

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**“*SCHRECKREAKTION*”: DA ECOLOGIA
SENSORIAL À FISIOLOGIA
COMPORTAMENTAL**

CAMILA MARTINS

**São Mateus/ES
setembro 2022**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**“SCHRECKREAKTION”: DA ECOLOGIA
SENSORIAL À FISIOLOGIA
COMPORTAMENTAL**

CAMILA MARTINS

Monografia de conclusão de curso apresentada
ao Curso de Ciências Biológicas da
Universidade Federal do Espírito Santo, como
requisito parcial para obtenção do título de
BACHAREL EM CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Fernando Duboc

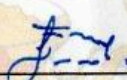
**São Mateus/ES
Setembro/2024**

FOLHA DE APROVAÇÃO

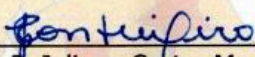
Autor: **Camila Martins Barbosa Santos**

Título: **"Schreckreaktion": da ecologia sensorial à fisiologia comportamental**

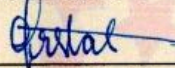
Monografia do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas
Defendida e aprovada em 23/09/2024



Prof. Dr. Luiz Fernando Duboc
Orientador e presidente da Comissão Examinadora



Profª. Drª. Juliana Castro Monteiro Pirovani
Examinador 1



Profª. Drª. Cristiane Alves da Silva do Nascimento
Examinador 2

Epígrafe

Hey, you
Don't tell me there's no hope at all
Together we stand, divided we fall

- Pink Floyd (High Hopes)

Agradecimentos:



No mundo dos peixes podemos ver dois principais estilos de vida social: o solitário e o em cardume. Peixes solitários preferem nadar sozinhos, confiando em suas habilidades individuais para caçar e se proteger. Já os peixes que vivem em cardume se beneficiam do coletivo, combinando habilidades e garantindo um maior progresso. A vida em cardume me possibilitou a realização desse trabalho, onde várias pessoas (que estão ou não na foto) colaboraram de alguma forma para que tudo saísse (ou não) como planejado. Da esquerda para direita na foto: Brenda, você me ajudou a entender muitas coisas no mundo da biologia, além de me apoiar, me escutar e me ajudar nos meus pensamentos criativos; Ao cardume do laboratório do NuPPEC, Alessandra, Yara, Thamires, Ana, Ailin e Gabriel, obrigada por aguentarem as minhas loucuras e surtos ansiosos, não apenas por causa desse trabalho, mas também de toda a vida acadêmica. Vocês deixaram sempre as coisas mais leves e divertidas, compartilhando comigo também conhecimentos que foram essenciais para esse trabalho; Ao meu marido Lucas, obrigada por ficar comigo sempre, desde o início (e antes) da faculdade, me apoiando na vida acadêmica, servindo como uma âncora para quando tudo dava errado e comemorando comigo quando tudo dava certo, me ajudando a superar as dificuldades.

Algumas pessoas que não estão na foto não podem ficar de fora. A minha amiga Ketlyn, obrigada por passar pelo início de tudo comigo, dividindo as dificuldades da vida adulta e acadêmica em momentos tão frágeis e momentos tão alegres. Aos meus pais, Flávio e Renata, obrigada por serem meu suporte nas tristezas e alegrias da vida, me dando o alimento do amor para que eu seja a pessoa que sou hoje. Ao meu orientador Luiz Duboc, obrigada por compartilhar seu conhecimento comigo, me imergindo no mundo dos peixes dulcícolas e em vários outros mundos, mostrando a beleza e grandeza que está por trás da biologia.

Gostaria de expressar minha profunda gratidão a todos vocês, que contribuíram de maneira única para a realização desse trabalho. Sem o empenho, as ideias e o apoio de todos, não teríamos juntos alcançado isso. Agradeço imensamente por estarem ao meu lado, sempre prontos para me ajudar.

