicephala* (15 meses, Sergeant, 1962, Kasuya & Marsh, 1984) e a orca, *Orcinus orca* (15 meses, Perrin & Reilly, 1984).

A estimativa de gestação de 11,2 meses obtida para a toninha neste estudo é bastante similar às já existentes na literatura para a espécie. No Uruguai, usando o método de Hugget and Widdas, Harrison et al. (1981) concluem que a gestação em *P. blainvillei* dura 10,5-12 meses, provavelmente mais próximo aos 10,5 meses. Kasuya & Brownell (1979) estimam a gestação para os mesmos animais através de uma regressão linear relacionando o tempo de gestação com o comprimento ao nascer, ajustada para algumas espécies de delfínídeos (Perrin et al., 1977). O resultado é uma gestação com duração de 10,8 - 11 meses. Devido a um erro aritmético, o artigo original contém o valor de 10,5 ao invés de 10,8 meses (Brownell, 1984).

Para o Rio de Janeiro, Ramos (1997) também utilizou a regressão de Perrin et al. (1977) para calcular o tempo de gestação. A autora estimou este parâmetro independentemente para os sexos: 10,2 meses para machos e 10,4 meses para fêmeas. Estas estimativas são as menores existentes para a espécie, provavelmente sendo influenciadas por dois fatores. Primeiro, as estimativas de tamanho de nascimento para as toninhas do Rio de Janeiro são um pouco menores do que as estimativas para o Uruguai e Rio Grande do Sul. Quanto menor o tamanho de nascimento, menores serão as estimativas de tempo de gestação, independentemente do método empregado. Segundo, e mais importante, a regressão linear fornecida por Perrin et al. (1977) utilizada por Ramos (1997) tende a produzir valores de tempo de gestação menores do que o método de Hugget & Widdas, mesmo quando os valores de tamanho de nascimento permanecem constantes. Um exemplo disto é que o mesmo tamanho de nascimento de 73,4 cm que foi base para a estimativa de 11,2 meses para o Rio Grande

do Sul, quando aplicado na regressão de Perrin et al. (1977) resulta em um tempo de gestação de 10,5 meses.

A taxa de crescimento fetal para a fase linear da gestação é mais alta no Rio de Janeiro (7,6cm/mês) do que no Rio Grande do Sul (6,94 cm/mês). Entretanto, é provável que esta diferença seja consequência do emprego de métodos distintos para calcular o tempo de gestação e não represente diferenças reais no crescimento do feto.

4.1.3. Tamanho de nascimento

Embora comparações estatísticas não possam ser feitas, o tamanho ao nascer não parece ser menor no Rio de Janeiro do que no Rio Grande do Sul e Uruguai. O menor neonato reportado para o Rio de Janeiro possuía 66,0 cm de comprimento, enquanto no Rio Grande do Sul o menor neonato possuía 67,0 cm. Já o maior feto coletado no Rio de Janeiro possuía 65,0 cm, enquanto o maior feto do Rio Grande do Sul possuía 80,0 cm. Esta diferença marcante no comprimento do maior feto pode ser devido ao baixo número de fetos estudados no Rio de Janeiro (n=8) ou pode significar que no Rio de Janeiro o intervalo entre os comprimentos mínimo e máximo de nascimento é muito menor do que no Rio Grande do Sul.

Em princípio, não existe motivo para estimar o tamanho de nascimento separadamente para machos e fêmeas de toninha. Como Ramos (1997) notou, até os dois anos de idade não há praticamente diferenças no comprimento entre machos e fêmeas de toninha do Rio de Janeiro. Desta forma, é muito pouco provável que exista dimorfismo sexual já ao nascimento. Mesmo em espécies de cetáceos com dimorfismo sexual extremo na vida adulta, como no cachalote, cujo macho pode atingir até 1 ½ do tamanho da fêmea, o tamanho ao nascer é virtualmente o mesmo em ambos sexos (Best *et al.*, 1984). Assim sendo, para fins de comparação, iremos considerar o comprimento de nascimento no Rio de Janeiro como a média entre as estimativas de machos e fêmeas = 70,3 cm.

Conhecendo as diferenças de tamanho na vida adulta entre toninhas da população norte e da população sul, poderia se esperar que o tamanho de nascimento fosse menor no Rio de Janeiro do que no Rio Grande do Sul e Uruguai. Contudo, o nascimento no Rio de Janeiro (70,3 cm) é muito semelhante à estimativa considerada mais precisa para o Rio Grande do Sul (73,4 cm). Para o Uruguai, esta semelhança se repete. Harrison *et al.* (1981) estabeleceu um intervalo de nascimento entre 70,0 e 85,0 cm de

comprimento, comentando que provavelmente o valor mais correto seria próximo aos 70,0 cm e Kasuya & Brownell (1979) consideraram que no Uruguai os nascimentos ocorrem entre os 70,0 e 75,0 cm de comprimento. No litoral sul do Rio Grande do sul, Pinedo (1986) encontrou neonatos mortos na costa medindo entre 59,0 e 77,5 cm, embora a autora reconheça a possibilidade dos menores exemplares tratarem-se de fetos abortados.

4.1.4. Sazonalidade de nascimento

Várias espécies de mamíferos exibem sazonalidade reprodutiva, apresentando épocas bem definidas para os acasalamentos e nascimentos. Esta sazonalidade está geralmente associada a uma maior sobrevivência da prole das fêmeas que parem dentro do pico reprodutivo em relação àquelas que parem fora do pico. Entre os mais importantes fatores ambientais que exercem influência na reprodução de uma espécie de mamífero estão a variação na disponibilidade e qualidade de alimentos, variação na pressão de predação e variação na temperatura ambiente (Dobson & Kjelgaard, 1985; Rutberg, 1987; Bronson, 1989, 1995).

Os padrões de sazonalidade reprodutiva exibidos pelos cetáceos apresentam uma considerável variação intra e inter-específica. Read (1990a) tentativamente distingue as espécies quanto à intensidade do sincronismo de nascimentos pela latitude de seu habitat. Em espécies que habitam águas frias, como a beluga, *Delphinapterus leucas*, e o boto-do-porto, *Phocoena phocoena*, os nascimentos estariam restritos à poucos meses do ano (Brodie, 1971; Read & Hohn, 1995). Em espécies que habitam águas subtropicais, como em *Tursiops truncatus*, os nascimentos ainda apresentariam picos distintos, embora alguns nascimentos possam ocorrer ao longo de todo o ano (Wells *et al.*, 1987). Em espécies que habitam águas tropicais, como em golfinhos do gênero *Stenella*, os nascimentos ocorreriam ao longo de todo o ano, e um ou mais picos fracos podem algumas vezes serem identificados.

A reprodução da toninha no Rio Grande do Sul é caracterizada por uma marcada sazonalidade. Embora os nascimentos se estendam por cinco meses, a maioria (75%) parece ocorrer entre outubro e dezembro. Segundo Brownell (1984), os nascimentos no Uruguai ocorrem principalmente em novembro e dezembro. No litoral sul do Rio Grande do Sul, Pinedo *et al.* (1989) sugere que o pico de nascimento seja em novembro.

Para o litoral do Rio de Janeiro, Ramos (1997) notou uma completa ausência de sazonalidade reprodutiva, com os nascimentos ocorrendo em todas estações do ano. Este resultado contrasta bastante com as informações apresentadas no presente estudo. Diferenças regionais na sazonalidade da reprodução podem refletir diferenças locais na sazonalidade de fatores ambientais (Barlow, 1984), como temperatura ambiente, fotoperíodo, recursos alimentares e predação.

Embora a variação na disponibilidade dos recursos alimentares e a pressão de predação possuam efetivamente o potencial de moldar a sazonalidade na reprodução da toninha, as informações atualmente disponíveis sobre estes fatores não permitem uma comparação entre as duas áreas de estudo em questão. Certamente, o fator abiótico melhor documentado e provavelmente com maior influência na época de nascimentos da toninha é a temperatura ambiente. As águas do litoral do Rio Grande do Sul experimentam flutuações de temperatura consideráveis, decorrentes da influência sazonal das correntes do Brasil e das Malvinas. A figura 37 apresenta a variação da temperatura média mensal da superfície da água nos anos de 1994 e 1995 no Rio Grande do Sul. Pode-se notar, a partir deste gráfico, que nos meses de inverno (junho, julho e agosto) a temperatura da água permanece em volta dos 15-16°C. A partir de outubro, quando os primeiros neonatos começam a ser registrados, a temperatura eleva-se acima dos 20°C até atingir o pico de 26°C durante o verão. Os partos ocorreriam, desta maneira, em um período em que as águas estão mais quentes e apropriadas para o nascimento e primeiros meses de crescimento de um neonato. Neste sentido, parece razoável sugerir que a sazonalidade reprodutiva de *P. blainvillei* no Rio Grande do Sul e Uruguai tenha evoluído, pelo menos em parte, como resposta às flutuações de temperatura do meio.

A conservação do calor corporal no meio aquático exige uma grande demanda energética por parte do filhote de mamífero marinho. O nascimento em meses em que a temperatura ambiente é baixa provavelmente tem uma influência negativa na sobrevivência de um filhote de pequeno cetáceo nos primeiros meses de sua vida. O gasto energético para a manutenção da temperatura corpórea é certamente atenuado em águas de temperaturas amenas. No litoral norte do Rio de Janeiro, Ramos (1997) reporta uma flutuação da temperatura consideravelmente menor do que no Rio Grande do Sul, com a superfície das águas variando entre 22 e 26 °C de temperatura durante o ano. Esta manutenção de temperaturas altas durante todo o ano possibilita que os nascimentos de toninha ocorram mesmo em meses de outono e inverno naquela região. Vale notar que a

variação de temperatura durante todo o ano no norte do Rio de Janeiro (22-26 °C) corresponde praticamente às mesmas temperaturas dos meses de nascimento do Rio Grande do Sul (20-26 °C).

Harrison *et al.* (1981) reportam que a data média de nascimentos da toninha no Uruguai deva ser entre a metade de novembro até a metade de dezembro, dependendo do tamanho médio de nascimento. Esta estimativa está de acordo com a data média encontrada no presente estudo (3 de dezembro).

4.1.5. Maturidade sexual

A toninha é um dos cetáceos com a menor idade de maturidade sexual (IMS). A baixa IMS reportada para fêmeas desta espécie só encontra paralelo em dois pequenos cetáceos da família Phocoenidae: *Phocoena phocoena* (3,4 anos – Read, 1990b) e *Phocoenoides dalli* (3,8 anos – Ferrero & Walker, 1999).

As fêmeas maduras mais novas no Rio Grande do Sul possuíam 3 anos, a mesma idade das fêmeas prenhas mais novas (n=4). Isto poderia sugerir que alguns animais tivessem atingido a maturidade sexual um ano antes, com a idade de dois anos, embora nenhuma fêmea desta idade (n=11) da amostra estivesse madura. Contudo, ao estimar a data de concepção dos fetos das quatro fêmeas com 3 anos a partir da equação [11], pode-se perceber que nenhuma fêmea foi fertilizada antes do mês de outubro. Isto significa que a fêmea já tinha fechado seu terceiro ano de vida ou estava prestes a fechar quando foi fertilizada. Analisando a estrutura de idade das toninhas do Rio Grande do Sul e Uruguai, Pinedo (1994) comenta a existência de uma fêmea preta com apenas 2 anos.

Duas diferenças na relação idade/maturidade entre as fêmeas do Uruguai e Brasil são responsáveis pelas estimativas distintas de IMS entre amostras destas duas regiões adjacentes. Primeiro, no Uruguai 28% das fêmeas com dois anos já tinham atingido a maturidade sexual, o que não foi observado na amostra do Rio Grande do Sul. Segundo, com a exceção de uma única fêmea imatura com 4 anos, todos os animais no Uruguai com três ou mais anos estavam maduros. No Rio Grande do Sul, isto só foi observado após os 5 anos de idade.

É possível, também, que as diferenças entre as estimativas de IMS reflitam diferenças de leitura das camadas de crescimento dos dentes pelos diferentes pesquisadores envolvidos nos trabalhos do Uruguai e Rio Grande do Sul.

Por outro lado, o comprimento e peso médio de maturidade são muito semelhantes aos estimados por Kasuya & Brownell (1979) para o Uruguai (ver tabela 15). As estimativas de peso médio de maturidade sexual para fêmeas antes e após a correção do peso dos fetos são praticamente idênticas (32,8 e 32,6 kg), indicando que o desvio positivo causado pelos fetos é desprezível na estimativa deste parâmetro reprodutivo.

Os resultados da comparação entre idades médias de maturidade sexual apresentados aqui são tentativos e conclusões à nível de populações e ecossistemas devem ser evitadas até que esteja disponível uma amostra maior do Rio Grande do Sul e, principalmente, da Argentina, e uma amostra mais recente do Uruguai. Uma explicação para as diferenças na idade de maturidade entre as regiões de estudo poderia ser levantada à luz dos efeitos dependentes de densidade. Poderia ser hipotetizado, por exemplo, que a IMS mais baixa no Uruguai seria um efeito compensatório em resposta à um decréscimo na densidade populacional naquela região, devida à altos níveis de capturas acidentais no passado. Entretanto, alguns estudos comparativos sobre a história de vida de populações de mamíferos marinhos exploradas têm falhado em detectar evidências de efeitos dependentes de densidade e produziram resultados contraditórios, mesmo em ocasiões nas quais o tamanho amostral era maior e a história de exploração melhor conhecida do que o presente caso (veja Chivers & Myrick, 1993, para uma série de exemplos). Deve também ser considerado que os dados do Uruguai foram coletados cerca de 25 anos atrás e o cenário reprodutivo pode ter cambiado substancialmente naquela região.

Tabela 15. Comparação entre comprimento e peso médio de maturidade sexual entre machos e fêmeas de toninha do Rio Grande do Sul e Uruguai. As médias no Rio Grande do Sul foram estimadas usando DeMaster modificado e no Uruguai uma regressão linear para determinar o momento em que 50% dos animais estavam maduros.

	<i>Rio Grande do Sul</i>		<i>Uruguai</i> ¹	
	Peso (kg)	Comprimento (cm)	Peso (kg)	Comprimento (cm)
Machos	26,4	128,2	25,0 – 29,0 ²	131,4
Fêmeas	32,6	138,9	33,0 – 34,0 ²	140,3

¹ Os dados do Uruguai foram compilados a partir de Kasuya & Brownell (1979).

² Quando a média não foi calculada, apresenta-se o intervalo de maturidade sexual.

Quanto menor o coeficiente de variação do parâmetro biológico ao atingir a maturidade sexual (idade, comprimento ou peso), menos decisivo ele pode ser considerado para a aquisição da mesma. Em ambos sexos, o peso mostrou maior variabilidade do que o comprimento, e estes uma maior variabilidade do que a idade média de maturidade, indicando o ranking de importância destes parâmetros na chegada da maturidade sexual na toninha. A comparação entre os coeficientes de variação da idade e dos demais parâmetros é pertinente apenas em relação às fêmeas, uma vez que a idade média de maturidade nos machos não pode ser calculada. Seguindo o mesmo pensamento, as fêmeas parecem ter uma rigidez maior que do os machos no que se refere ao comprimento e peso em que atingem a maturidade sexual.

4.1.6. Taxas reprodutivas e intervalo entre nascimentos

A taxa de prenhez apresentada neste estudo é a primeira estimativa deste parâmetro reprodutivo para *P. blainvillei*. Trata-se de uma estimativa alta e reflete as altas taxas de reprodução da população estudada. No entanto, esta estimativa possui algumas limitações como veremos abaixo.

A sazonalidade reprodutiva pode ter um sério impacto sobre estimativas de taxas de prenhez, especialmente se a espécie apresenta um curto período reprodutivo, uma gestação mais longa do que um ano e se o esforço de coleta estiver restrito a um curto período (Perrin & Reilly, 1984). Isto é, se todas as fêmeas de uma certa população parem em um período de um ou dois meses e se a coleta for realizada logo após o pico de nascimento e antes do pico de concepção, então a taxa de prenhez certamente será subestimada como consequência de um grande número de fêmeas imaturas e em estado pós-parto na amostra. Uma vez que a gestação da toninha dura cerca de onze meses, este período entre os picos de nascimento e concepção deve durar um mês.

No presente estudo, dois pontos contribuem para minimizar os efeitos da sazonalidade na estimativa da taxa de prenhez. Primeiro, o período de nascimentos da toninhas não é tão restrito. No Rio Grande do Sul, os nascimentos da espécie ocorrem durante cerca de cinco meses, entre outubro e fevereiro. Segundo, embora o número de animais coletado no outono tenha sido levemente menor, fêmeas maduras foram amostradas em todas estações do ano. Desta maneira, a sazonalidade reprodutiva da toninha provavelmente não tem nenhum efeito sobre esta estimativa de taxa de prenhez.

Como visto, a proporção de fêmeas lactantes e simultaneamente prenhas e lactantes está muito abaixo do esperado para o intervalo reprodutivo de 1,5 anos estimado neste estudo. Este resultado pode estar sendo ocasionado por dois vícios de amostragem:

- 1) Sobre-representação de fêmeas prenhas;
- 2) Sub-representação das fêmeas lactantes;

Ambos vícios de amostragem, seja ocasionado por diferenças na vulnerabilidade de captura ou por segregação espacial de uma das duas classes reprodutivas envolvidas, aumentam artificialmente a taxa de prenhez estimada.

Se o parâmetro populacional corretamente representado neste estudo for a proporção de fêmeas simultaneamente prenhas e lactantes, a porcentagem de 10% desta condição reprodutiva implicaria em um intervalo reprodutivo de 1,9 anos e uma taxa de prenhez de 0,53. Isto significaria que 10% das fêmeas maduras reproduzem-se anualmente e 90% a cada dois anos ($(0,1 \text{ fêmeas maduras} \times 1 \text{ ano}) + (0,9 \text{ fêmeas maduras} \times 2 \text{ anos}) = 1,9$). Mesmo neste cenário alternativo, seria esperado uma porcentagem maior de fêmeas lactantes na população do que foi encontrado. Aplicando esta taxa de prenhez alternativa (0,53) na equação [16], nota-se que deveria ser encontrado 42,6% de fêmeas maduras lactando e não os 30% observado. Desta maneira, sugere-se que a fonte de erro introduzida na análise da taxa de prenhez é uma sub-representação de fêmeas lactantes. Embora a diminuição de fêmeas lactantes vicie positivamente a estimativa de taxa de prenhez anual, a magnitude deste vício não é conhecida. Desta maneira, deve-se considerar a taxa de prenhez inicialmente apresentada aqui como positivamente viciada. O valor real da taxa de prenhez deve ser considerado entre 0,53 e 0,66 e o intervalo reprodutivo entre 1,5 e 1,9 anos.

A segregação espacial entre fêmeas lactantes e fêmeas prenhas ou em descanso já foi demonstrada em pequenos cetáceos por alguns estudos (*e.g.* Kleinenberg, 1956; Kasuya & Jones, 1984). Apesar do número de fêmeas lactantes com profundidade de captura conhecida ser aquém do desejado para se tirar conclusões robustas quanto a diferente utilização de habitat entre fêmeas lactantes e não-lactantes, os dados deste estudo sugerem que fêmeas lactantes utilizam profundidades maiores do que não-lactantes (ver seção 3.3.1.4).

Na maioria dos estudos relacionados a história de vida de odontocetáceos, a proporção de fêmeas maduras sexualmente dentro da população geralmente flutua entre 45-50% (Perrin & Reilly, 1984; Read, 1990b). A porcentagem de animais maduros é considerada um dos parâmetros populacionais de cetáceos mais dependentes das

condições de amostragem (Barlow, 1985). Uma conhecida tendência de capturas direcionada à animais imaturos ocorre em várias áreas onde estudos sobre interação da pesca com a toninha são conduzidos (Ramos, 1997; Praderi *et al.*, 1989). No Rio Grande do Sul, esta tendência é bem documentada e cerca de 70% das toninhas mortas em redes de pesca é composta por juvenis (Moreno *et al.*, 1997; Secchi *et al.* 1997; Ott, 1998). Desta maneira, a baixa proporção de fêmeas maduras (36%) encontradas aqui provavelmente é um artefato causado pela maior capturabilidade de animais imaturos e não um reflexo da estrutura da população na natureza.

Esta hipótese é reforçada pela estrutura de idade encontrada por Pinedo (1994) para toninhas encalhadas no Rio Grande do Sul. Após determinar a idade de 184 animais encalhados entre 1976 e 1986, a autora reporta que 50 % das toninhas possuíam 3 anos de idade ou menos, uma proporção consideravelmente menor do que as reportadas para os estudos lidando com animais capturados, geralmente em torno dos 70%. Apesar de amostras de animais encalhados igualmente incluir muitos espécimes acidentalmente capturados que chegaram à praia após serem liberados das redes por pescadores, ela inclui também as toninhas que morreram por mortalidade natural. Desta forma, a estrutura de idade da população de toninhas é claramente melhor refletida por estudos que, como o de Pinedo (1994), incluem animais encalhados na costa.

Como notado por Perrin & Reilly (1984), os problemas de amostragem causados por segregação espacial de classes reprodutivas e de idade, diferenças na vulnerabilidade às redes, entre outros, podem muitas vezes serem insolúveis em estudos de história de vida de cetáceos. Como visto, é provável que os vícios de amostragem estejam influenciando alguns dos parâmetros reprodutivos apresentados aqui. Apesar disto, as estimativas deste estudo podem ser úteis para outros propósitos. Chivers & DeMaster (1994) produziram uma avaliação dos índices biológicos com potencial para acessar o estado de populações de golfinhos. Os autores demonstraram que alguns parâmetros de história de vida, como a proporção de fêmeas maduras e a proporção de fêmeas simultaneamente prenhas e lactantes, são índices bastante representativos da condição de uma população. Desta maneira, enquanto é possível que a captura acidental esteja viciada em direção à alguma classe de idade e/ou reprodutiva, os índices apresentados aqui podem ser úteis para futuro monitoramento populacional se o vício da amostragem permanecer inalterado.

4.1.7. Taxa de ovulação

A grande variabilidade individual encontrada na taxa de ovulação em *P. blainvillei* é comum em fêmeas de cetáceos, muitas vezes atingindo proporções até maiores. Por exemplo, Ferrero & Walker (1999) notaram que fêmeas de *Phocoenoides dalli* de 7 anos possuíam entre 1 e 17 corpos. Em *Stenella attenuata*, Myrick *et al.* (1986) reportaram uma variabilidade ainda maior, com fêmeas de 17 anos possuindo entre 1 e 19 corpos.

Evidências vindas de diversos estudos têm demonstrado que a taxa de ovulação não é constante ao longo da vida de fêmeas de cetáceos. Dados de cativeiro indicam que uma fêmea entrando na maturidade sexual pode ovular duas ou mais vezes em uma sucessão relativamente rápida (Harrison, 1972). Perrin *et al.* (1976) concluíram que fêmeas de *Stenella attenuata* ovulam em média quatro vezes em seus primeiros anos de maturidade e apenas uma quando tornam-se mais velhas. Da mesma forma, Read (1990b) reporta que as fêmeas maduras mais novas (com dois, três ou quatro anos de idade) de *Phocoena phocoena* seguidamente ovulam mais de uma vez por ano, muitas vezes sem serem fertilizadas. Possivelmente, esta tendência é uma resposta a uma baixa taxa de concepção em fêmeas nos primeiros anos de maturidade sexual devido à inexperiência e dominância social (Clutton-Brock, 1988).

Os resultados preliminares da taxa de ovulação encontrada para *P. blainvillei* parecem sugerir o mesmo padrão de diminuição de ovulações com a idade (figura 12). No entanto, o baixo número de animais com contagem de corpos e idade conhecida exigem cautela nestas conclusões. Entre as seis fêmeas maduras com três anos de idade que teoricamente estariam em seu primeiro ano de maturidade sexual, três ficaram prenhas já em sua primeira ovulação, uma em sua quarta ovulação, e duas não estavam prenhas, apesar de uma ter ovulado três vezes e outra uma (tabela 16).

Estes resultados fornecem elementos para a discussão se fêmeas de cetáceos são ovuladoras espontâneas, induzidas ou ambas, trazendo dados da toninha para esta questão. Fêmeas que apresentam ovulação induzida entram em estro e ovulam a partir do estímulo do macho pela cópula. Isto resulta em que a ovulação seja seguida quase certamente pela concepção. Por outro lado, fêmeas apresentando ovulação espontânea não necessitam de um estímulo externo para ovularem. Evidências vindas de estudos hormonais de animais em cativeiros e estudos de contagem de corpos de ovulação em ovários sugerem que ambos padrões de ovulação podem ocorrer em cetáceos (*e.g.*

Harrison & Ridgway, 1971; Benirschke *et al.*, 1980) e que a presença de um tipo de ovulação não elimina a possibilidade da existência de outra na mesma espécie (Kirby & Ridgway, 1984). É provável até que uma mesma fêmea, dependendo das condições em que se encontra (*e.g.* densidade de machos ativos), apresente variação em seu padrão de ovulação (induzido/espontâneo).

Os dados provenientes das seis fêmeas de toninha comentadas acima sugerem que ambos padrões podem ocorrer na espécie. Observando a tabela 16, pode ser notado que as fêmeas GEMARS 253 e GEMARS 335 ovularam cada uma três vezes, e a fêmea GEMARS 0154 uma vez, sem efetivar a concepção, indicando a ocorrência de ovulação espontânea. Por outro lado, as três fêmeas (GEMARS 179, CA-MORG 138 e CA-MORG 185) que ficaram prenhas em sua primeira ovulação podem sugerir que estas experimentaram ovulação induzida por cópula. No entanto, apesar destas evidências, os dados apresentados não são provas inequívocas da existência dos dois tipos de ovulação em *P. blainvillei*. É possível que as fêmeas GEMARS 179, CA-MORG 138 e CA-MORG 185 tenham ovulado espontaneamente, sem estímulo de cópula, e terem sido fertilizadas posteriormente pelo macho.

Tabela 16. Informações sobre número de corpos de ovulação e prenhez em fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul em seu primeiro ano de maturidade sexual.

Número de campo	Idad e	Número de corpos	Prenhez
GEMARS 179	3	1	Sim
CA-MORG 138	3	1	Sim
CA-MORG 185	3	1	Sim
GEMARS 154	3	1	Não
GEMARS 253	3	3	Não
GEMARS 335	3	4	Sim

4.1.8. Longevidade – As maiores idades já estimadas para fêmeas e machos de toninha no Rio Grande do Sul e Uruguai são 21 e 15 anos, respectivamente (Pinedo, 1994). A partir desta informação, Pinedo (1994) comenta que as fêmeas parecem ter

uma longevidade maior que os machos. No entanto, das 374 toninhas com sexo e idade conhecida pela autora, a proporção de animais com 12 anos ou mais foi extremamente reduzida em ambos sexos, sendo maior nos machos (6,3%) do que nas fêmeas (3,0%). Neste sentido, parece ainda ser prematuro concluir que exista uma mortalidade diferenciada para os sexos em *P. blainvillei*.

Embora a existência de alguns animais mais velhos sugira que a toninha seja capaz de alcançar a casa dos vinte anos, a grande maioria da população certamente não ultrapassa os 12-14 anos de idade. O animal mais velho encontrado por Pinedo (1994) no Rio Grande do Sul tinha 16 anos. A alta mortalidade em redes de pesca, direcionada principalmente aos juvenis, aliada à mortalidade natural por doenças e predação (Praderi, 1985; Ott & Danilewicz, 1998) torna extremamente difícil que um indivíduo ultrapasse os 14 anos de idade. Desta maneira, é bastante improvável que a idade máxima de 21 anos seja a longevidade padrão para a espécie. De forma similar, Brownell (1984) sugere uma longevidade máxima de 15 anos para *Pontoporia*.

Estas informações sobre longevidade, em conjunto com os parâmetros reprodutivos apresentados neste estudo, torna possível uma especulação sobre a quantidade de filhotes gerados por fêmea. Considerando uma longevidade de 14 anos, uma idade média de maturidade sexual de 3,7 anos e um ciclo reprodutivo de 1,5 anos, obtêm-se um valor médio de 6,9 filhotes gerados por fêmea durante sua vida. As combinações mais otimistas (intervalo reprodutivo de 1,5 anos e maturidade sexual aos 3,0 anos) e as mais pessimistas (intervalo reprodutivo de 1,9 anos e maturidade sexual aos 4,4 anos) resultam em 7,3 e 5,1 filhotes gerados por fêmea (tabela 17). Brownell (1984) sugeriu que uma fêmea de *P. blainvillei* é capaz gerar entre 9 a 11 filhotes durante toda sua vida. Estes números parecem muito altos e provavelmente não são realísticos.

Tabela 17. Número de filhotes gerados por uma fêmea de toninha no Rio Grande do Sul, considerando uma longevidade de 14 anos, idade média de maturidade sexual de 3,7 anos (IC 95% 3,0 – 4,4) e intervalo entre nascimentos de 1,5 e 1,9 anos.

Idade de maturidade	Intervalo entre nascimentos	Filhotes gerados
3,0	1,5	7,3
3,7	1,5	6,9
4,4	1,5	6,4
3,0	1,9	5,8

3,7	1,9	5,4
4,4	1,9	5,1

4.2. REPRODUÇÃO EM MACHOS

A alta uniformidade do peso e comprimento dos testículos esquerdo e direito apresentada pela toninha é uma característica compartilhada com várias outras espécies de cetáceos. Estudos sobre machos de golfinho-listrado, *Stenella coeruleoalba* (Miyazaki, 1977), golfinho-comum, *Delphinus delphis* (Collet & Saint Girons, 1984) cachalote, *Physeter macrocephalus* (Mitchell & Kozicki, 1984) e golfinho-escuro, *Lagenorhynchus obscurus* (Van Waerebeek & Read, 1994), entre outros, demonstraram a existência do mesmo padrão. Uma exceção é a baleia-piloto-de-aletas-curtas, *Globicephala macrorhynchus*, cujo peso de um testículo pode ser até 16% maior do que o outro (Kasuya & Marsh, 1984).

A investigação sobre a possibilidade de diferentes partes do testículo amadurecerem em tempos diferentes têm apresentado resultados divergentes em cetáceos. Foi demonstrado que em cachalotes (Best, 1969) e baleias sei, *Balaenoptera borealis* (Masaki, 1976), existem diferenças no estágio de maturação de distintas porções do testículo. Por outro lado, Kasuya & Marsh (1984) amostraram 11 sítios distintos no testículo de baleia-piloto-de-aletas-curtas e não encontraram variação no diâmetro médio e estágio de espermatogênese. Cockcroft & Ross (1990) igualmente não detectaram diferenças no diâmetro dos túbulos seminíferos de amostras tiradas de diferentes partes dos testículos de golfinhos-nariz-de-garrafa, *Tursiops truncatus*. A falta de diferenças significativas resultantes da comparação entre centro e extremidade do testículo em *P. blainvillei* vêm de encontro com estes últimos estudos.

Como pode ser notado a partir da tabela 6, existe uma alometria negativa do diâmetro dos túbulos seminíferos em relação ao comprimento testicular, comprimento total e peso total. Isto é, os túbulos seminíferos apresentam uma taxa de aumento de diâmetro sempre menor do que as demais variáveis citadas. Este padrão é acentuado nos animais imaturos, nos quais o diâmetro dos túbulos seminíferos permanece praticamente inalterado com o aumento das outras variáveis. A falta de valores de diâmetro dos

túbulos em intervalos de peso testicular (2,5 – 6,0 g) e comprimento testicular (34 - 42 mm) imediatamente antes da chegada da maturidade sexual (figuras 18 e 19) sugere que o crescimento dos túbulos relacionado à maturidade deva ser bastante rápido, entre os 85 e 125 μm de diâmetro.

Os maiores valores de t calculado (consequentemente as maiores diferenças) obtidos de comparações em machos imaturos sugere que estes apresentam uma maior variação no diâmetro de túbulos seminíferos entre testículos e entre porções do testículo do que os maduros sexualmente (ver figuras 16 e 17). Seria interessante o acúmulo de dados para mais espécies de cetáceos a fim de verificar se esta é realmente uma tendência verdadeira ou um artefato metodológico e/ou estatístico.

Em vista dos resultados obtidos neste estudo, as seguintes recomendações podem ser realizadas. Em estudos com limitações de coleta (tempo, logística), a amostragem de apenas um dos testículos é viável e não compromete as análises reprodutivas. É seguro extrapolar o peso testicular combinado a partir do peso de apenas um dos testículos sem introduzir erro na análise. Da mesma forma, a maturidade sexual de um indivíduo pode ser estabelecida com segurança tendo como base a análise histológica de apenas um testículo.

Recomenda-se, também, que sempre se apresente o peso testicular excluindo o peso do epidídimo, como apresentado pelo artigo comparativo mais abrangente sobre o tema (Kenagy & Trombulak, 1986). Esta padronização facilitaria as comparações de peso testicular relativo entre espécies e populações de mamíferos.

4.2.1.Maturidade sexual

O comprimento e o peso total dos machos de toninha ao atingir a maturidade sexual no Rio Grande do Sul são muito similares àqueles estimados previamente para os machos do Uruguai (tabela 15). Diferentemente deste estudo, Kasuya & Brownell (1979) calcularam o comprimento médio de maturidade para o Uruguai estimando o comprimento no qual 50% dos animais estavam maduros, através de uma regressão linear. Aplicando o mesmo método para os dados do Rio Grande do Sul, o comprimento médio de maturidade fica em 127,2 cm, ainda muito semelhante ao comprimento médio uruguaio.

A exemplo do que ocorre no Uruguai e Rio de Janeiro, os machos de toninha atingem a maturidade sexual no Rio Grande do Sul com comprimento e peso total

menores do que às fêmeas (tabela 15). No Uruguai, a idade média de maturidade sexual foi estimada em 2,1 anos, com os maduros mais novos surgindo aos 2 anos de idade e todos com 5 anos ou mais já tendo atingido a maturidade (Kasuya & Brownell, 1979).

Para o litoral norte do Rio de Janeiro, Ramos (1997) considerou que a maturidade nos machos ocorre em animais com comprimento total superior a 115,0 cm e com mais de dois anos de idade. Neste estudo, Ramos não pode realizar cortes histológicos nos testículos e utilizou dois critérios para a determinação de maturidade sexual: 1) presença de esperma, verificada através da análise macroscópica do epidídimo e 2) momento médio de maturidade gonadal, estimado a partir da relação entre o comprimento combinado dos testículos e o comprimento total. Embora a presença de esperma no epidídimo seja uma demonstração inequívoca de maturidade sexual, a sua ausência apenas pode ser considerada certeza de imaturidade sexual se assumirmos que todos os machos adultos da espécie estudada produzem esperma continuamente, o que na maioria dos casos não é válido (Perrin & Reilly, 1984). O segundo critério talvez seja um pouco mais problemático. Como visto no presente estudo, existe uma sobreposição considerável no comprimento testicular entre machos imaturos e maduros sexualmente e a utilização deste critério deveria preferencialmente ser evitada.

No entanto, apesar das incertezas geradas pelos critérios adotados, é evidente a grande diferença entre o tamanho de maturidade em machos do Rio de Janeiro e os do Rio Grande do Sul e Uruguai. Esta diferença é resultado do padrão de crescimento distinto entre as populações norte e sul da espécie, não significando obrigatoriamente uma precocidade no amadurecimento sexual nas toninhas da população norte. No Rio de Janeiro, o comprimento máximo para machos e fêmeas é 123,0 e 147,5 cm, respectivamente (Ramos, 1997). No Rio Grande do Sul, o comprimento máximo registrado é 26% maior para os machos (155,0 cm) e 11,2% maior para as fêmeas (170,0 cm) (GEMARS, dados não publicados; Secchi *et al.*, 1997).

Tanto para o Rio Grande do Sul como para o Rio de Janeiro, as informações sobre idade de maturação em machos são escassas. Ramos (1997) aponta que os machos amadurecem com mais de dois anos de idade e os três machos maduros do presente estudo tinham mais de 3 anos.

O “trade-off” entre crescimento e reprodução é o “trade-off” fenotípico melhor documentado na natureza (Stearns, 1992), tendo sido estudado em uma ampla diversidade de taxóns. Uma questão interessante a ser investigada neste aspecto é determinar se as toninhas da população norte, por investirem menos em crescimento do

que as da população sul, amadurecem sexualmente mais cedo e/ou possuem taxas reprodutivas mais altas. Para verificar se as toninhas do Rio de Janeiro e do Rio Grande do Sul realmente atingem a maturidade em momentos diferentes de sua história de vida, seria conveniente produzir comparações do comprimento e peso ao atingir a maturidade em relação ao comprimento e peso assintótico de machos e fêmeas da população, bem como comparações de idade média de maturidade sexual.

4.2.2. Índice de maturidade testicular

A existência de um índice de maturidade testicular pode ser extremamente útil em estudos em que é necessário conhecer a maturidade de uma amostra grande de animais, sem a obrigatoriedade de se conduzir análises histológicas, as quais exigem tempo e experiência consideráveis. Embora Hohn *et al.* (1985) tenham recomendado a investigação da aplicabilidade deste índice indireto de maturidade para machos de cetáceos, a pesquisa neste sentido mostrou pouco progresso após esta publicação. Na verdade, o índice de maturidade testicular foi estudado e calculado apenas para duas espécies: o golfinho-comum, *Delphinus delphis* (Collet & Saint Girons, 1984), e o golfinho pintado pantropical, *Stenella attenuata* (Hohn *et al.*, 1985). Em ambas espécies o índice distinguiu de maneira extremamente satisfatória animais maduros de imaturos e púberes.

Por também apresentar resultados satisfatórios no presente estudo, recomenda-se a utilização do índice de maturidade testicular como um método alternativo, não-histológico, de determinação de maturidade sexual em machos de toninha. Machos com índices de maturidade menores que 0,05 podem seguramente ser classificados como imaturos, assim como machos com índice maior do que 0,08 podem ser classificados como maduros. Recomenda-se que todo animal que possua um índice de maturidade intermediário, entre 0,05 e 0,08, tenha seus testículos analisados histologicamente para ter seu estado reprodutivo determinado com segurança. É importante salientar que o índice de maturidade é útil apenas para a determinação de maturidade sexual, devendo ser evitada sua utilização na detecção de sazonalidade reprodutiva.

O índice de maturidade testicular, além de permitir comparações intra e inter-populacionais, possibilita que se realize comparações inter-específicas, uma vez que elimina a diferença de tamanho entre espécies diferentes. O índice de maturidade testicular médio para machos maduros de toninha (0,12) é consideravelmente mais baixo do que para machos maduros de *S. attenuata* (1,9) (Hohn *et al.*, 1985). Collet &

Saint Girons (1984) calcularam o índice de maturidade para *D. delphis* de uma maneira inversa: dividindo o comprimento do testículo pelo seu peso. Para permitir uma comparação de *S. attenuata* com *D. delphis*, Hohn *et al.* (1985) realizaram o mesmo cálculo inverso e encontraram valores similares para machos adultos destes dois delfínidos (0,05 para *S. attenuata* e 0,2 para *D. delphis*). Como esperado, o mesmo cálculo inverso para machos adultos de toninha resulta em um índice bem mais alto (8,6) que os das duas espécies mencionadas. Estas diferenças de índice de maturidade testicular entre estas duas espécies e a toninha são conseqüências do aumento relativamente pequeno no peso testicular de machos de toninha que atingem a maturidade. Por exemplo, em *S. attenuata* os machos apresentam um incremento muito grande no peso testicular ao atingir a maturidade sexual, passando de uma média de 18,7 g nos imaturos para 498,4 g nos maduros, um aumento de mais de 25 vezes. Embora a toninha também apresente um incremento no peso testicular com a chegada da maturidade, sua magnitude é bem mais modesta, cerca de nove vezes.