Sumário:

| | |
|---------------------------------------------------------------------|-----|
| Lista de Figuras | I |
| Lista de Tabelas | I |
| Resumo | II |
| Abstract | III |
| 1. Introdução | 1 |
| 2. Objetivo Geral | 3 |
| 3. Objetivos Específicos | 3 |
| 4. Metodologia | 4 |
| 5. Resultados | 5 |
| 5.1. A Reação de Alarme em Peixes | 5 |
| 5.2. Distribuição | 6 |
| 5.3. Efeitos comportamentais | 8 |
| 5.4. A Química da SA | 16 |
| 5.5. As Células Claviformes | 18 |
| 5.6. A Evolução da SA | 21 |
| 5.7. Sistema Olfativo dos Teleósteos | 26 |
| 5.8. Sistema Cerebral Aversivo dos Teleósteos | 30 |
| 5.9. Alterações Comportamentais | 34 |
| 6. Discussão | 36 |
| 7. Conclusão | 38 |
| 8. Referências Bibliográficas | 39 |
| Apêndice I | 52 |
| Apêndice II | 53 |

Lista de Figuras:

| | |
|----------------------------------|----|
| Figura 1: | 6 |
| Figura 2: | 9 |
| Figura 3: | 10 |
| Figura 4: | 11 |
| Figura 5: | 12 |
| Figura 6: | 12 |
| Figura 7: | 13 |
| Figura 8: | 17 |
| Figura 9: | 18 |
| Figura 10: | 19 |
| Figura 11: | 19 |
| Figura 12: | 21 |
| Figura 13: | 23 |
| Figura 14: | 25 |
| Figura 15: | 26 |
| Figura 16: | 28 |
| Figura 17: | 30 |
| Figura 18: | 31 |
| Figura 19: | 37 |

Lista de Quadros:

| | |
|---------------------------------|----|
| Quadro 1: | 15 |
|---------------------------------|----|

RESUMO:

A comunicação química é considerada uma das principais formas de coexistência entre espécies, podendo ser usada para diversos fins, como predação e evitação. O sistema de alarme, definido como “*Schreckreaktion*” presente em peixes da superordem Ostariophysi é um exemplo de comunicação química. Foi descoberto por Karl von Frisch, em 1938, utilizando peixes da espécie *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), onde danos epiteliais, geralmente provocados por predadores, gera uma liberação de substância de alarme específica na água, ocasionando comportamentos distintos de alarme em coespecíficos do peixe danificado a fim de evitar a predação. As respostas de alarme variam de acordo com o hábito de vida de cada espécie, e são provocadas por alterações neurocomportamentais através de uma cascata de sinais que vão desde as cavidades nasais até o sistema aversivo no cérebro dos teleósteos. Esse estudo revisou os diferentes assuntos envolvidos no sistema de alarme de peixes, como evolução, química, fisiologia e ecologia, a fim de reunir dados antigos e atuais de forma abrangente. Diferentes questões são abordadas no trabalho, como a evolução altruísta do sistema de alarme, até os diferentes componentes do coquetel da substância de alarme, além de como o sistema se desenvolveu de forma independente. Ao final deste trabalho, podemos perceber que muitas questões ainda permanecem no escuro devido a falta de estudos ou inconsistências do mesmo, algo que se deve ter em mente em pesquisas futuras.

Palavras chave: células claviformes, evolução, sinal de alarme, sistema aversivo, Ostariophysi.

ABSTRACT:

Chemical communication is considered one of the main forms of coexistence among species, serving various purposes such as predation and avoidance. The alarm system, defined as "*Schreckreaktion*" present in fish of the superorder Ostariophysi, is an example of chemical communication. It was discovered by Karl von Frisch in 1938, using fish of the species *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), where epithelial damage, usually caused by predators, leads to the release of a specific alarm substance into the water, resulting in distinct alarm behaviors in conspecifics of the damaged fish to avoid predation. Alarm responses vary according to the life habits of each species and are triggered by neurobehavioral changes through a cascade of signals that extend from the nasal cavities to the aversive system in the brains of teleosts. This study reviewed the different topics involved in the alarm system of fish, such as evolution, chemistry, physiology, and ecology, in order to compile both old and current data comprehensively. Various issues are addressed in the work, such as the altruistic evolution of the alarm system, the different components of the alarm substance cocktail, and how the system developed independently. At the end of this work, we can see that many questions remain unanswered due to a lack of studies or inconsistencies in existing research, something to keep in mind for future investigations.

Keywords: clavate cells, evolution, alarm signal, aversive system, Ostariophysi.