Com a finalidade de facilitar as comparações intra e inter-específicas, recomenda-se que se padronize o cálculo do índice de maturidade testicular, calculando-o através da divisão do peso pelo comprimento testicular.

4.2.3. Sazonalidade

As atividades reprodutivas em machos de mamíferos estão usualmente restritas aos períodos em que as fêmeas encontram-se em estro (Lincoln, 1992). Sazonalidade reprodutiva em machos têm sido reportada para várias espécies e populações de cetáceos através da identificação de variações temporais no peso testicular e em características histológicas do testículo. Espécies em que o período reprodutivo está restrito a poucos meses, como em *Lagenorhynchus obscurus* e *Phocoena phocoena*, o peso testicular apresenta flutuações marcantes acompanhando o período reprodutivo (Read, 1990b; Van Waerebeek & Read, 1994; Neimanis *et al.*, 2000). Mesmo em espécies com período reprodutivo difuso (*i.e.* com os nascimentos ocorrendo em mais de um pico por ano), como no caso dos golfinhos do gênero *Stenella* no Pacífico tropical, foi possível detectar variação sazonal na atividade reprodutiva dos machos acompanhando estes picos (Perrin *et al.*, 1976, Perrin & Henderson, 1984, Hohn *et al.*, 1985).

Em *P. blainvillei*, em razão da conhecida ocorrência de sazonalidade nos nascimentos de filhotes (Kasuya & Brownell, 1979, Harrison *et al.*, 1981, este estudo),

seria esperado que os machos acompanhassem o ritmo das fêmeas, diminuindo ou mesmo cessando a atividade testicular nos meses de outono e inverno. Kasuya & Brownell (1979) examinaram a mudança sazonal no peso testicular entre os meses de janeiro, junho e dezembro. Através do conhecimento do período de reprodução, seria esperado que em janeiro e dezembro os pesos testiculares fossem maiores. Os autores, porém, não conseguiram confirmar esta previsão e atribuíram a ausência de sazonalidade observada ao baixo número amostral de machos adultos. No entanto, a continuidade desta ausência de sazonalidade após a inclusão de pesos testiculares de machos do Rio Grande do Sul coletados no outono e inverno sugere que este resultado possa realmente refletir o que ocorre na população e não ser simplesmente um erro introduzido pela amostra pequena.

Em espécies que possuem um peso testicular baixo, como *P. blainvillei*, a variação na atividade testicular talvez seja melhor refletida por mudanças no diâmetro dos túbulos seminíferos e na taxa de espermatogênese e espermiogênese do que no peso testicular relativo ou absoluto. No entanto, apesar de ainda não serem conclusivos, os resultados preliminares deste estudo quanto a essas características (machos com espermátides e espermatozóides nos meses frios e pouca variação mensal no diâmetro dos túbulos) também não suportam a hipótese de sazonalidade reprodutiva por parte dos machos.

A combinação dos resultados apresentados acima (principalmente a falta de variação no peso testicular ao longo do ano e a presença de espermátides e espermatozóides em animais coletados fora do período reprodutivo) indicam que não há uma interrupção completa na atividade testicular de todos os machos da população e que pelo menos alguns deles continuam aptos para reprodução durante todo ano. Esta conclusão é suportada pela observação de fêmeas prenhas com fetos deslocados na reta de crescimento fetal, cujos concebimentos foram estimados em setembro e final de março.

A produção de esperma e a ejaculação representam um desgaste energético para os machos (Dewsbury, 1982), sendo a provável causa da existência de um período de inatividade testicular em espécies de mamíferos. A produção de esperma e hormônios pelo testículo em períodos nos quais as fêmeas não estão aptas para reprodução e em que as chances de fertilização são mínimas representa um gasto desnecessário para o macho. Em machos de espécies com peso testicular relativo grande, a manutenção de um nível alto de produção de esperma nos testículos é um grande investimento

energético para o indivíduo. É possível, entretanto, que o pequeno peso testicular relativo da toninha permita que os machos mantenham a atividade testicular durante todo o ano. Neste sentido, é proposto que a permanência da atividade testicular em alguns machos, mesmo em épocas nas quais a densidade de fêmeas em estro é muito menor, pode ser viável se combinada com um baixo gasto energético, como parece ser o caso da espécie.

É recomendado que se teste esta hipótese empregando outras metodologias. Seria interessante investigar as mudanças quantitativas nos estágios celulares dos túbulos seminíferos ao longo do ano. Uma investigação relacionando condição corporal com atividade testicular em animais adultos fora da estação reprodutiva seria útil para esclarecer se o estado nutricional influencia a condição reprodutiva nos machos. Pesquisas em animais mantidos temporariamente em centros de reabilitação podem ser úteis para a compreensão dos fatores fisiológicos envolvidos na reprodução, através do estudo das concentrações de hormônios em amostras de sangue.

4.3. CONSIDERAÇÕES SOBRE A ESTRATÉGIA REPRODUTIVA DA TONINHA

Embora importantes avanços no conhecimento do comportamento de *P. blainvillei* em seu ambiente natural tenham sido realizados (Bordino *et al.*, 1999), ainda não existem informações sobre o comportamento reprodutivo da espécie e sua estratégia reprodutiva permanece desconhecida. Objetivando contribuir para a compreensão sobre a estratégia reprodutiva da espécie, será discutido nesta seção alguns fatores que fornecem evidências indiretas sobre este tema, a saber: tamanho testicular relativo, dimorfismo sexual, características sexuais secundárias e sinais de agressão intra-específica entre machos.

4.3.1. Tamanho testicular relativo – O tamanho testicular relativo é considerado um bom indicador da estratégia reprodutiva dos machos de uma espécie. Em mamíferos, é conhecida uma relação funcional entre o tamanho relativo dos testículos e o sistema de acasalamento (Kenagy & Trombulak, 1986). Testículos são tipicamente pequenos em espécies apresentando monogamia ou poliginia extrema, onde um único macho é responsável em copular com todas fêmeas de um grupo/harém. Estudos comparativos demonstraram, no entanto, que em espécies com poliginia extrema o macho tende a ser

o sexo de maior tamanho com características sexuais secundárias. Por outro lado, espécies em que vários machos podem copular com uma única fêmea no estro (poliandria) tendem a possuir maior tamanho relativo dos testículos e dimorfismo sexual reduzido ou inexistente. Neste último caso, a evolução de grandes testículos é atribuída à competição espermática, sistema em que diferentes machos tentam fertilizar a mesma fêmea, necessitando assim de uma maior frequência copulatória e um maior nível de produção de esperma (Harcourt *et al.*, 1981; Kenagy & Trombulak, 1986).

Kenagy & Trombulak (1986) estudaram a relação alométrica entre peso corporal e testicular em 133 espécies de mamíferos e apresentaram a seguinte função descrevendo a relação entre peso corporal (X, em gramas) e peso testicular combinado sem epidídimos (Y, em gramas):

$$Y = 0,035 X^{0,72} \quad \text{equação [17]}$$

Aplicando a equação [17] para os machos adultos deste estudo, foi constatado que toninhas maduras sexualmente possuem o testículo de 3 a 12 vezes mais leve do que o esperado ($x = 6$ vezes) para um mamífero de seu peso. De fato, entre as 133 espécies analisadas por Kenagy & Trombulak (1986), o peso testicular relativo de *P. blainvillei* só é maior que o do gorila (*Gorilla gorilla*) e o das baleias jubarte (*Megaptera novaeangliae*) e fin (*Balaenoptera physalus*).

O peso testicular relativo extremamente baixo da toninha indica revela que a competição espermática não ocorre entre os machos da espécie.

4.3.2. Dimorfismo sexual em tamanho – Os machos são maiores que as fêmeas na maioria das espécies de mamíferos. Entretanto, o dimorfismo sexual reverso (DSR) (*i.e.* fêmeas maiores que machos) é mais comum que geralmente suposto e está presente em 12 das 20 ordens de mamíferos (Ralls, 1976, 1977). Nos odontocetáceos, quatro (*Ziphiidae*, *Pontoporidae*, *Phocoenidae* e *Delphinidae*) entre oito famílias contém espécies com DSR.

Embora a seleção sexual provavelmente seja a principal razão pela qual machos são maiores do que fêmeas na maioria dos mamíferos, ela vem sendo sistematicamente rejeitada como explicação nos casos em que o maior sexo é a fêmea (Ralls, 1976, 1977; Andersson, 1994). Nas espécies com DSR, as fêmeas não acasalam com vários machos, não são dominantes e não são mais agressivas do que os machos da mesma espécie.

Além disso, também não possuem características sexuais secundárias, como as associadas aos machos de muitas espécies que experimentam seleção intrasexual (*e.g.* chifres e galhada em Artiodactyla, dentes caninos grandes em Primates). Desta maneira, a razão para a ocorrência de DSR em espécies de mamíferos pode ser explicada de modo mais satisfatório pela seleção natural (Andersson, 1994).

Estudando a história de vida do golfinho de Hector, *Cephalorhynchus hectori*, Slooten (1990) propõe uma interessante hipótese para a existência do DSR em cetáceos. A autora levanta a possibilidade de haver um tamanho mínimo requerido para um filhote de cetáceo nascer e ter a sobrevivência viável. Em odontocetáceos os menores comprimentos médios de nascimento são em torno de 70,0-80,0 cm. Como o tamanho do filhote está diretamente relacionado ao tamanho da mãe, em espécies de pequeno porte as fêmeas sofreriam uma pressão seletiva para possuírem tamanhos maiores e serem capazes de gerar filhotes que nasçam com o tamanho mínimo viável. Esta hipótese ganha suporte pelo fato da maioria das espécies de odontocetáceos com DSR (*Pontoporia blainvillei*, *Cephalorhynchus hectori*, *Cephalorhynchus commersoni*, *Phocoena phocoena*, *Phocoena sinus*) serem as espécies com menor tamanho dentro do grupo. A figura 38 mostra claramente esta tendência.

Além disso, espécies com DSR possuem um tamanho de nascimento relativo maior do que as demais espécies dentro de um grupo taxonômico (Ralls, 1976). Ou seja, além das fêmeas serem maiores do que os machos para serem aptas a gerar filhotes maiores, os filhotes ainda nascem com um tamanho relativo maior do que nas demais espécies. O caso da toninha ilustra este padrão com propriedade. A toninha é um dos menores cetáceos existentes. A maior fêmea registrada neste estudo tinha 170,0 cm de comprimento e a maior fêmea já registrada tinha 174,0 cm de comprimento (Brownell, 1984). O tamanho de nascimento, entretanto, é praticamente o mesmo de espécies de golfinhos que ultrapassam os dois metros de comprimento, como *S. attenuata* (Perrin *et al.*, 1976). O tamanho de nascimento relativo da toninha também é alto. Em *P. blainvillei*, o tamanho médio de nascimento corresponde à 49,0 % do comprimento assintótico da fêmea, enquanto que em *S. coeruleoalba*, *S. longirostris* e *G. melas*, todas espécies maiores, o tamanho médio de nascimento corresponde à 44,0 43,0 e 40,0% do comprimento assintótico da fêmea, respectivamente.

O grau e direção do dimorfismo sexual em tamanho em mamíferos é o resultado da diferença entre a soma de todas as pressões seletivas afetando o tamanho da fêmea e a soma de todas as pressões seletivas afetando o tamanho dos machos (Ralls, 1976). Desta

maneira, é muito provável que mais de um fator aja seletivamente sobre animais de ambos sexos em *Pontoporia*, moldando o grau e direção de dimorfismo sexual em tamanho. É proposto aqui que a necessidade do neonato possuir um tamanho de nascimento mínimo viável (70,0-80,0 cm) é uma das principais pressões seletivas relativa ao dimorfismo sexual agindo sobre o tamanho das fêmeas de toninha. É importante que se tenha claro que diversos outros fatores podem estar atuando seletivamente sobre o tamanho de corpo de machos e fêmeas de *Pontoporia*. Em algumas espécies foi evidenciado que pressões seletivas podem atuar sobre o tamanho corporal em direções contrárias em machos e fêmeas e mesmo entre diferentes classes de idade (Grant, 1986; Andersson, 1984). Entre os fatores que poderiam estar agindo simultaneamente sobre o tamanho corporal de *Pontoporia*, pode-se citar limitações fisiológicas e genéticas intrínsecas da espécie e a necessidade de manter um tamanho ótimo para o nicho ecológico da espécie.

O fato dos machos de toninha serem menores do que as fêmeas revela muito pouco sobre a estratégia reprodutiva da espécie. Pode-se especular que, se existente, combates físicos entre machos pelo acesso à fêmea devem ser de proporções mínimas e exercer muito pouca pressão seletiva sobre o tamanho do macho. Isto é reforçado pela falta de características sexuais secundárias usadas para combate na espécie, como veremos abaixo. Uma hipótese alternativa é que, por talvez serem mais ágeis, os machos menores tenham vantagens sobre os maiores em disputas pelo acesso às fêmeas. No entanto, esta hipótese perde força ao notarmos que apenas os machos das menores espécies de odontocetáceos apresentam esta suposta “vantagem do menor”, não sendo repetida em espécies de porte mediano (e.g. *Stenella* spp., *Delphinus* spp., *Tursiops* sp.) ou grande (e.g. *Globicephala* spp., *Orcinus* sp.). Além disso, não existe nenhuma observação oriunda de estudos comportamentais comprovando vantagens de machos menores sobre maiores em comportamentos reprodutivos. Na verdade, também não existe nenhuma indicação que animais menores sejam realmente mais ágeis e velozes do que os maiores.

4.3.3. Características sexuais secundárias

A presença e a intensidade de características sexuais secundárias em machos é uma indicação mais precisa do grau da seleção intrasexual do que o tamanho corporal (Andersson, 1994). Nos machos de odontocetáceos, como em muitos mamíferos, essas características estão presentes na forma de “armamentos”, como a presa do narval

(*Monodon monoceros*) e os dentes reduzidos de *Grampus*, *Physeter*, *Berardius*, *Hyperoodon* e *Mesoplodon* usados em combates entre machos (MacLeod, 1998). Nas espécies destes gêneros, os dentes foram reduzidos em número e aumentados em tamanho, tiveram sua forma modificada (especialmente em machos de Ziphiidae) e perderam sua função na alimentação devido à uma dieta quase que exclusiva de cefalópodes, sendo usados unicamente como ferramentas em combates intrasexuais. Em machos de *Pontoporia* não há qualquer evidência da presença de estruturas como estas. Os dentes são muito pequenos e numerosos (>200), a espécie possui uma dieta primariamente piscívora e o número de cicatrizes produzidas por dentes da mesma espécie é aparentemente muito baixa (observação pessoal). Estas características reforçam a hipótese de que combates macho-macho devem ser raros ou mesmo inexistentes em *P. blainvillei*.

As características apresentadas aqui (tamanho testicular relativo extremamente baixo, dimorfismo sexual reverso, ausência de características secundárias nos machos, aparente baixo número de cicatrizes em machos) indicam a inexistência de competição espermática na toninha e diferem drasticamente das características encontradas em espécies em que existem conflitos entre machos para acesso às fêmeas. Isto sugere a existência de formação de pares temporários de toninhas durante o período reprodutivo, onde um macho defende e copula apenas com uma fêmea. No entanto, as informações disponíveis ainda são insuficientes e dados sobre a estrutura social da espécie são necessários para corroborar esta hipótese.

As seguintes sugestões são apontadas para que se produza avanços na compreensão da estratégia reprodutiva da toninha.

- 1) Aumento de esforços na realização de estudos comportamentais da toninha em vida livre;
- 2) Quantificação de cicatrizes intraespecíficas produzidas por dentes em toninhas de diferentes sexos e estados reprodutivos, a fim de confirmar o baixo número de marcas produzidas por agressão intrasexual em machos da espécie;
- 3) Investigação da associação entre tamanho testicular relativo, dimorfismo sexual e estratégias reprodutivas em cetáceos, empregando métodos comparativos filogenéticos (ver Harvey & Pagel, 1991), para compreender a evolução destes caracteres dentro do grupo.

4.4. USO DE HABITAT

4.4.1. Profundidades

4.4.1.1. Limitações das análises

A principal limitação na análise do uso de profundidades pelas toninhas no Rio Grande do Sul é a ausência de informação relativa ao esforço de pesca por profundidade. A falta desta informação impede que conclusões sejam tiradas quanto à preferência de habitat *dentro* de um grupo (*e.g.* sexo, estado de maturidade). Entretanto, comparações de preferências *entre* grupos são permitidas. Por exemplo, sem conhecer o esforço da atividade pesqueira por profundidades, não é possível saber, a partir da figura 27, se machos de toninha realmente possuem uma preferência pelo intervalo de profundidades de 21-25 metros. Se o esforço de pesca possuir uma distribuição similar à das profundidades de captura, a razão para maioria dos animais capturados se encontrar no intervalo de profundidades de 21-25 metros pode ser devido unicamente ao esforço pesqueiro se concentrar justamente nestas profundidades. Entretanto, comparações *entre* grupos (*i.e.* machos versus fêmeas, juvenis versus adultos, fêmeas prenhas versus não-prenhas) produzem resultados legítimos.

Nas análises de profundidade, os dados não foram estratificados por época do ano. Desta maneira, mudanças sazonais no uso de profundidades poderiam introduzir erro na presente análise. No entanto, uma vez que um estudo prévio dos mesmos dados não verificou diferenças nas profundidades de captura das toninhas entre meses quentes e meses frios na região (Secchi *et al.*, 1997), assume-se aqui que a influência da sazonalidade não introduz vício nas análises do uso de profundidades.

4.4.1.2. Uso de profundidades

De uma forma geral, pode-se notar uma homogeneização no uso de profundidades por comprimento e idade pelas toninhas. Indivíduos de todos os tamanhos e idades usam praticamente todo o espectro de profundidades da distribuição da espécie no Rio Grande do Sul, dos 5 aos 35 metros. Animais maiores ou mais velhos não freqüentam águas mais profundas do que animais menores, ou vice-versa. Isto significa que tamanho corporal e idade não são fatores limitantes para o uso de profundidades por *P. blainvillei* no Rio Grande do Sul. Um resultado similar foi encontrado para as toninhas do Uruguai. De 1969 até 1975, o esforço de pesca no Uruguai era concentrado na faixa dos 20-30 metros de profundidade. Entretanto, em 1980-82 a área de concentração de

esforço de pesca moveu-se para os 6-15 metros de profundidade (Praderi *et al.*, 1989). Contudo, apesar desta mudança na pesca, nenhuma diferença nas frequências de idade das toninhas capturadas acidentalmente nestes dois períodos (1969-75 e 1980-82) foi observada, indicando a inexistência de preferência por profundidades em toninhas de diferentes idades no Uruguai (Praderi *et al.*, 1989; Pinedo 1994). Os resultados do presente estudo também não verificaram segregação por profundidade entre juvenis e adultos de machos e fêmeas de toninha no Rio Grande do Sul.

Aparentemente, o decorrer da gestação não ocasiona uma mudança comportamental relativa à utilização de profundidades por fêmeas prenhas de toninha. Por outro lado, os dados deste estudo sugerem que fêmeas lactantes utilizam águas mais profundas do que fêmeas não lactantes. Este padrão distinto de utilização de habitat entre fêmeas lactantes e não lactantes é difícil de explicar com os dados disponíveis e ainda necessita ser corroborado por um número mais consistente de dados.

4.4.2. Razão sexual e análise comparativa de comprimento

O menor comprimento dos machos do LN sugere a existência uma maior proporção de machos juvenis nesta área. Este resultado vem de encontro com as proporções de machos sexualmente maduros encontrados no LN (11,9%) e LS (42,1%).

Os estudos sobre as toninhas do Uruguai e norte do Rio de Janeiro encontraram uma razão sexual de 1:1. No Uruguai, a porcentagem de fetos machos e fêmeas foi de 48,1% e 51,9%, respectivamente (Brownell, 1984). A razão sexual pós-natal foi muito similar, com 49% sendo machos e 51% sendo fêmeas (Brownell, 1984). No Rio de Janeiro, Ramos (1997) também reporta uma pós-natal similar entre os sexos, com 47% sendo machos e 53% sendo fêmeas. No entanto, em um estudo na costa norte da Argentina, Corcuera *et al.* (1994) encontraram uma razão sexual de adultos desviada para os machos (1,61 machos para 1 fêmea). A razão sexual de 1:1 para os fetos de toninha em diferentes áreas de estudo indica fortemente que fêmeas e machos desta espécie nascem em igual proporção. Este resultado concorda com a razão sexual encontrada entre as toninhas capturadas no litoral sul, a qual também não diferiu significativamente da unidade.

A razão sexual direcionada aos machos nas toninhas do litoral norte pode estar efetivamente refletindo a estrutura real da população nesta área ou estar sendo causada artificialmente por vícios metodológicos. Corcuera *et al.* (1994) comentam que a razão sexual desviada para machos em estudos com animais capturados acidentalmente pode

ser atribuída à uma dificuldade de manipulação das toninhas de maior tamanho. Devido às fêmeas serem maiores do que os machos, na ausência dos pesquisadores na embarcação, os pescadores poderiam descartar as fêmeas e coletarem preferencialmente os machos. No entanto, esta hipótese perde força pelo fato da razão sexual no LN do Rio Grande do Sul ser desviada para os machos mesmo em toninhas juvenis ou filhotes, quando o dimorfismo sexual em tamanho é pequeno ou mesmo inexistente. Além disso, no LS as fêmeas são igualmente maiores que os machos e no entanto a razão sexual naquela região é próxima à unidade.

Em vista do discutido acima, é sugerido que a razão sexual desviada para os machos no LN é autêntica e possivelmente reflete padrões de distribuição distintos de machos juvenis e adultos. O litoral norte do Rio Grande do Sul parece ser habitado por uma maior quantidade de machos do que o litoral sul. Este maior número pode estar sendo produzido por uma maior concentração de machos juvenis no LN, como refletem as comparações de tamanho e proporção de adultos entre as duas áreas. É importante que se ressalte novamente que a área de coleta de toninhas capturadas no litoral norte é bastante restrita. Desta maneira, a segregação hipotetizada aqui talvez ocorra em uma escala geográfica pequena. O fato das diferenças em comprimento total entre os machos do LN e LS não serem significativas à $\alpha=0,01$ quando os dados de monitoramento de praia são adicionados reforça a idéia de que a segregação sugerida está provavelmente restrita à uma área específica do LN e não está presente ao longo de toda a costa norte do Rio Grande do Sul. A existência de um outro estudo em que foi verificada uma razão sexual desviada para os machos de toninha (Corcuera *et al.*, 1994) pode ser um indício de que este padrão talvez ocorra em outras áreas da distribuição da espécie.

Certamente ainda existe muito a ser conhecido sobre os padrões de uso de habitat das toninhas no Rio Grande do Sul. Assim, o presente estudo não deve ser considerado como conclusivo e sim uma primeira tentativa que poderá servir de ponto de partida para pesquisas futuras sobre o tema. Neste sentido, é muito importante que se continue monitorando as atividades pesqueiras e que se acumule dados sobre as localidades de captura de toninhas, a fim de confirmar os padrões de utilização de habitat descritos aqui. A obtenção de um número amostral maior e mais refinado de dados (*e.g.* coordenadas de todas localidades de captura), aliado à incorporação de informação sobre o esforço pesqueiro nas futuras análises seguramente irão resultar em importantes avanços na compressão do uso de habitat da toninha no Rio Grande do Sul.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- American Society of Mammalogists. (1961). Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. *J. Mamm.* **42**: 471-476.
- Amoroso, E.C. & Perry, J.S. (1979). Ovarian activity during gestation. In: Zuckerman, L. & Weir, B.J. (eds.). *The ovary*. Academic Press. Pp. 316-398.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press. Princeton, N.J. 599pp.
- Barlow, J. (1984). Reproductive seasonality in pelagic dolphins (*Stenella* spp.): implications for measuring rates. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 191-198.
- Barlow, J. (1985). Variability, trends, and biases in reproductive rates of spotted dolphins, *Stenella attenuata*. *Fish. Bull.* **83** (4):657-69.
- Benirschke, K., Johnson, M.L. & Benirschke, R.J. (1980). Is ovulation in dolphins, *Stenella longirostris* and *Stenella attenuata*, always copulation-induced? *Fish. Bull.* **782**:507-528.
- Bernardes, A.T., Machado, A.B.M., & Rylands, A.B. (1989) *Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Fundação Biodiversitas para a Conservação da Diversidade Biológica. Belo Horizonte, 62pp.
- Best, P.B. (1969). The sperm whale (*Physeter catodon*) off the west coast of South Africa. 3. Reproduction in the male. *Investl. Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.* **79**: 1-20.
- Best, P.B., Canham, P.A.S. & MacLeod, N. (1984). Patterns of reproduction in sperm whales, *Physeter macrocephalus*. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 51-79.
- Bordino, P., Thompson, G. & Iñiguez, M. (1999). Ecology and behaviour of the franciscana (*Pontoporia blainvillei*) in Bahía Anegada, Argentina. *J. Cetacean Res. Manage.* **1** (2): 213-222.
- Boyd, I.L. (1984). Development and regression of the corpus luteum in the grey seal (*Halichoerus grypus*) ovaries and its use in determining fertility rates. *Can. J. Zool.* **62**: 1095-1100.
- Brodie, P. (1971). A reconsideration of aspects of growth, reproduction, and behavior of the white whale (*Delphinapterus leucas*), with reference to the Cumberland Sound, Baffin Island, population. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **28**: 1309-1318.
- Bronson, F.H. (1989) *Mammalian Reproductive Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Bronson, F.H. (1995) Seasonal variation in human reproduction: environmental factors. *Q. Rev. Biol.* 70 (2): 141-164.
- Brownell, R.L., Jr (1975) Progress report on the biology of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*, in Uruguayan waters. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32: 1073-1078.
- Brownell, R.L., Jr (1984) Review of reproduction in platanistid dolphins. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) 6: 149-158.
- Brownell, R.L., Jr. & Ness, R. (1970) Preliminary notes on the biology of the franciscana, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea:Platanistidae). *Proc. Sixth Ann. Conf. Biol. Sonar and Diving Mammals - 1969*, pp. 23-28.
- Burmeister, K.H. (1867) Preliminary observations on the anatomy of *Pontoporia blainvillei*. *Proc. Zool. Soc. London* 9: 484-9.
- Burmeister, K.H. (1869). Descripcion de cuatro especies de delfinides de la costa Argentina del Oceano Atlantico. *An. Mus. Publ. Hist. Nat. Buenos Aires*, 1: 3367-3442.
- Calder, W.A. (1982). The pace of growth: an allometric approach to comparative embryonic and post- embryonic growth. *J. Zool.* 198: 215-225.
- Chivers, S.J. & Myrick, A.C., Jr. (1993). Comparison of age at sexual maturity and other reproductive parameters for two stocks of spotted dolphins, *Stenella attenuata*. *Fish. Bull.* 91 (4):611-18.
- Chivers, S.J. & DeMaster, D.P. (1994). Evaluation of biological indices for three eastern tropical Pacific dolphin species. *J. Wildl. Manage.* 58(3): 470-478.
- Clutton-Brock, T.H. (1988). Reproductive success. pp. 472-485. In: *Reproductive success – Studies on individual variation in contrasting breeding systems* The University of Chicago Press, Chicago and London, 438 pp.
- Cockcroft, V.G. & Ross, G.J.B. (1990). Age, growth, and reproduction of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* from the east coast of southern Africa. *Fish. Bull.* 88:289-302.
- Collet, A. & Saint Girons, H. (1984). Preliminary study of the male reproductive cycle in common dolphins, *Delphinus delphis*, in the eastern North Atlantic. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) 6: 355-360.
- Corcuera , J. & Monzón, F. (1990) Reproducción en hembras del delfín franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en Necochea (Argentina). *Res. Cuart. Reun. de Trabajo de Esp. en Mam. Acuaticos de America del Sur.* Valdivia, Chile. p. 20.
- Corcuera, J., Monzon, F., Crespo, E.A., Aguilar, A. & Raga, J.A. (1994). Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires Province, Argentina). *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) 15: 283-290.

- Corcuera, J. (1996) Edad de madurez sexual del delfín franciscana en el sur se la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Res. Sept. Reun. de Trabajo de Esp. en Mam. Acuaticos de America del Sur*. Viña del Mar, Chile. p. 39.
- Crespo, E.A., Harris, G. & González, R. (1998). Group size and distribution range of the franciscana, *Pontoporia blainvillei*. *Mar. Mamm. Sci.* **14** (4): 845-849.
- Danilewicz, D.S., Susin, L., Moreno, I.B., Ott, P., Mondin-Machado, R., Sacchi-Santos, L. (1993). Interactions of small cetaceans with the artisanal fisheries activities off northern Rio Grande do Sul state coast, southern Brazil. *Abs. Tenth Bienn. Conf. Biol. Mar. Mamm.* Galveston, Texas. p. 40.
- DeMaster, D. P. (1978). Calculation of the average age of sexual maturity in marine mammals. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **35** (6):912-15.
- DeMaster, D. P. (1984). Review of techniques used to estimate the average age at attainment of sexual maturity in marine mammals. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 175-79.
- Dewsbury, D.A (1982). Ejaculate cost and male choice. *Amer. Nat.* **119**:601-610.
- Dizon, A.E.; Lockyer, C.; Perrin, W.F.; DeMaster, D.P.; & Seisson, J. (1992). Rethinking the stock concept: a phylogeographic approach. *Conserv. Biol.* **6**:24-36.
- Dobson, F.S. & Kjelgaard, J.D. (1985). The influence of food resources on life history in Columbian ground squirrels. *Can. J. Zool.* **63**: 2105-2109.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197**: 215-223.
- Ferrero R.C. & Walker, W.A. (1993). Growth and reproduction of the northern right whale dolphin, *Lissodelphis borealis*, in the offshore waters of the North Pacific Ocean. *Can. J. Zool.* **71** (12): 2335-2344.
- Ferrero, R.C. & Walker, W.A. (1999). Age, growth, and reproductive patterns of Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*) in the central North Pacific ocean. *Mar. Mamm. Sci.* **15** (2): 273-313.
- Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Costa, C.M.R., Machado, R.B. and Leite, Y.R. (1994). *Livro Vermelho dos Mamíferos Brasileiros Ameaçados de Extinção*. Fundação Biodiversitas. Belo Horizonte.
- Garcia, S.M.L, Jeckel, E., & Garcia, C.F. (1991) *Embriologia*. 1ª Edição. Editora Artes Médicas Ltda. Porto Alegre, Brasil. 350 pp.
- Gaskin, D.E., Smith, G.J.D., Watson, A.P., Yasuy, W.Y., & Yurick, D.B. (1984). Reproduction in the porpoises (Phocoenidae): implications for management. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 135-148.

- Grant, P.R. (1986). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Harcourt, A.H., Harvey, P.H., Larson, S.G. & Short, R.V. (1981) Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature*. **293**: 55-57.
- Harrison, R.J. (1969). Reproduction and reproductive organs. In: Andersen, H.T. (ed.). *The biology of marine mammals*. Academic Press. 511pp.
- Harrison, R.J. & Brownell, R.L., Jr (1971). The gonads of the South American dolphins *Inia geoffrensis*, *Pontoporia blainvillei* , and *Sotalia fluviatilis*. *J. Mamm.* **52**: 413-419.
- Harrison, R.J. & Ridgway, S.H. (1971). Gonadal activity in some bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*. *J. Zool.* **165**: 355-366.
- Harrison, R.J., Brownell, R.L., Jr. & Boice (1972). Reproduction and gonadal appearances in some odontocetes. pp. 361-429. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals*. Vol. 1. Academic Press, N.Y. and London, 451 pp.
- Harrison, R.J., Bryden, M.M., McBrearty, D.A. & Brownell, R.L., Jr. (1981). The ovaries and reproduction in *Pontoporia blainvillei* (Cetacea:Platanistidae). *J. Zool.* **193**: 563-580.
- Harvey, P. & Pagel, M. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press. 239pp.
- Hohn, A. & Hammond, P.S. (1985). Early postnatal growth of the spotted dolphin, *Stenella attenuata*, in the offshore eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* **83**: 553-566.
- Hohn, A., Chivers, S.J., & Barlow, J.(1985). Reproductive maturity and seasonality of male spotted dolphins, *Stenella attenuata*, in the eastern tropical Pacific. *Mar. Mamm. Sci.*, **1**(4): 273-293.
- Hugget, A., St. G. & Widdas, W.F. (1951). The relationship between the mammalian foetal weight and conception age. *J. Physiol.* **114**: 306-317.
- IUCN (1991). *Dolphins, Porpoises and Whales of the World. The IUCN Red Data Book*. Compilado por M. Klinowska. International Union for Conservation of Nature and Natural Resource. Gland, Switzerland. 429pp.
- Iwasa, M. & Atkinson, S. (1996). Analysis of corpora lutea to estimate reproductive cycles of wild Hawaiian monk seals (*Monachus schauinslandi*). *Mar. Mamm. Sci.* **12** (2):182-198.
- IWC (1980). *Age determination of toothed whales and sirenians*. Reports of the International Whaling Commission. Special Issue 3. 229pp.

- Kagei, N., Tobayama, T. & Nagasaki, Y. (1976). On the helminthum of franciscana, *Pontoporia blainvillei*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **28**: 161-166.
- Kamiya, T. & Yamasaki, F. (1974). Organ weights of *Pontoporia blainvillei* and *Platanista gangetica*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **26**: 265-270.
- Kasuya, T. (1977). Age determination and growth of the Baird's beaked whale with a comment on the fetal growth rate. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **29**: 1-20.
- Kasuya, T. & Brownell, R.L., Jr. (1979). Age determination, reproduction, and growth of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **31**: 45-67.
- Kasuya, T. & Jones, L. (1984). Behavior and segregation of the Dall's porpoise in the northwestern Pacific ocean. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **35**: 107-128.
- Kasuya, T. & Marsh, H. (1984). Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 259-310.
- Kenagy, G.K. & Trombulak, S.C. (1986). Size and function of mammalian testes in relation to body size. *J. Mamm.* **67** (1): 1-22.
- Kiltie, R.A. (1982). Intraspecific variation in mammalian gestation period. *J. Mamm.* **63**: 646-52.
- Kleinenberg, S.E. (1956). Mammals of the Black sea and the Sea of Azov. *Akad. Nauk. Moscow*, 288pp.
- Kirby, V.L. & Ridgway, S.H. (1984). Hormonal evidence of spontaneous ovulation in captive dolphins, *Tursiops truncatus* and *Delphinus delphis*. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 459-464.
- Lahille, F. (1899). Note sur les dimensions du *Stenodelphis blainvillei*. *Revta. Mus. La Plata* **9**: 389-392.
- Lincoln, G.A. (1992). Biology of seasonal breeding in deer. In: Brown, R.D. (ed.) *The biology of deer*. P. 565-574.
- Lockier, C. (1984). Review of ballen whale (Mysticeti) reproduction and implications for management. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 27-48.
- MacLeod, C.D. (1998). Intraspecific scarring in odontocete cetaceans: an indicator of male 'quality' in aggressive interactions? *J. Zool.* **244**: 71-77.
- Marsh, H. & Kasuya, T. (1984). Changes in the ovaries of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with age and reproductive activity. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 311-335.

- Masaki, Y. (1976). Biological studies on the North Pacific sei whale. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* **14**: 1-104.
- Mitchell, E.D. & Kozicki, V.M. (1984). Reproductive condition of male sperm whales, *Physeter macrocephalus*, taken off Nova Scotia. *Rep. Int Whal. Commn.* (special issue) **6**: 243-48.
- Monzón, F. & Corcuera, J. (1990) Análisis preliminar de madurez sexual en machos de delfín franciscana (Necochea, Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Res. Cuart. Reun. de Trabajo de Esp. en Mam. Acuaticos de America del Sur.* Valdivia, Chile. p. 46.
- Moreno, I.B., Ott, P.H. & Danilewicz, D.S. (1997). Análise preliminar do impacto da pesca artesanal costeira sobre *Pontoporia blainvillei* no litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. P. 31-41. *in*: Pinedo, M.C. & Barreto, A. (eds.) Proceedings of the Second Workshop for the Research Coordination and Conservation of the Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) in the Southwestern Atlantic. Rio Grande. 88p.
- Moreira, L.M. & Siciliano, S. (1991). Northward extension range for *Pontoporia blainvillei*. *Abs. Ninth Bienn. Conf. Biol. Mar. Mamm.* Chicago, Illinois. p. 8.
- Miyazaki, N. (1977). Growth and reproduction of *Stenella coeruleoalba* off the Pacific coast of Japan. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **29**: 21-48.
- Myrick, A.C., Hohn, A.A., Barlow, J. & Sloan, P.A. (1986). Reproductive biology of the female spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* **84** (2): 247-259.
- Neimanis, A.S., Read, A.J., Foster, R.A. and Gaskin, D.E. (2000). Seasonal regression in testicular size and histology in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*, L.) from the Bay of Fundy and Gulf of Maine. *J. Zool.* **250**: 221-229.
- Ott, P.H. (1998). *Análise das capturas acidentais da toninha, Pontoporia blainvillei, no litoral norte do Rio Grande do Sul, sul do Brasil.* Dissertação de Mestrado. Porto Alegre. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. 120p.
- Ott, P.H. & Danilewicz, D.S. (1998). Presence of franciscana dolphins (*Pontoporia blainvillei*) in the stomach of a killer whale (*Orcinus orca*) stranded in southern Brazil. *Mammalia.* **62** (4): 605-609.
- Packer, C., Herbst, L., Pusey, A.E., Bygott, J.D., Hanby, J.P., Cairns, S.J., & Mulder, M.B. (1988). Reproductive success of lions. pp. 363-383. *In: Reproductive success – Studies on individual variation in contrasting breeding systems* The University of Chicago Press, Chicago and London, 438 pp.
- Perrin, W.F., Coe, J.M., & Zweifel, J.R. (1976). Growth and reproduction of the spotted porpoise, *Stenella attenuata*, in the offshore eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* **74**: 229-269.