1. Introdução:

A comunicação é parte fundamental da vida em sociedade em diferentes instâncias do reino animal. A comunicação pode ser utilizada para diversos fins, como a reprodução, a defesa territorial, a busca por alimento e a evitação de predadores. Essas trocas de informações entre os animais podem se dar de várias formas ([SMITH, 1992](#)) ocorrendo através de vias sonoras, visuais, olfativas, gustativas, químicas, eletromagnéticas, através da linha lateral, feromônios, alomônios, cairomônios, ondas de temperatura, etc ([VOLPATO et al., 2006](#); [DUBOC, 2007](#)). Cada via está relacionada com o hábito de vida e a filogenia de cada animal, e pode ser alterada ao longo do desenvolvimento de um indivíduo ([VOLPATO et al., 2006](#)).

A comunicação química é uma das formas de comunicação mais comuns, tornando-se um fator-chave da coexistência de espécies. Ocorre por meio da liberação de substâncias químicas, como feromônios, que são detectadas pelos receptores olfativos dos animais. Esses sinais geralmente consistem em misturas de moléculas com propriedades distintas, combinando compostos voláteis mais leves e compostos não-voláteis mais estáveis e pesados ([MANGIACOTTI et al., 2023b](#)).

Nos invertebrados, esse tipo de comunicação desempenha um papel direto no acasalamento, busca por alimentos, agregação, evitação e localização e captura de presas ([SALMON et al., 2019](#)). Alguns invertebrados apresentam reações de alarme através de feromônios quando são expostos a um predador ou se sentem ameaçados. Entre eles podemos citar algumas espécies da classe Collembola, onde os feromônios são emitidos após a ruptura da cutícula por um predador ([SALMON et al., 2019](#)). Podemos observar algo semelhante em abelhas da espécie *Trigona silvestriana* (Vachal, 1908), onde um feromônio de alarme encontrado em glândulas mandibulares na

cabeça de operárias mortas leva a um comportamento de ataque contra possíveis predadores perto de seu ninho ([JOHNSON et al., 1985](#)). Diferentes outros comportamentos como de evitação ou ataque são desencadeados, variando entre os grupos taxonômicos, podendo ser agregativo ou dispensor ([NEGRI, 2004](#)).

Em vertebrados, os principais estudos a respeito da comunicação giram em torno de estímulos visuais e acústicos, enquanto estudos a respeito da transmissão de sinais químicos têm sido negligenciados, os quais são mais aprofundados em invertebrados, gerando informações importantes a respeito de comportamento sociais e sexuais ([GARCÍA-ROA et al., 2018](#)). Quando se trata de comunicação química em vertebrados podemos observar diversos exemplos, incluindo o comportamento de evitação, que muitas vezes são complementados por outros estímulos.

Espécies de presas usam os sinais químicos para detectar predadores coevoluídos, a fim de responder de forma eficaz e evitar predação. Os sinais químicos deixados pelos predadores persistem por algum tempo na natureza, indicando sua presença ([ÜNLÜ et al., 2020](#)). Em situações de convivência em bando, os sinais químicos que alertam as presas podem ser emitidos pelas mesmas, uma forma de alertar os demais da presença de um predador.

Em ambientes terrestres, a volatilidade desempenha um importante papel, onde compostos mais leves se dissipam mais rapidamente, além de terem um alcance maior ([MANGIACOTTI et al., 2023a](#)). O meio aquático é um ambiente propício para a comunicação química, pois fatores químicos podem se dissolver facilmente na água ([HARA, 1994](#)), além disso, as informações visuais e auditivas tendem a atenuar rapidamente através da água, fazendo com que sinais químicos sejam cruciais ([MACKENZIE et al., 2016](#)). As reações de alarme a substâncias químicas diluídas na água podem estar presentes desde anêmonas (Anthozoa) até sapos (Amphibia) ([SMITH, 1992](#)).

Nos peixes, a comunicação química pode ocorrer de formas e com objetivos variados, como feromônios reprodutivos e sexuais, e substância de alarme. No caso das reações de alarme dos peixes, podemos observar de

forma mais comum a do tipo “*Schreckreaktion*”¹ onde uma substância química envolvida é sintetizada e armazenada em células epidérmicas específicas e emitida pelas próprias presas de forma não voluntária, sempre ocorrendo durante um ataque de predador. Nos peixes, esse tipo de reação de alarme, assim como a presença das células específicas e da substância ocorre de forma exclusiva na superordem Ostariophysi, com alguns tipos de reações semelhantes em perciformes e poeciliídeos, porém com morfologia e comportamentos diferentes.