- Perrin, W.F., Holts, D.B., & Miller, R.B. (1977). Growth and reproduction of the eastern spinner dolphin, a geographical form of *Stenella longirostris* in the eastern tropical Pacific. *Fish. Bull.* 75: 725-750.
- Perrin, W.F. & Donovan, G.P. (1984). Report of the workshop. *Rep. Int. Whal. Commn.* (special issue) 6: 1-24.
- Perrin, W.F. & Reilly, S.B. (1984). Reproductive parameters of dolphins and small whales of the family Delphinidae. *Rep. Int. Whal. Commn.* (special issue) 6: 97-133.
- Perrin, W.F. & Brownell, R.L., Jr. (1989). Report of the workshop. In: Perrin, W.F., Brownell, R.L., Zhou Kaya, Liu Jiankang (eds.). *Biology and Conservation of River Dolphins*, p. 1-22.
- Pinedo, M.C. (1986) Mortalidade de *Pontoporia blainvillei*, *Tursiops gephyreus*, *Otaria flavescens*, e *Arctocephalus australis* na costa do Rio Grande do Sul, Brasil, 1976-1983. *Actas Prim. Reun. de Trabajo de Esp. en Mam. Acuat. de America del Sur*. Buenos Aires, Argentina. pp. 187-199.
- Pinedo, M.C. (1991). Development and variation of the franciscana, *Pontoporia blainvillei*. Tese de doutorado. Santa Cruz. University of California. 406 p.
- Pinedo, M.C. (1994). Impact of incidental fishery mortality on the age structure of *Pontoporia blainvillei* in southern Brazil and Uruguay. *Rep. Int. Whal. Commn.* (special issue) 15: 261-264.
- Pinedo, M.C., Praderi, R. & Brownell, R.L., Jr. (1989). Review of the biology and status of the franciscana, *Pontoporia blainvillei*. In: Perrin, W.F., Brownell, R.L., Zhou Kaya, Liu Jiankang (eds.). *Biology and Conservation of River Dolphins*, p. 46-51.
- Pinedo, M.C. & Hohn, A. (2000). Growth layer patterns in teeth from the franciscana, *Pontoporia blainvillei*: developing a model for precision in age estimation. *Mar. Mamm. Science* 16 (1): 1-27.
- Praderi, R. (1985). Relaciones entre *Pontoporia blainvillei* (Mammalia: Cetacea) e tiburones Selachii de aguas Uruguaias . *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*. 11 (151): 1-19.
- Praderi, R., Pinedo, M.C. & Crespo, E.A. (1989). Conservation and management of *Pontoporia blainvillei* in Uruguay, Brazil and Argentina. In: Perrin, W.F., Brownell, R.L., Zhou Kaya, Liu Jiankang (eds.). *Biology and Conservation of River Dolphins*, p. 52-56.
- Ralls, K. (1976). Mammals in which females are larger than males. *Q. Rev. Biol.* 51: 245-276.
- Ralls, K. (1977). Sexual dimorphism in mammals: Avian models and unanswered questions. *Am. Nat.* 111: 917-937.

- Ramos, R. (1997). Determinação de idade e biologia reprodutiva de *Pontoporia blainvillei* e da forma marinha de *Sotalia fluviatilis* no litoral norte do Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro. Universidade Estadual do Norte Fluminense. 95p.
- Read, A. (1990a). Reproductive seasonality in harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, from the Bay of Fundy. *Can. J. Zool.* **68**: 284-288.
- Read, A. (1990b). Age at sexual maturity and pregnancy rates of harbour porpoises, *Phocoena phocoena*, from the Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 561-565.
- Read, A. & Hohn, A. (1995). Life in the fast lane: the life history of the harbour porpoises from the Gulf of Maine. *Mar. Mamm. Sci.* **11**: 423-440.
- Rutberg, A.T. (1987). Adaptative hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Am. Nat.* **130**: 692-710.
- Sergeant, D.E. (1962). The biology of the pilot or pothead whale *Globicephala melaena* (Trail) in Newfoundland waters. *Fish. Res. Bd. Can., Bull.* **132**, 84pp.
- Secchi, E.R. (1999). Taxa de crescimento potencial intrínseco de um estoque de franciscanas, *Pontoporia blainvillei* (Gervais & D'Orbigny, 1846) (Cetacea, Pontoporiidae) sob o impacto da pesca costeira de emalhe. Tese de Mestrado. Rio Grande. Fundação Universidade Federal do Rio Grande. Rio Grande, Brasil. 152p.
- Secchi, E.R.; Zerbini, A.N.; Bassoi, M.; Dalla Rosa, L.; Moller, L.M. & Rocha-Campos, C.C. (1997). Mortality of franciscanas, *Pontoporia blainvillei*, in coastal gillnetting in southern Brazil. *Rep. Int. Whal. Commn.* **47**: 653-658.
- Secchi, E.R.; Wang, J.Y.; Murray, B.W.; Rocha-Campos, C.C. & White, B.N. (1998). Population differentiation in the franciscana (*Pontoporia blainvillei*) from two geographic locations in Brazil as determined from mitochondrial DNA control region sequences. *Can. J. Zool.* **76** (9):1622-1627.
- Slooten, E. (1991) Age, growth, and reproduction in Hector's dolphins. *Can. J. Zool.* **69**: 1689-1700.
- Stearns, S.C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford, University Press, New York. 249 pp.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1995). *Biometry*. New York. W.H. Freeman and Company. 887p.
- Tukey J.W. (1962). The future of data analysis. *Ann. Math. Stat.* **33**: 1-67.
- Van Erp, I. (1969). In quest of the La Plata dolphin. *Pac. Discovery* **22** (2): 18-24.
- Van Waerebeek, K. and Read, A. (1994). Reproduction of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, from coastal Peru. *J. Mamm.* **75** (4):1054-1062.

Walter, T. (1997). Curvas de crescimento aplicadas a organismos aquáticos. Um estudo de caso para a toninha *Pontoporia blainvillei* (Cetacea, Pontoporiidae) do extremo sul do Brasil. Dissertação de Bacharelado. Rio Grande. Fundação Universidade do Rio Grande. 102p.

Wells, R.S., Scott, M.D. & Irvine, A.B. (1987). The social structure of free-ranging bottlenose dolphins. *Current Mammalogy*, **1**: 247-305.



Figura 1. Exemplo de toninha, *Pontoporia blainvillei*, acidentalmente capturado no litoral norte do Rio Grande do Sul.



Figura 2. Exemplo de toninha, *Pontoporia blainvillei*, acidentalmente capturado no litoral norte do Rio Grande do Sul.

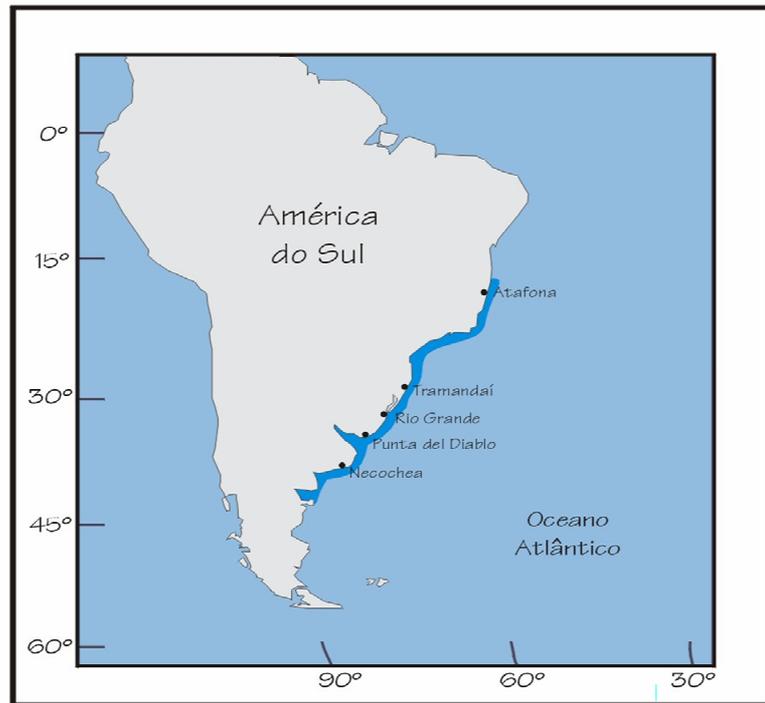


Figura 3 - Mapa de distribuição da toninha, *Pontoporia blainvillei*, apontando as localidades de estudo mencionadas no texto.

6



Figura 4. Coleta de tuma toninha, *Pontoporia blainvillei*, encalhada no litoral do Rio Grande do Sul.

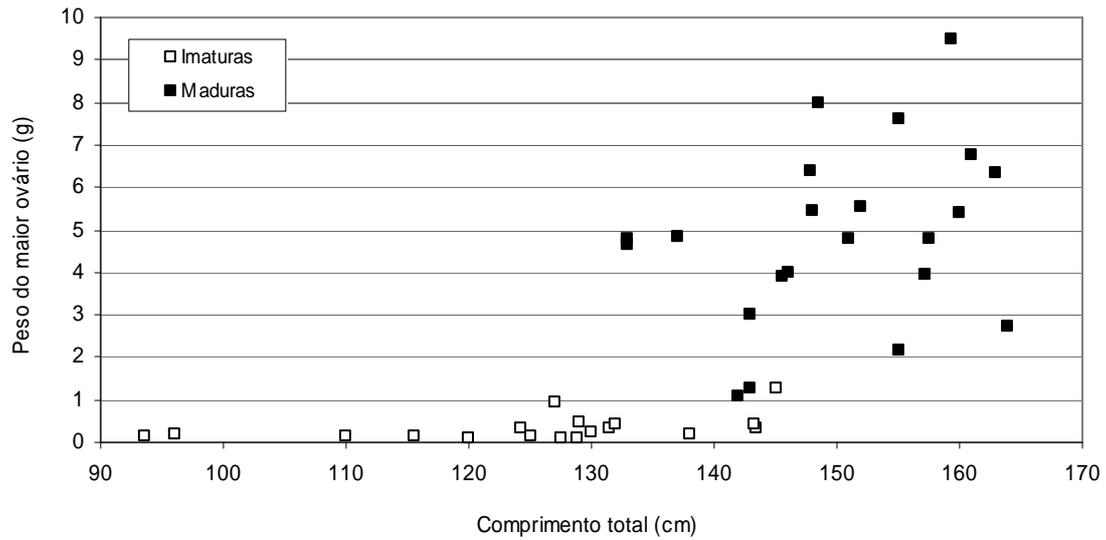


Figura 5. Relação entre maturidade sexual, peso do maior ovário e comprimento total em fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=40).

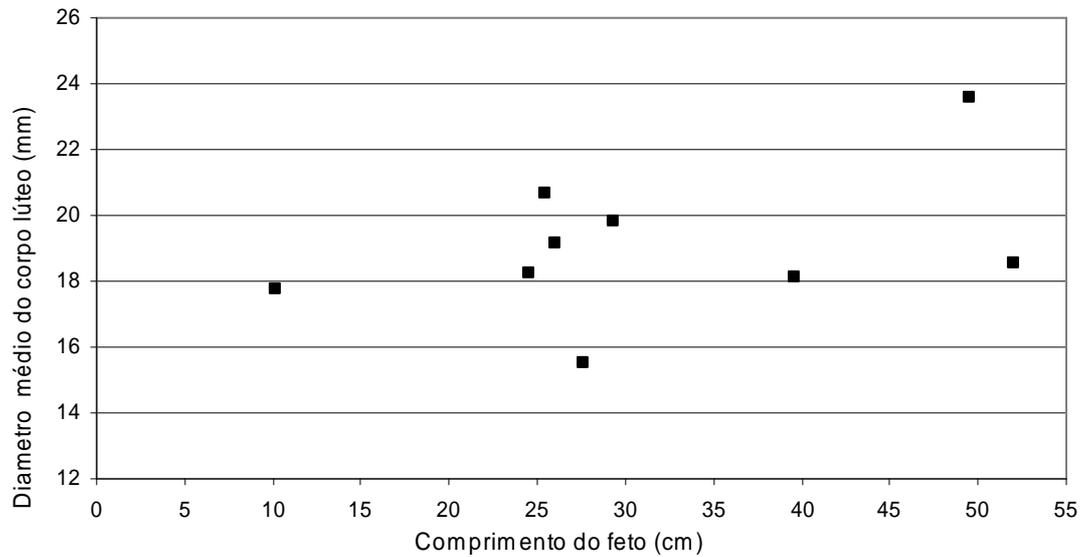


Figura 6. Relação entre diâmetro médio do corpo lúteo (mm) e comprimento do feto (cm) de toninhas, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul.

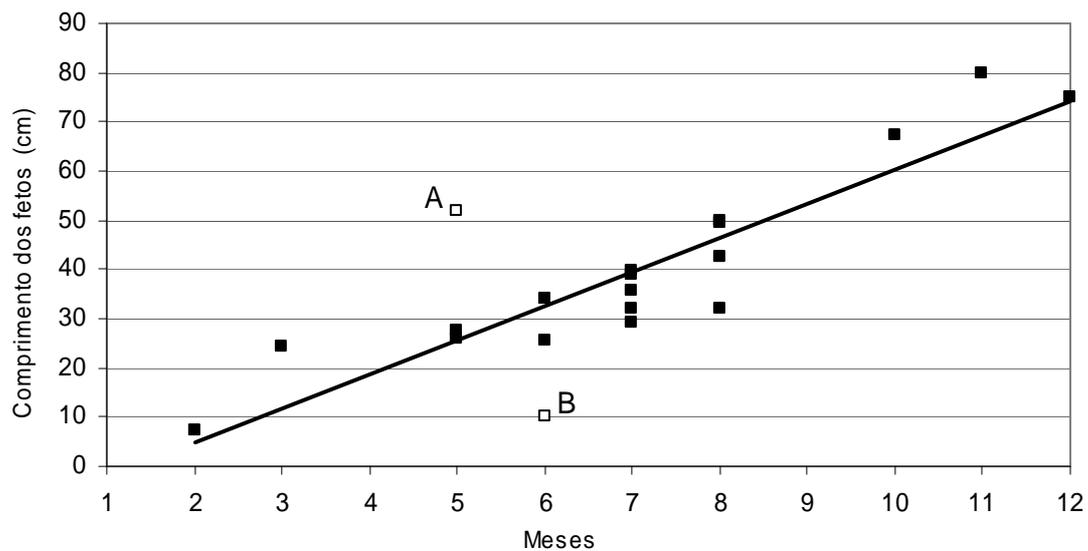


Figura 7. Regressão linear do comprimento fetal de toninha, *Pontoporia blainvillei*, pelos meses do ano. Pontos vazados representam 'outliers'.

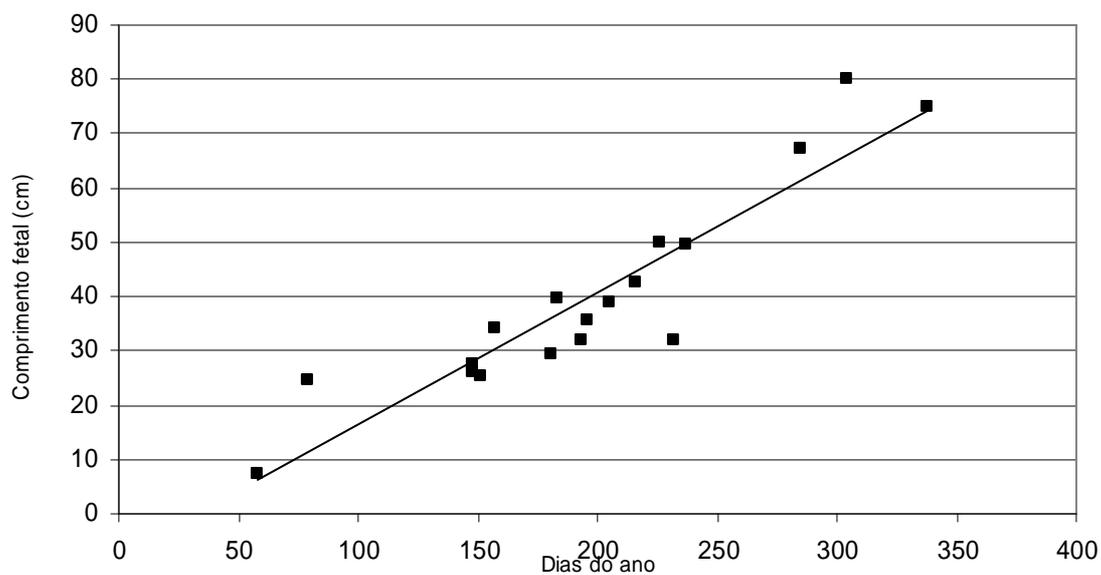


Figura 8. Regressão linear do comprimento fetal de toninha, *Pontoporia blainvillei*, pelos dias do ano.

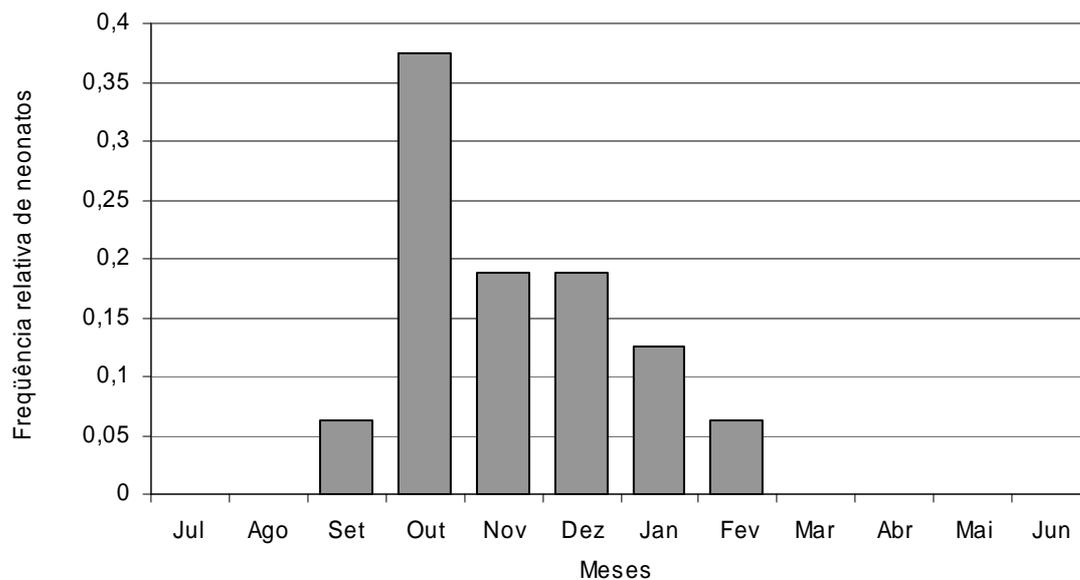


Figura 9. Frequência relativa de neonatos (ct<85,0 cm, n=16) de toninha, *Pontoporia blainvillei*, ao longo do ano no Rio Grande do Sul.

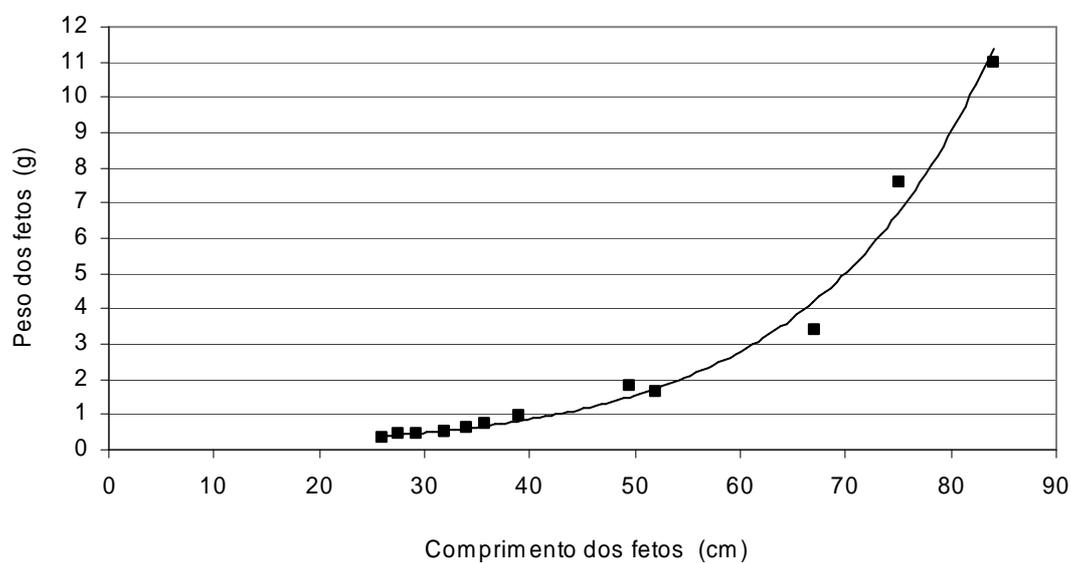


Figura 10. Relação entre comprimento e peso dos fetos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

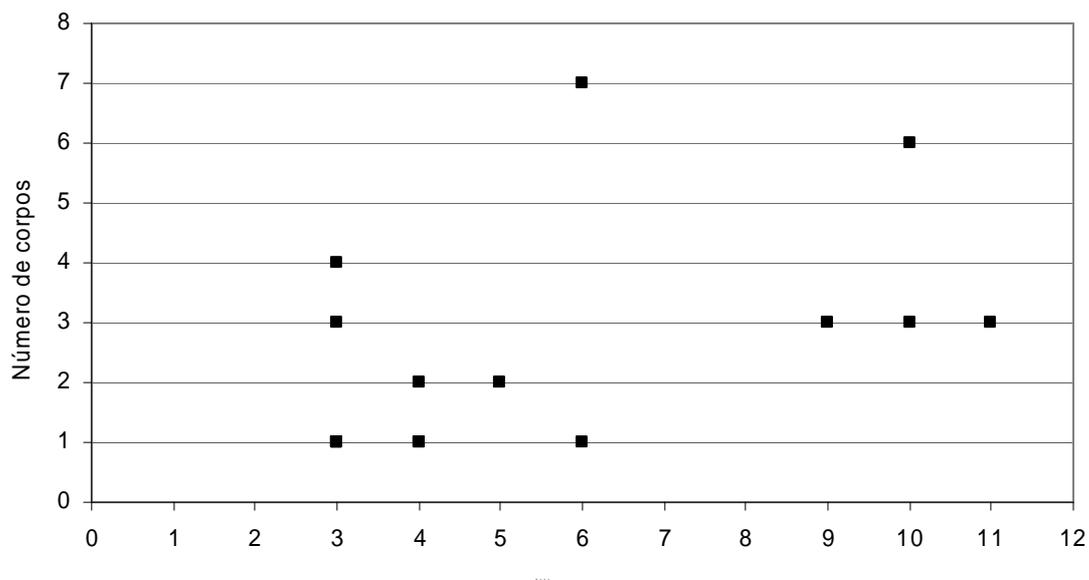


Figura 11. Relação entre número de corpos de ovulação e idade em fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul (n=16).

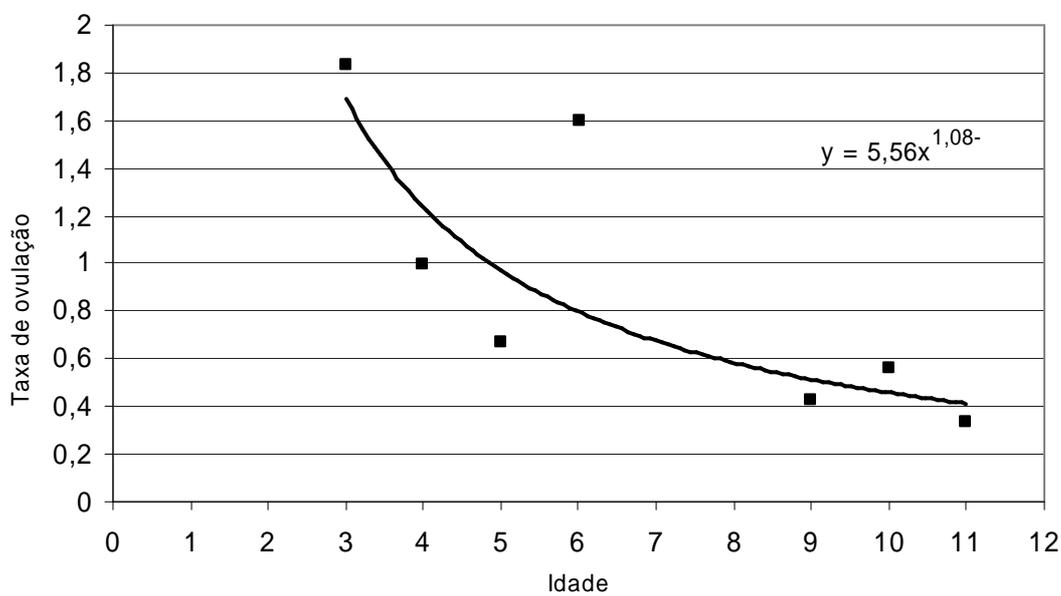


Figura 12. Taxa de ovulação específica de idade para a toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

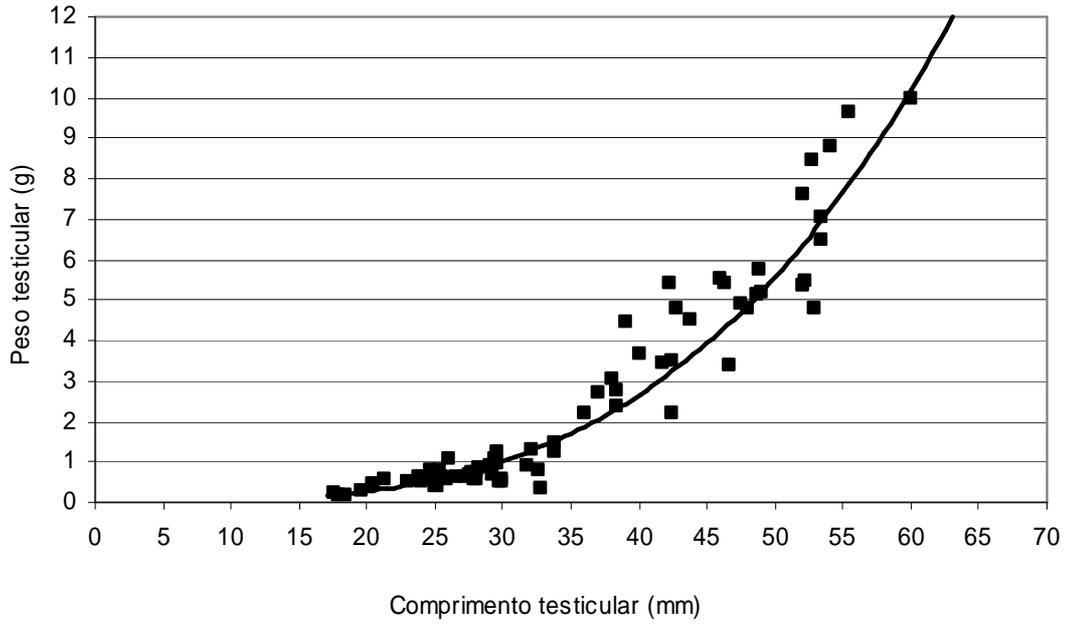


Figura 13. Relação entre comprimento testicular e peso testicular simples em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=75) ($y=0,0000127x3,32$).

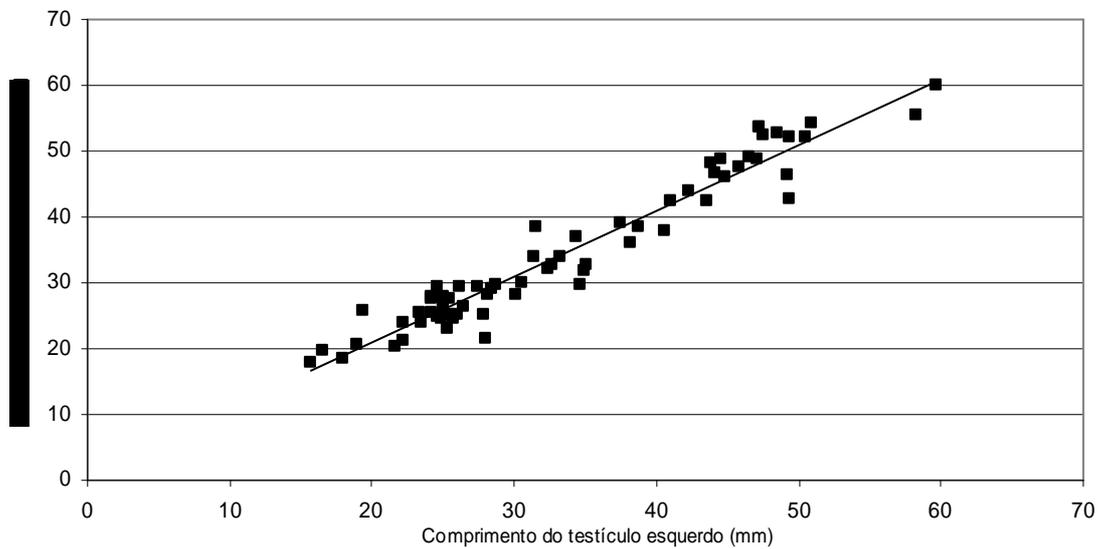


Figura 14. Relação entre os comprimentos dos testículos esquerdo e direito de machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul (n=68).

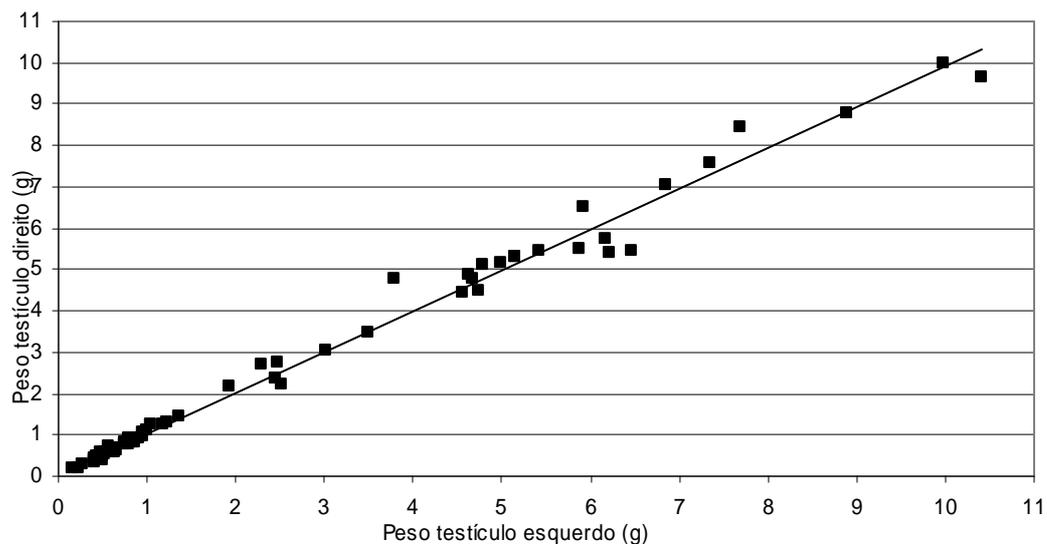


Figura 15. Relação entre os pesos dos testículos esquerdo e direito de machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul (n=66).

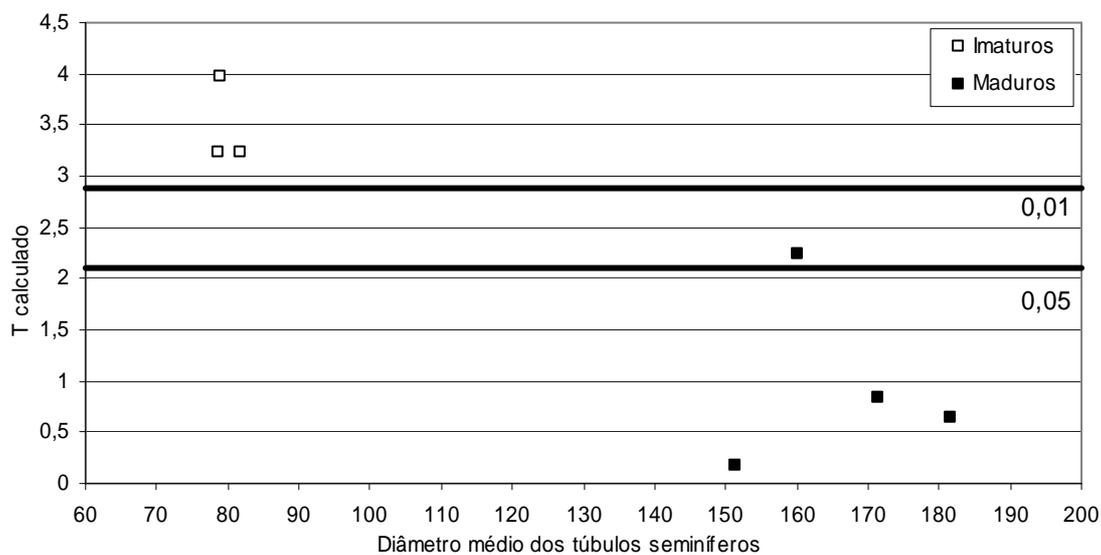


Figura 16. Relação entre diâmetro médio dos túbulos seminíferos e T calculado para as diferenças entre testículos direito e esquerdo de um mesmo macho de toninha, *Pontoporia blainvillei*. A linha inferior representa o T crítico para significância de 0,05 e a superior para 0,01.

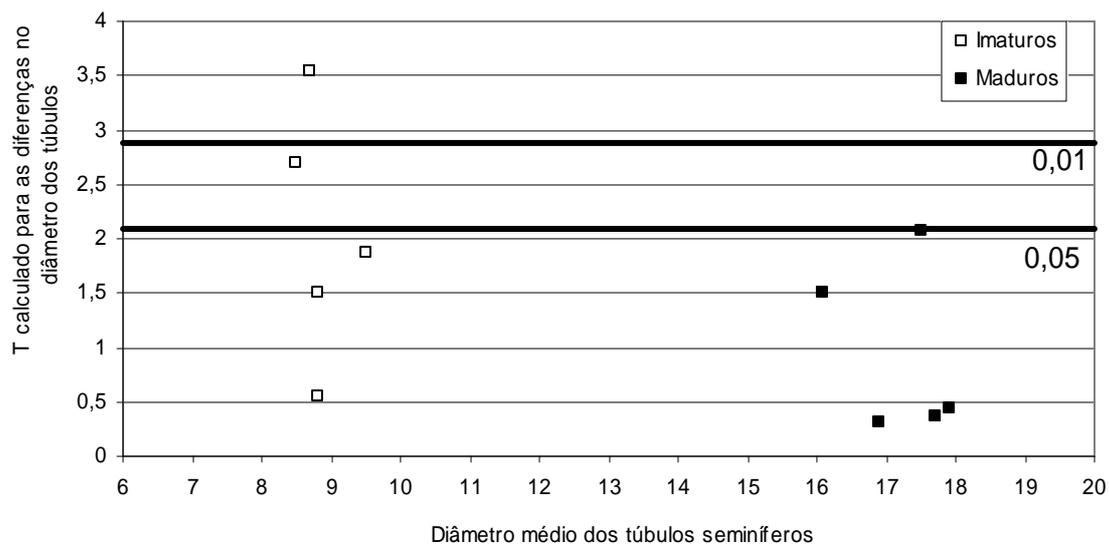


Figura 17. Relação entre diâmetro médio dos túbulos seminíferos e T calculado para as diferenças entre o centro e extremidade de um mesmo testículo em toninhas, *Pontoporia blainvillei*. A linha inferior representa o T crítico para significância de 0,05 e a superior para 0,01.

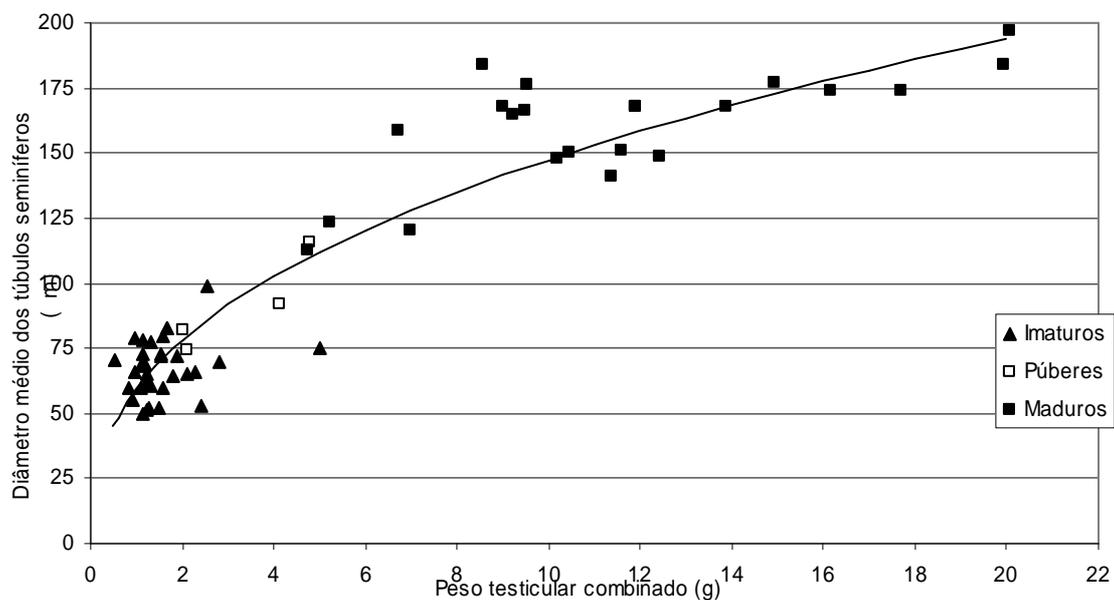


Figura 18. Relação entre maturidade sexual, peso testicular combinado e diâmetro médio dos túbulos seminíferos em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=59).

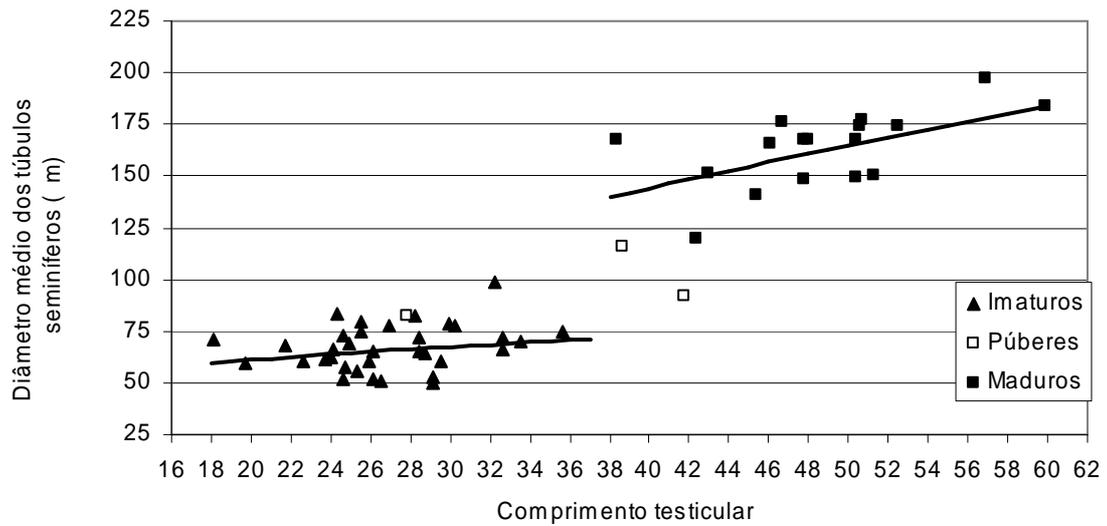


Figura 19. Relação entre comprimento testicular, diâmetro médio dos túbulos seminíferos e maturidade sexual em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=54).