Este estudo revisou diversos assuntos em volta da reação do tipo “*Schreakreaktion*”. É esperado que se possa reunir dados oportunos que possam vir a ser úteis em estudos de ecologia, análise ambiental, evolução e sistemática, definindo melhor os comportamentos presa-predador de diferentes grupos.

2. Objetivo Geral:

O objetivo principal estabilizado é revisar de forma ampla os assuntos envolvidos na reação de alarme dos peixes Ostariophysi, de forma a utilizar referências clássicas e atuais, mesclando uma gama de conhecimentos adquiridos ao longo dos anos.

3. Objetivos Específicos:

- Encontrar as referências clássicas escritas entre os anos 30’ e 80’ através do Periódicos Capes;
- Separar os artigos através do título e resumo;
- Definir os tópicos através dos artigos encontrados;
- Pesquisar cada tópico para obter artigos antigos e atuais que forneçam as devidas informações;
- Separar os artigos através do título e resumo;
- Transcrever as informação mais relevantes de cada tópico;

¹ Denominação do alemão “schreck” (susto) e “reaktion” (reação).

- Compilar as informações e comparar o foco dos estudos através dos anos.

4. Metodologia:

Os artigos usados para a revisão foram buscados através do Periódicos Capes, inicialmente usando a palavra “*Schreckreaktion*” para buscar os artigos clássicos, dos anos 30’ aos anos 80’. Usando esses artigos como base, foram separados os assuntos diversos que eram citados, como a evolução, histologia, química e distribuição.

Após a separação de assuntos, eles foram pesquisados de forma independente, usando palavras chaves como “substância de alarme em teleósteos”, “células *club*”, “células claviformes”, “evolução da *Schreckreaktion*” e “sistema aversivo em peixes”. Foram separados artigos de pesquisas experimentais e de revisão, tentando filtrar artigos escritos entre 2010 e 2024.

Usando esses últimos resultados de pesquisa, referências foram separadas de acordo com partes citadas nos artigos e os títulos foram pesquisados na plataforma do Periódicos Capes, Google Acadêmico e Sci-Hub. Os últimos artigos pesquisados foram escritos em diferentes períodos, sendo o mais antigo escrito em 1941 e o último em 2024.

Todas as espécies citadas neste trabalho tiveram os nomes revisados e um quadro foi feito para comparar os nomes atuais e como eles eram quando foram citados nos trabalhos originais ([apêndice 1](#)).

5. Resultados:

5.1: A Reação de Alarme em Peixes:

Karl von Frisch ([FRISCH, 1938](#)), conhecido pela descrição da dança das abelhas, foi o primeiro a demonstrar a reação de alarme do tipo “*Schreckreaktion*” (denominada em alemão) ou “RA” em peixes da espécie *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Cyprinidae). Essa reação ocorre quando, após o ataque de um predador, a lesão cutânea provoca o rompimento da membrana citoplasmática, liberando na água a Substância de Alarme dos coespecíficos (“*Schreckstoff*” ou “SA”). Essa substância é produzida e armazenada em Células de Substância de Alarme em forma de clava presentes na epiderme de peixes da superordem Ostariophysi (“*Schreckstoffzellen*” ou “CSA”), provocando uma reação de alarme coespecífica ou interespecífica em espécies aparentadas ([PFEIFFER, 1977](#); [SMITH, 1992](#)).

Alguns estudos demonstraram que a reação de alarme não se limita apenas a peixes de cardume, porém se limita a alguns grupos taxonômicos ([SCHUTZ, 1956](#); [PFEIFFER, 1977](#)). Apesar disso, por ser necessário pelo menos dois peixes da mesma espécie ou filogeneticamente próximos para que ocorra reação de alarme com a liberação da substância, essa situação é mais observada em cardumes.

A SA é reconhecida através de receptores neurais presentes no tecido epitelial dos canais olfativos de coespecíficos do peixe ferido ([RODRIGUES et al., 2023](#)), desencadeando um comportamento de susto provocado por sinais cerebrais de aversão, o qual é iniciado quimicamente, onde outros peixes do cardume são alertados visualmente ([FRISCH, 1941](#); [VERHEIJEN, 1956](#)). Uma sequência de vários eventos pode ser desencadeada após o encontro da presa com o predador ([figura 1](#)), que podem ocasionar na sobrevivência ou morte da presa. De qualquer modo, o alerta provocado por esse sistema auxilia na sobrevivência do cardume, evitando um possível encontro com o predador.