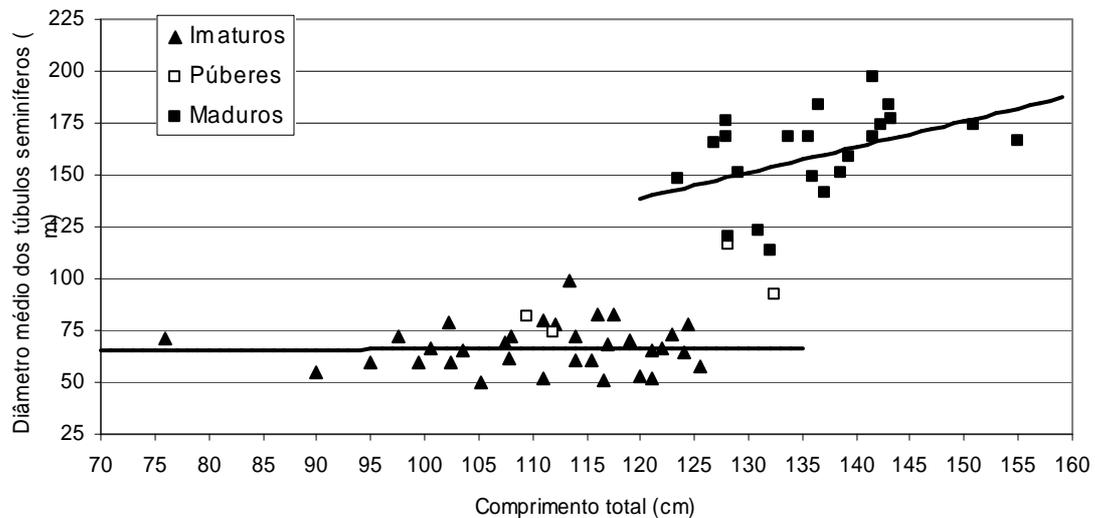


Figura 20. Relação entre diâmetro médio dos túbulos seminíferos e comprimento total em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, do Rio Grande do Sul (n=61).

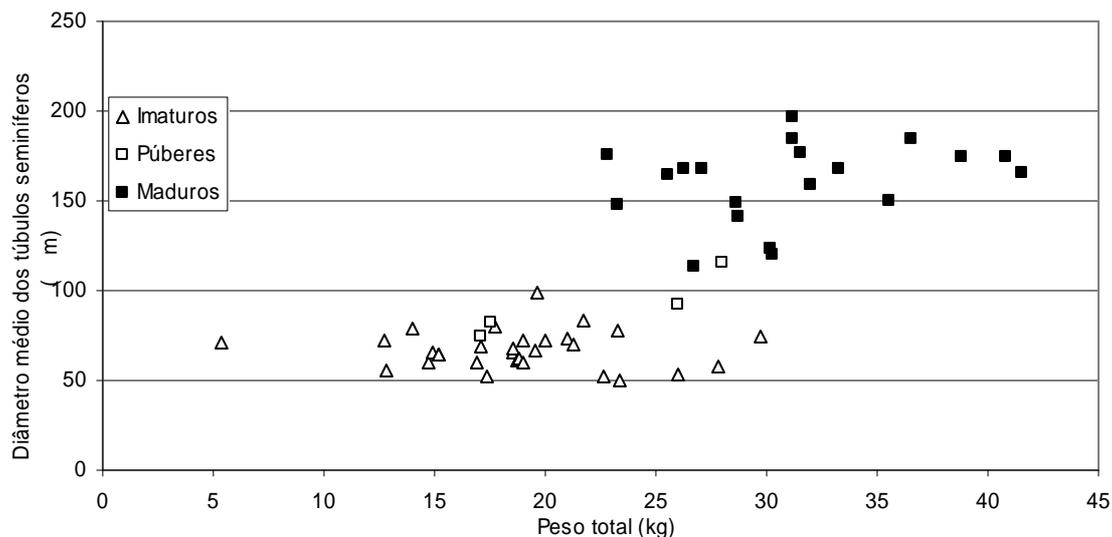


Figura 21. Relação entre peso total, diâmetro médio dos túbulos seminíferos e maturidade sexual em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=54).

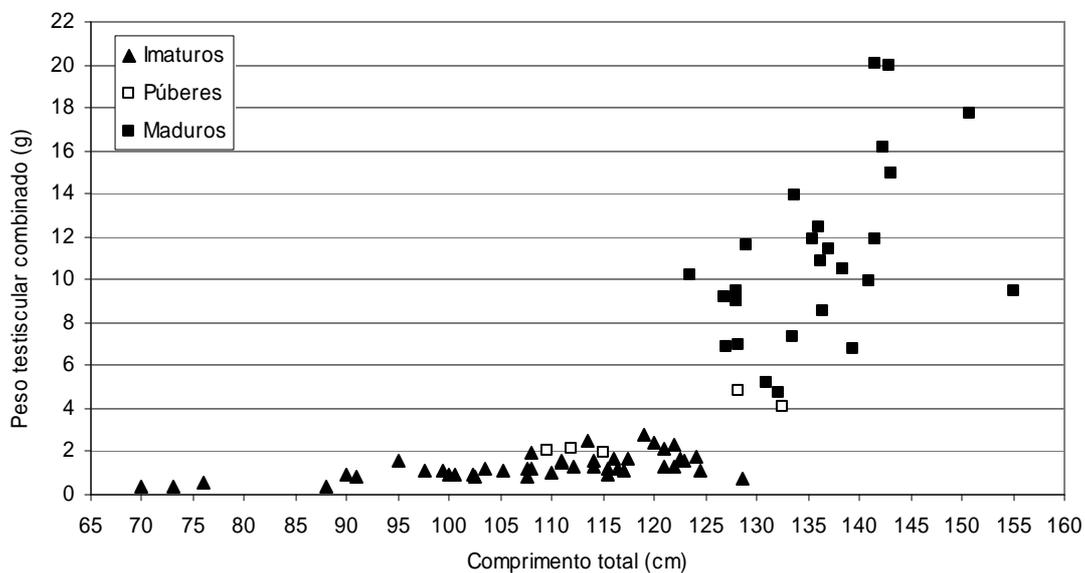


Figura 22. Relação entre comprimento total, peso testicular combinado e maturidade sexual em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=74).

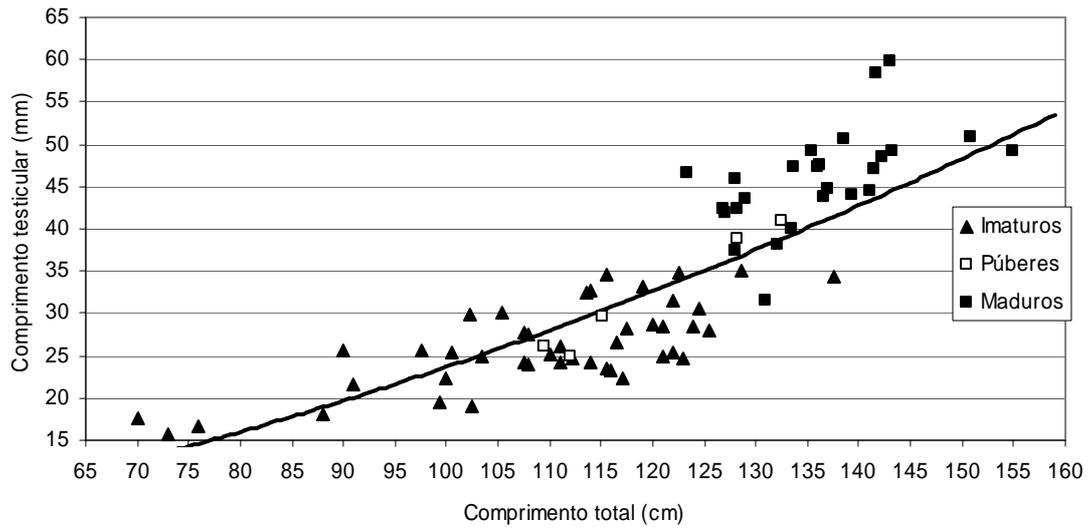


Figura 23. Relação entre maturidade sexual, comprimento total (cm) e comprimento testicular em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=75).

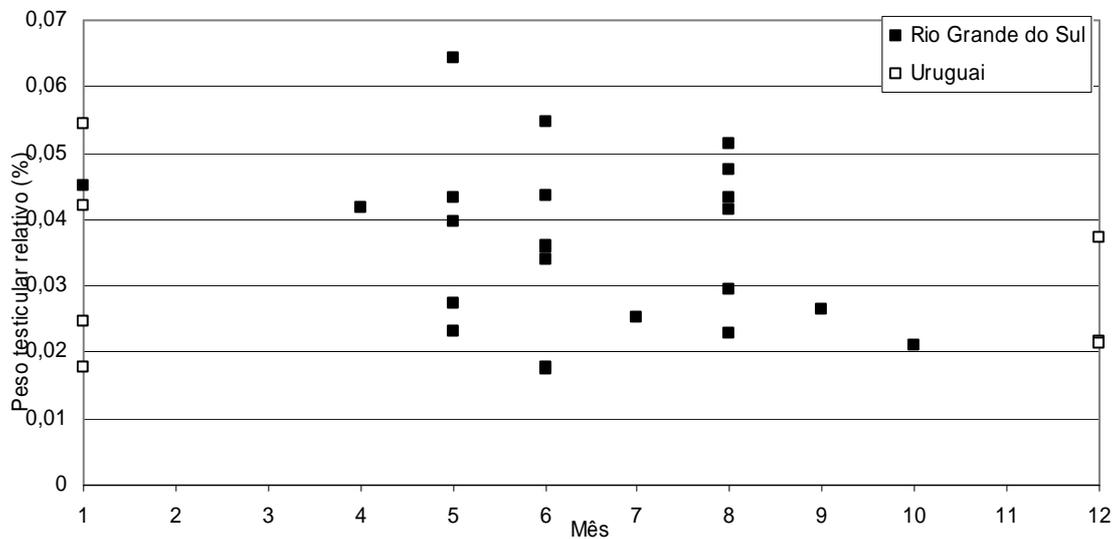


Figura 24. Relação entre mês do ano e peso testicular relativo de machos maduros de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=23) e Uruguai (n=7).

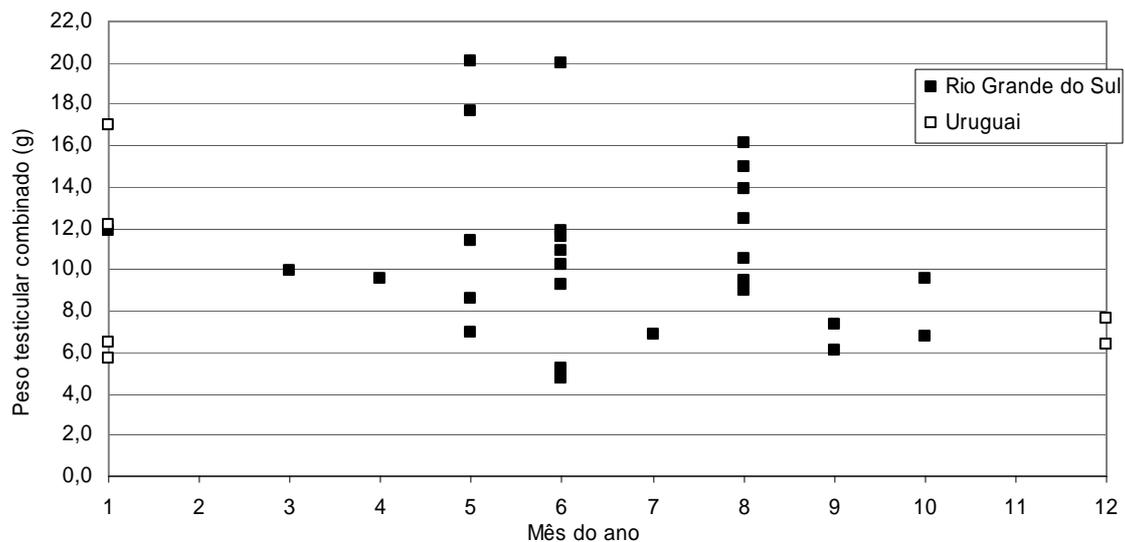


Figura 25. Variação do peso testicular combinado em machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, em relação aos meses do ano no Rio Grande do Sul e Uruguai.

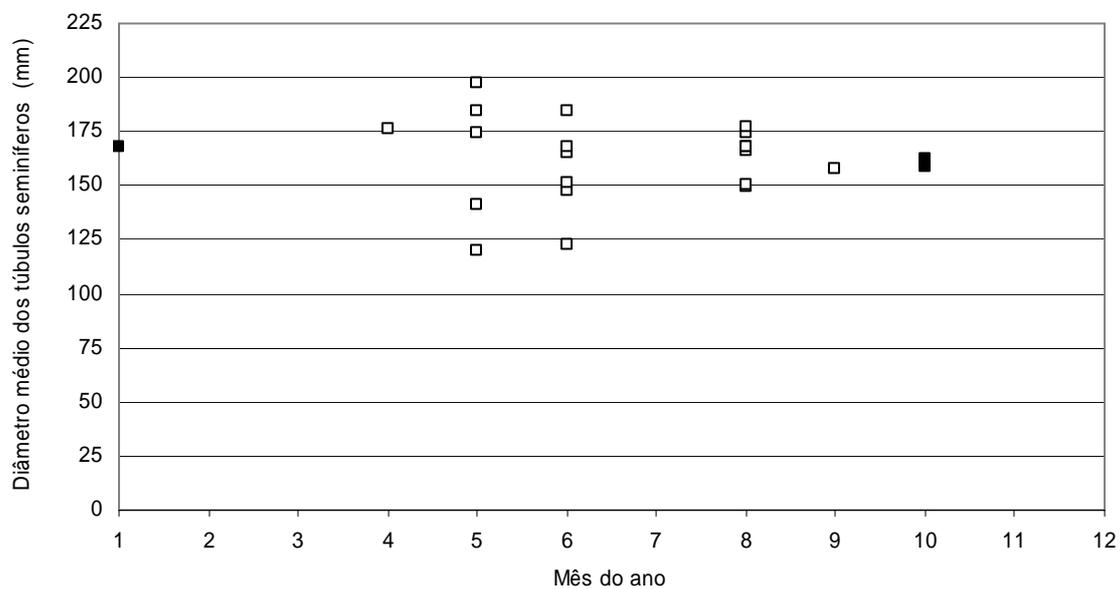


Figura 26. Relação entre diâmetro médio dos túbulos seminíferos e mês do ano em machos maduros de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=23). Pontos fechados = meses reprodutivos; pontos vazados = meses não-reprodutivos.

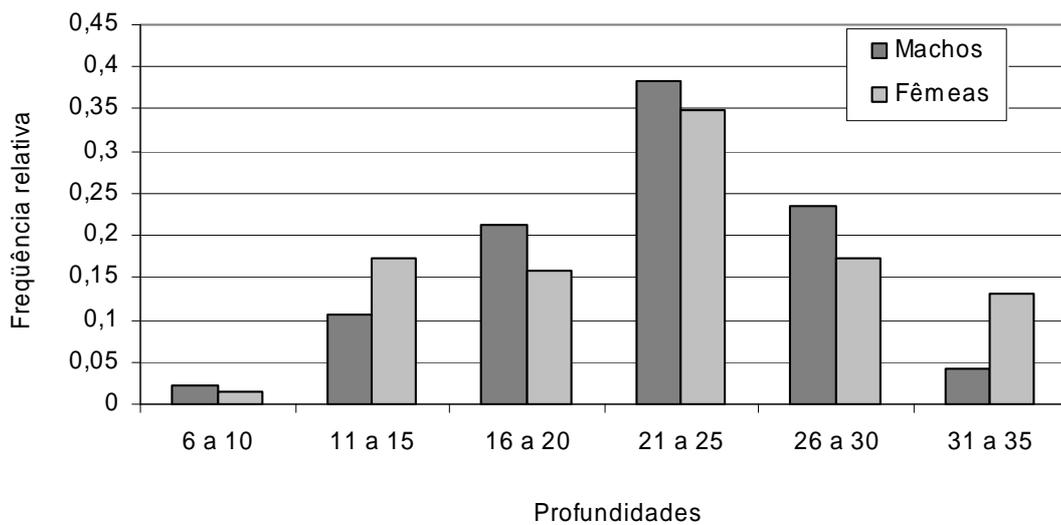


Figura 27. Frequência relativa de machos e fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, por intervalo de profundidade no litoral do Rio Grande do Sul.

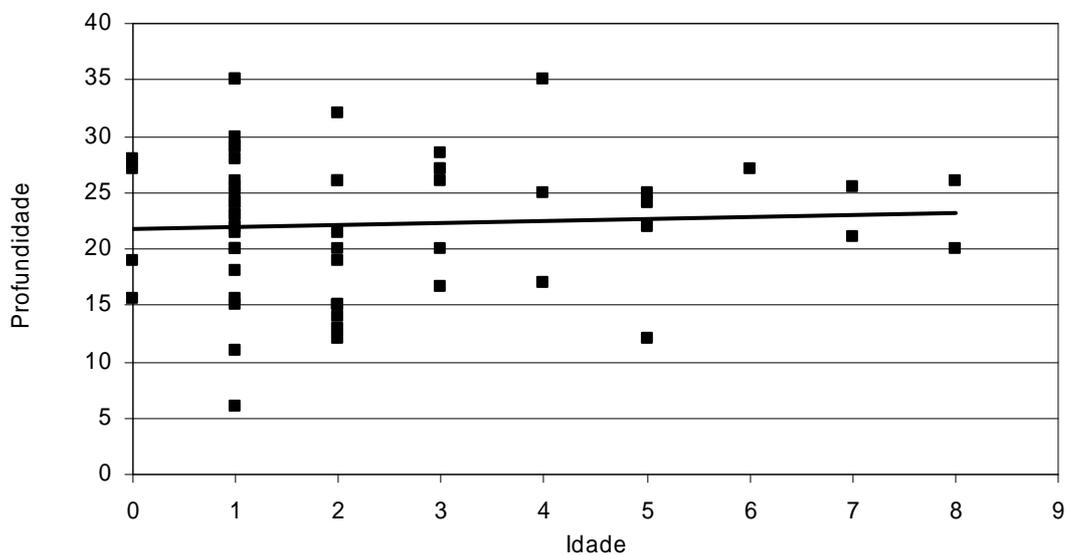


Figura 28. Relação entre idade e profundidade de captura de machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no litoral do Rio Grande do Sul (n=61).

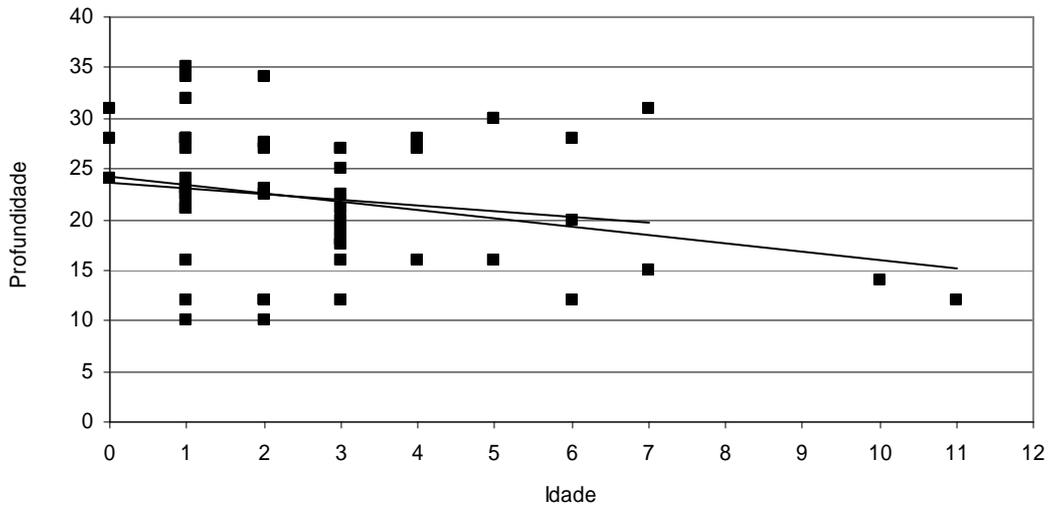


Figura 29. Relação entre idade e profundidade de captura de fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no litoral do Rio Grande do Sul (n=53).