De uma forma geral, o sistema de alarme pode ser definido como um “estímulo parcial de predador” ([DIELENBERG & MCGREGOR, 2006](#)), já que de fato não indica com precisão a presença de um predador, provocando uma reação que pode diminuir uma possível captura.

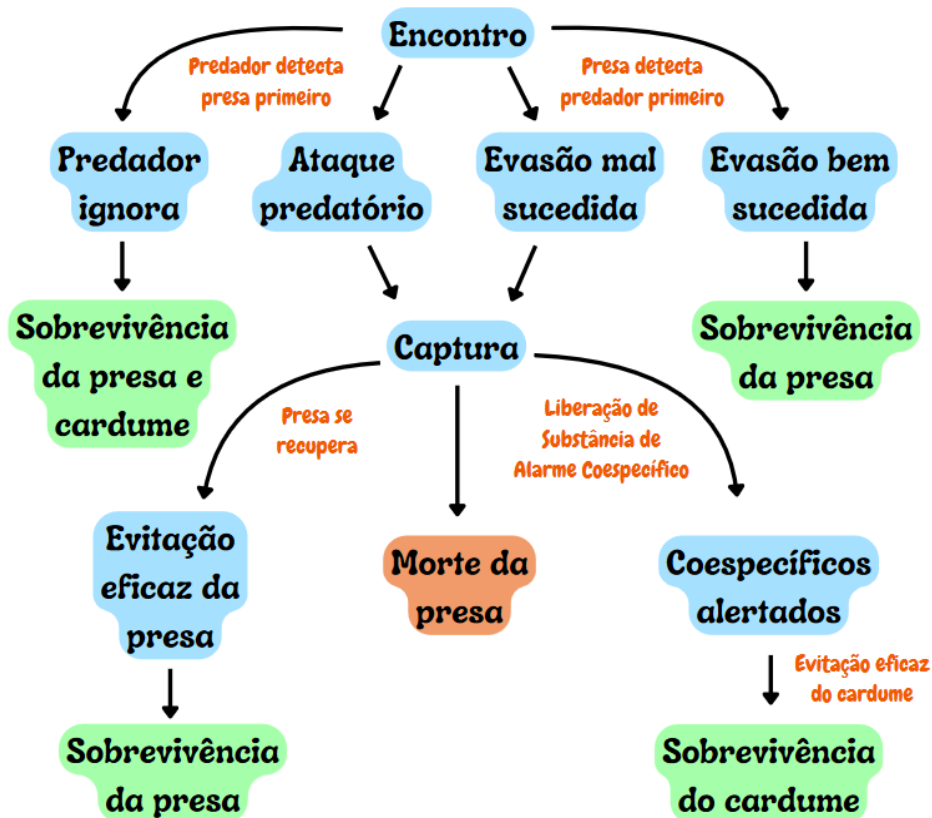


Figura 1: Fluxograma adaptado de [SMITH \(1992\)](#) representando uma situação pós encontro entre a presa e o predador. No primeiro caso o predador detecta a presa primeiro, o que pode ocasionar em uma situação em que ele ignora a presa, garantindo a sobrevivência da presa e do cardume, ou, ele parte para um ataque predatório, causando lesão na presa. Na segunda situação, a presa detecta o predador primeiro, o que pode ocasionar em uma evasão bem sucedida e sobrevivência da presa ou uma evasão mal sucedida e lesão da mesma. A lesão provoca a emissão de um sinal químico da presa para o cardume coespecífico, garantindo a sobrevivência do cardume. A presa no entanto pode se recuperar e sobreviver junto com o cardume ou não se recuperar e ser predada.

5.2: Distribuição:

O sistema de alarme do tipo “*Schreckreaktion*” é mediado por três fatores, as células claviformes (CSA), a reação e a substância (SA), e são características exclusivas dos teleósteos da superordem Ostariophysii ([FINK & FINK, 1981](#); [SMITH 1992](#)).