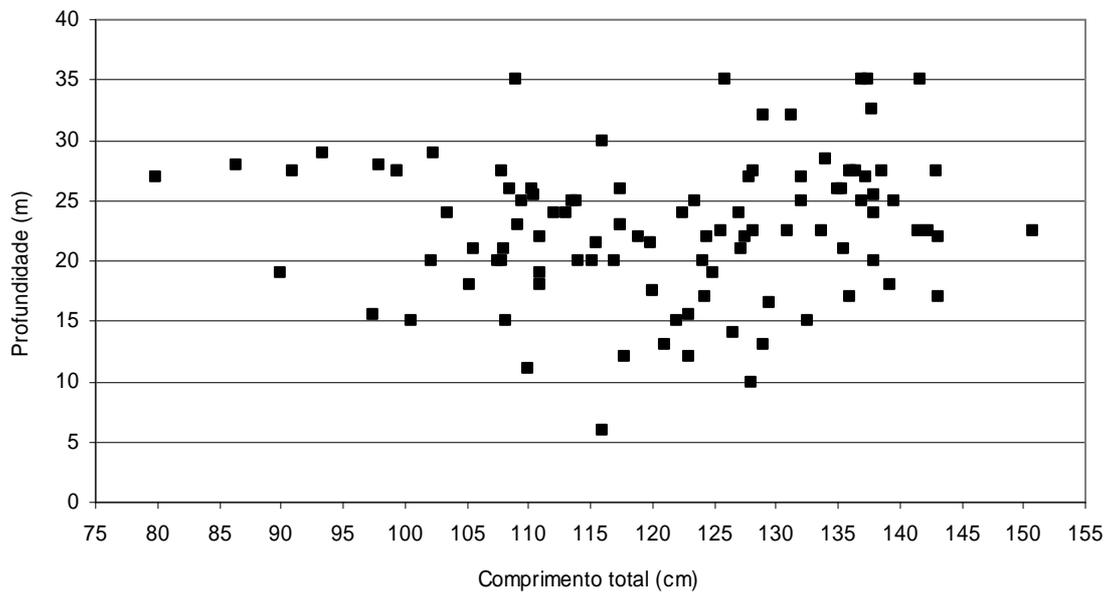


Figura 30. Relação entre comprimento total e profundidade de captura para machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

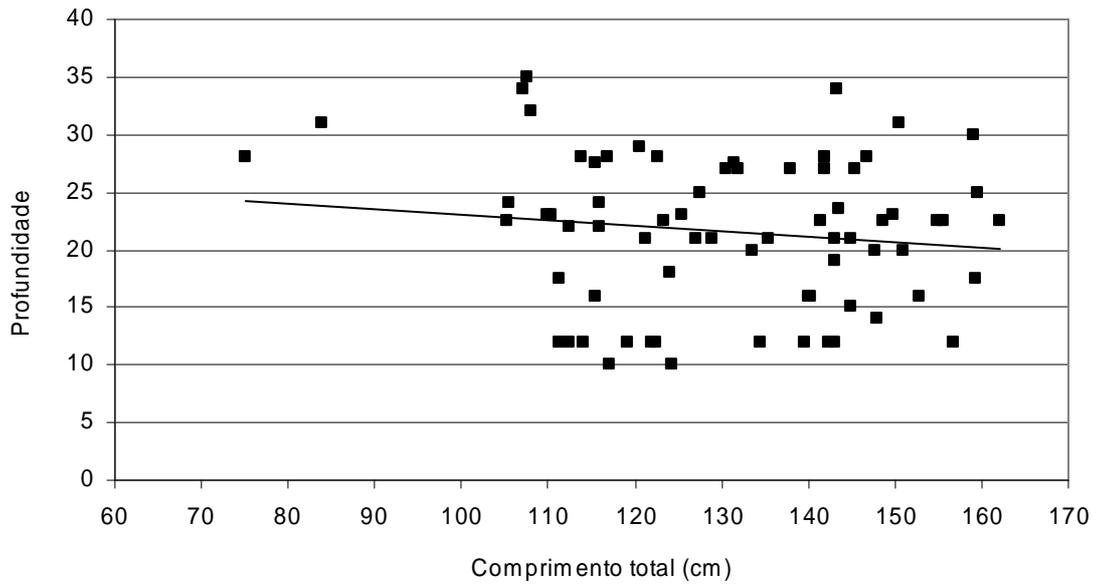


Figura 31. Relação entre comprimento total e profundidade de captura para fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul (n=72).

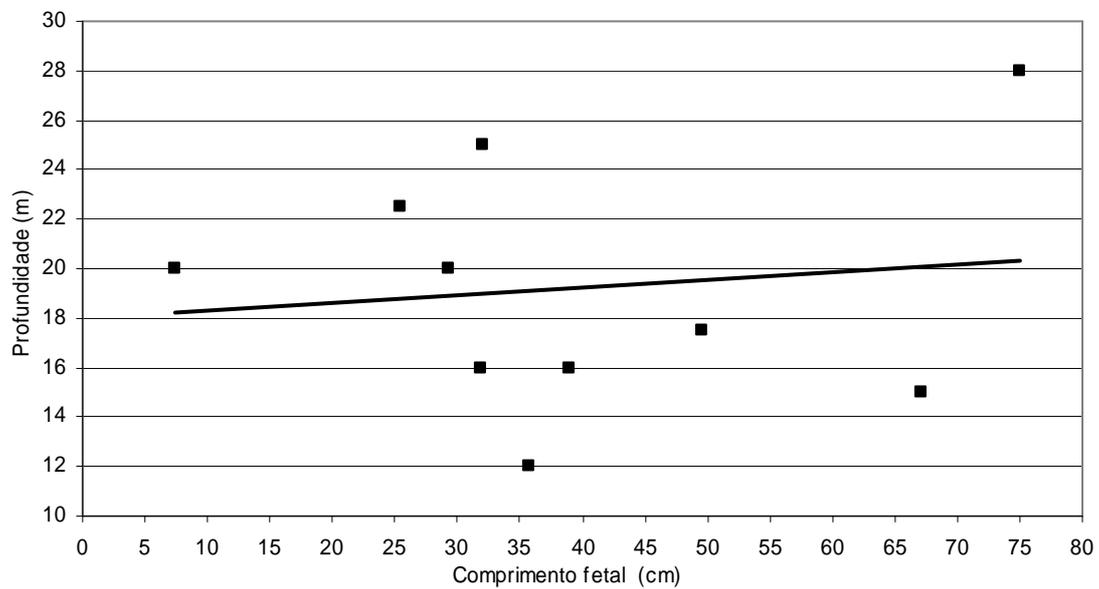


Figura 32. Relação entre comprimento fetal e profundidade de captura para fêmeas prenhas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, no Rio Grande do Sul.

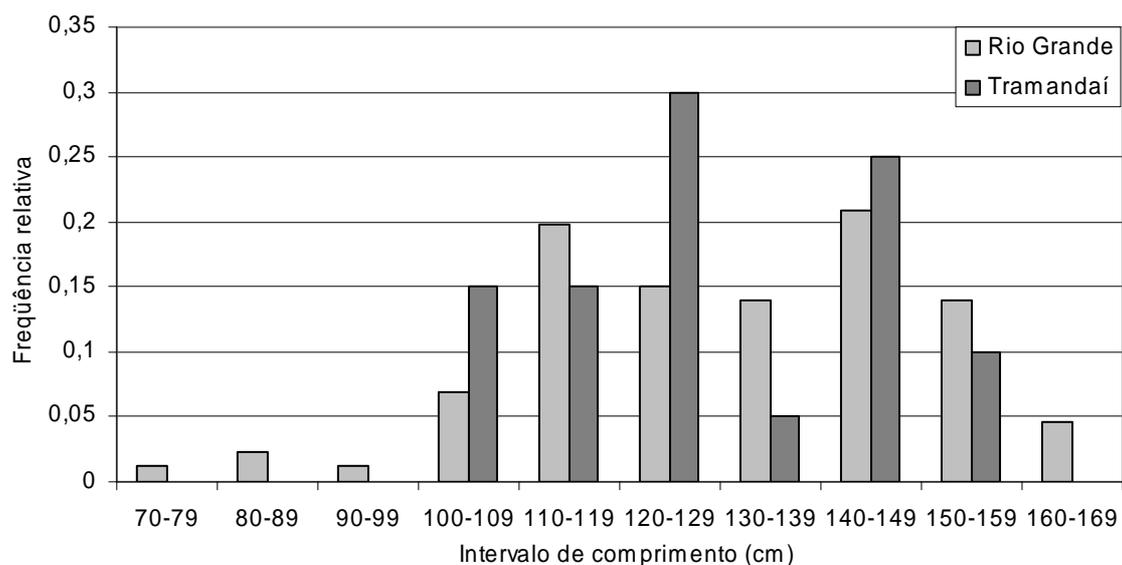


Figura 33. Frequência relativa de fêmeas de toninha, *Pontoporia blainvillei*, capturadas acidentalmente em Rio Grande e Tramandaí por intervalo de comprimento.

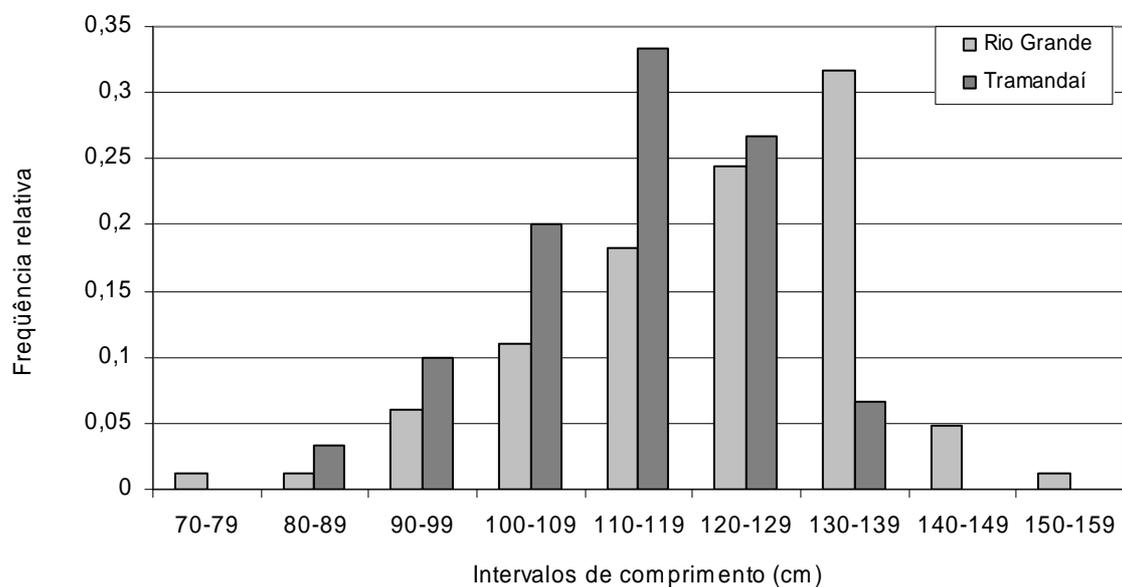


Figura 34. Frequência relativa de machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, capturados acidentalmente em Rio Grande e Tramandaí por intervalo de comprimento.

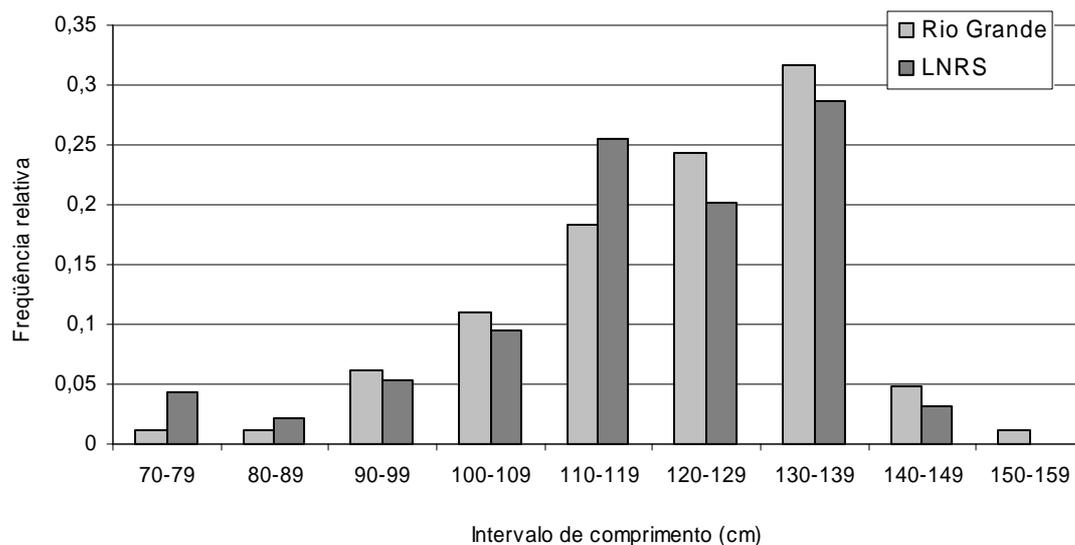


Figura 35. Frequência relativa de intervalos de comprimento de machos de toninha, *Pontoporia blainvillei*, capturados em Rio Grande (n=82) e toda a amostra (capturas / encalhes) do litoral norte do Rio Grande do Sul (LNRS)(n=95).

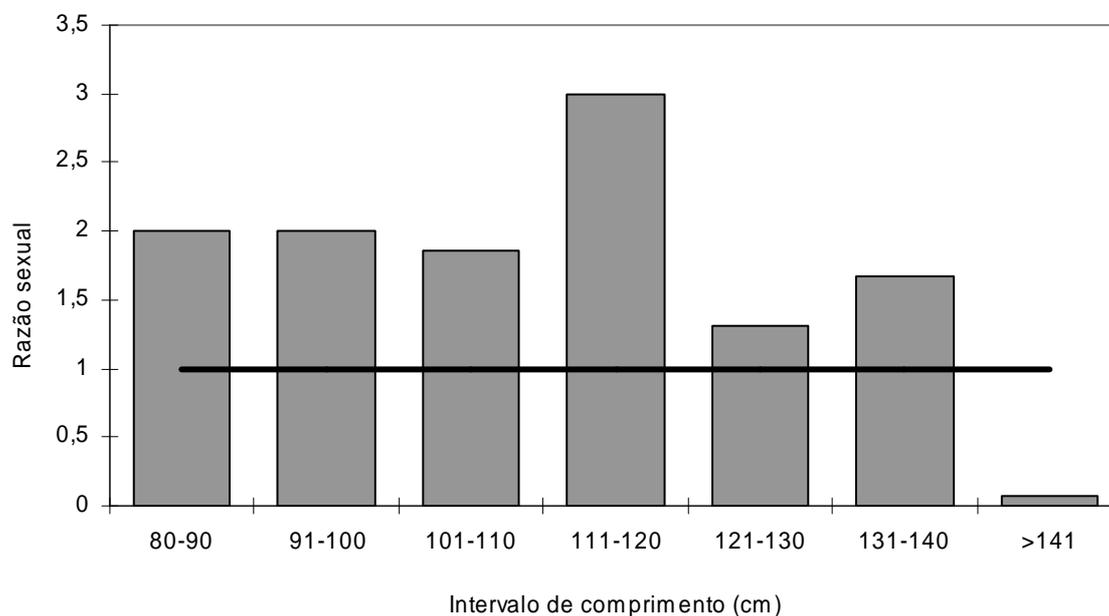


Figura 36. Razão sexual por intervalos de comprimento de toninhas, *Pontoporia blainvillei*, capturadas acidentalmente no litoral norte do Rio Grande do Sul. A linha preta representa a razão sexual de 1:1.

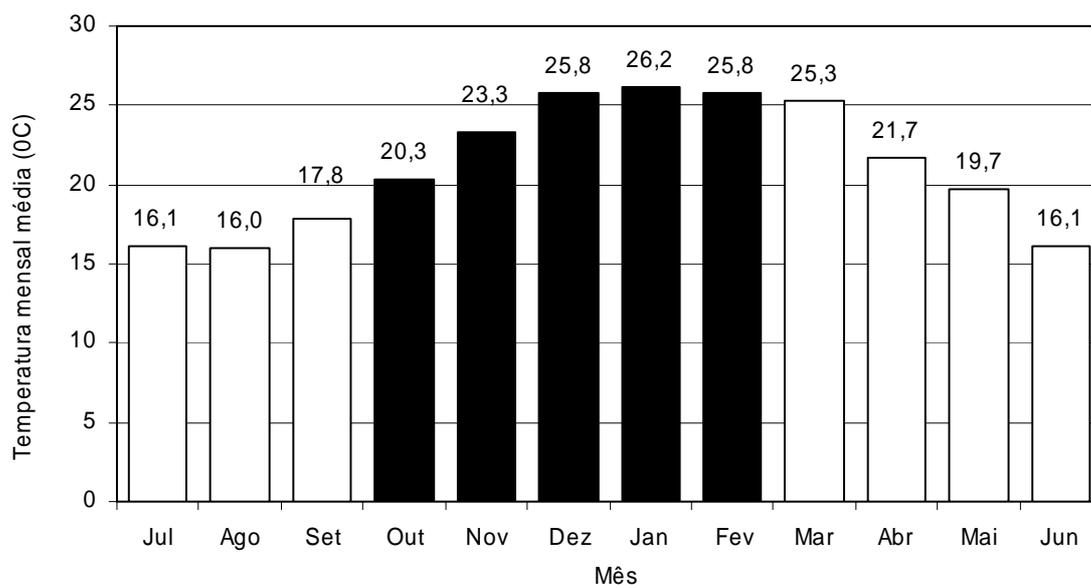


Figura 37. Variação da temperatura média mensal da superfície da água no litoral do Rio Grande do Sul (1994-1995). Os meses em barras escuras indicam os meses de nascimentos de toninhas, *Pontoporia blainvillei*, na região.

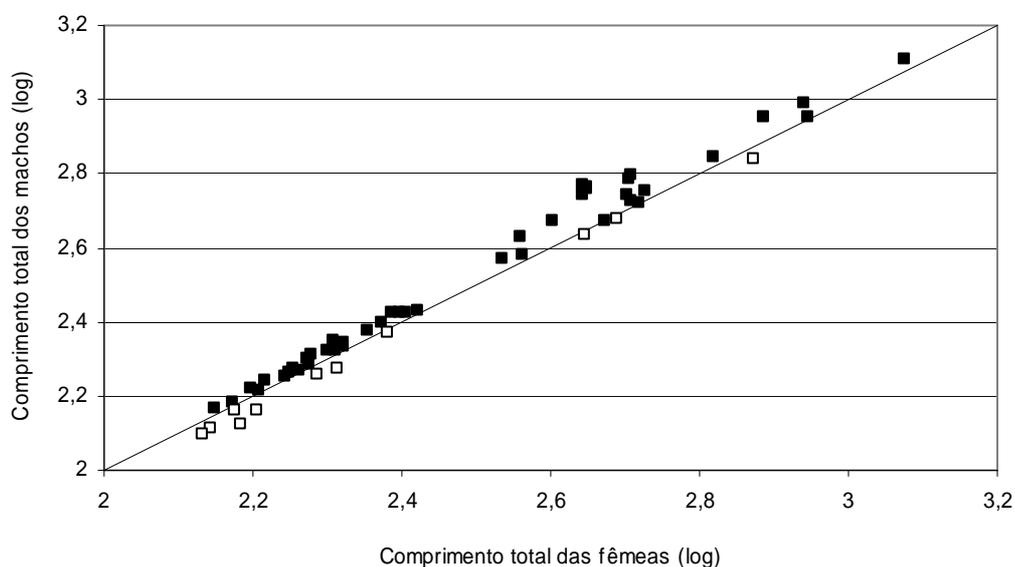


Figura 38. Dimorfismo sexual em tamanho em 42 espécies de odontocetáceos, compreendendo 51 estudos. Pontos vazados representam espécies com dimorfismo sexual reverso.