Comportamentos similares já foram observados em algumas espécies de Perciformes, como por exemplo *Etheostoma exile* (Girard, 1859) ([SMITH,](#)

[1992](#)) e *Oreochromis niloticus* (Linnaeus 1758) ([SANCHES et al., 2015](#); [SILVA et al., 2015](#)), sugerindo uma evolução independente, em diferentes grupos, de resposta semelhante, mas com diferenças morfológicas, químicas e comportamentais ([apêndice 2](#)).

Alguns poeciliídeos também demonstram uma reação semelhante à RA quando expostos a pedaços de pele de coespecíficos, mesmo que as CSA não tenham sido identificadas no grupo ([PFEIFFER, 1977](#)). Uma possível explicação para essa reação seria a presença de sangue ou outro extrato presente na pele dos indivíduos, já que algumas vezes a pele retirada vem acompanhada de diferentes substâncias que estão ali presentes, demonstrando que outras substâncias podem desencadear reações em outros grupos ([MAXIMINO et al., 2018](#)).

Reações de medo similares também foram relatadas em alguns exemplares da superordem Acanthopterygii em alguns estudos, mesmo que esses não possuam CSA, mas existem outros resultados contraditórios ([PFEIFFER, 1977](#)). Portanto, podemos observar respostas de alarme sem CSA em teleósteos não pertencentes à superordem Ostariophysii. Células semelhantes às CSA já foram relatadas em peixes da superordem Osmeromorpha, como é o caso do *Galaxias attenuatus* (Jenyns, 1842) ([SMITH, 1977](#)).

Os Ostariophysii compreendem 28% das espécies válidas de peixes do mundo e 68% de todos os peixes de água doce, somando ao todo cerca de 36000 espécies ([FRICKE & FONG, 2024](#)). Por sua imensa maioria de espécies ser predominantemente continental, estudos a respeito da RA são menos frequentes em peixes marinhos, carecendo de informações. Células claviformes já foram observadas em Siluriformes marinhos, como *Ariopsis felis* (Linnaeus 1766) ([SMITH, 2000](#)) e *Arius bilineatus* (Valenciennes, 1840) ([AL-BANAW et al., 2009](#)).

Alguns experimentos com reações de alarme já foram realizados em peixes marinhos, algumas sem um resultado esperado. Entre eles podemos citar os realizados entre 1957 e 1959 com 66 espécies de peixes marinhos,

onde não houve registro de reação, sendo que nenhum deles pertencia à superordem Ostariophysi ([PFEIFFER, 1960](#)). Porém, em um outro experimento, o ciprinídeo marinho japonês *Pseudaspius hakonensis* (Günther, 1877) esboçou a reação de alarme ([PFEIFFER, 1960](#)). Em outro experimento, o bagre *Ariopsis felis* (Linnaeus 1766) mostrou um aumento do ritmo de natação quando exposto a extrato de pele de coespecífico ([SMITH, 2000](#)), mostrando uma possibilidade tanto em água salgada quanto em água doce.

5.3: Efeitos comportamentais:

A presença de SA aumenta diversos comportamentos antipredatórios durante a liberação da substância, e na natureza essas respostas das presas aos predadores está relacionada com seus hábitos de vida ([PFEIFFER, 1977](#)) e algumas reações distintas podem ser observadas em peixes expostos a SA, que pode ser de forma imediata ou duradouras. [VALENTINCIC & CAPRIO \(1994\)](#) classificaram as respostas de RA dos Ostariophysi em dois componentes, sendo: A) resposta de pânico, onde ocorre uma natação rápida e errática; e B) resposta de alerta, onde ocorre imobilidade por um período longo ([SCHUTZ, 1956](#); [PFEIFFER, 1963a](#); [DUBOC, 2007](#)).

Algumas espécies podem exibir comportamentos imediatos após a exposição a SA ([tabela 1](#)), como o de agregação na superfície, ocasionando também em saltos para fora da água, como *Esomus lineatus* (Ahl, 1923) ([SCHUTZ, 1956](#)), de forma semelhante ao peixe amazônico *Carnegiella strigata* (Günther, 1864) ([PFEIFFER, 1977](#)) ([figura 2](#)), assim como agregação e permanência no fundo, ([PFEIFFER, 1963b](#); [PFEIFFER, 1963c](#)) como podemos observar no caso de *Mimagoniates lateralis* (Nichols, 1913) e *Mimagoniates microlepis* (Steindachner, 1876) ([DUBOC, 2007](#)) ([figura 3](#)). Porém outras reações também podem ser observadas como luta defensiva e evitação do local-origem da SA, formação de cardume ou busca por refúgio ([MAXIMINO et al., 2018](#)).

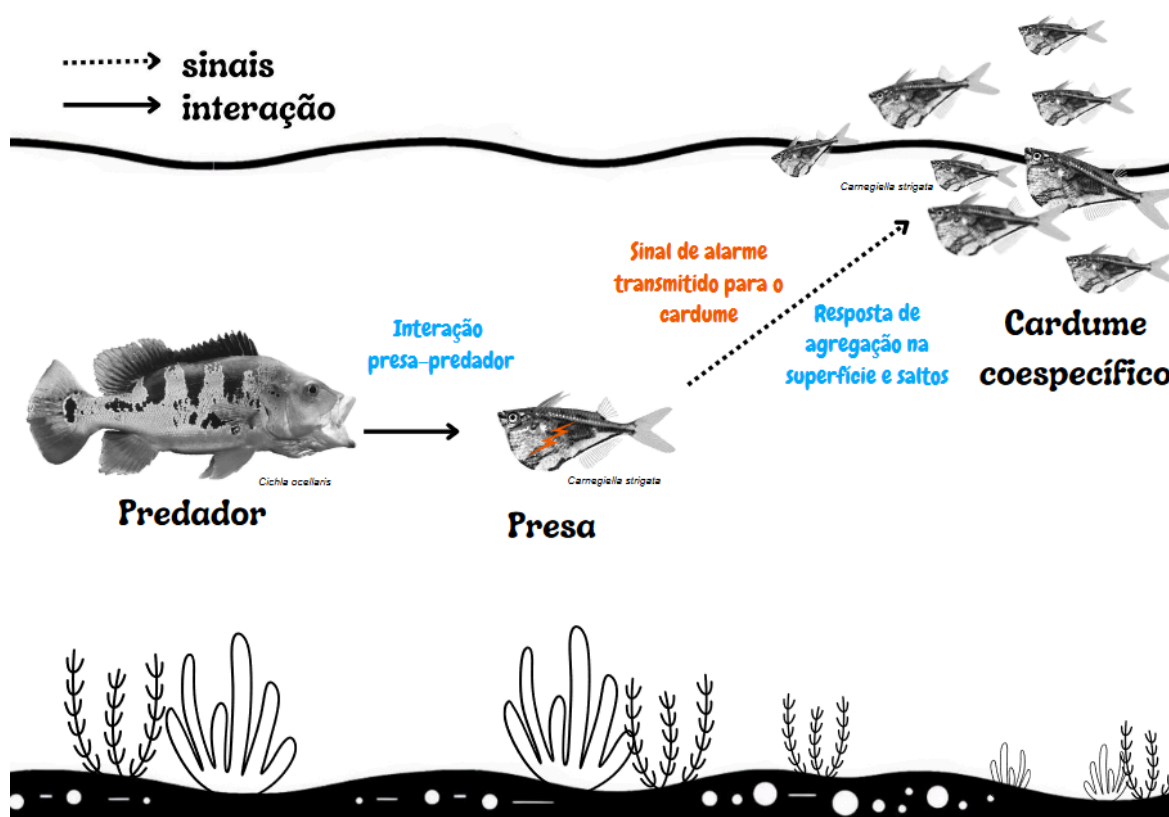


Figura 2: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de alarme de agregação do cardume no topo, ocasionando em saltos para fora da água. Fonte: próprio autor.

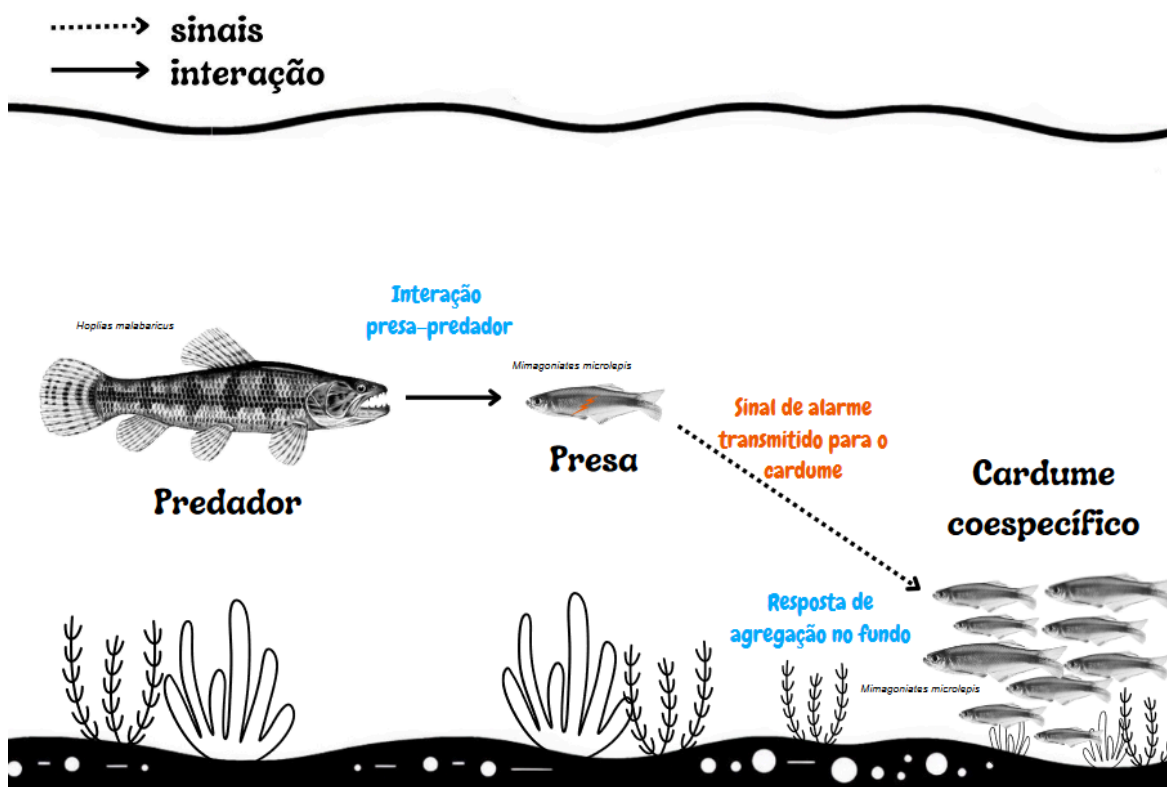


Figura 3: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de alarme de agregação do cardume no fundo. Fonte: próprio autor.

Os indivíduos da espécie *Phoxinus phoxinus* observados por von Frisch apresentavam uma reação de pânico e nado rápido em direção a algum esconderijo, evitando o local da fonte da substância, assim como o bagre marinho *Ariopsis felis* (Linnaeus 1766) (SMITH, 2000) e o “fathead minnow” *Pimephales promelas* (Rafinesque, 1820) (LAWRENCE & SMITH, 1989) (figura 4), enquanto outros ciprinídeos, como o *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) (figura 5) e *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) mostram um comportamento incomum de natação com a cabeça contra o fundo, deixando o corpo em um ângulo de aproximadamente 60° (PFEIFFER, 1963c; DOVING & LASTEIN, 2009).

Em *Danio rerio* (Hamilton, 1822) o comportamento de nado errático é similar, ocorrendo um aumento dos movimentos e de saltos, além de permanência no fundo e ocasionalmente comportamento de congelamento (PARRA *et al.*, 2009). Apesar do *Danio rerio* demonstrar congelamento quando exposto a SA, esse comportamento é diminuído quando se tem uma visão

maior e acesso olfativo a coespecíficos ([FAUSTINO et al., 2017](#)). O ato de congelamento pode estar relacionado algumas vezes com a aparência do peixe e sua coloração, como é o caso do “longnose sucker” *Catostomus catostomus* (Forster, 1773) ([figura 6](#)), do “stone loach” *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) e do gobídeo *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758), que possuem uma coloração marrom e cinza semelhante a do fundo do local em que vivem ([PFEIFFER, 1963c](#); [SMITH, 1977](#)).

Uma reação um tanto quanto inusitada é a liberação de bolhas, algo que se pode observar em *Pimephales promelas* ([figura 7](#)), *Catostomus commersonii* (Lacépède, 1803) e *Phoxinus phoxinus* ([VERHEIJEN, 1963](#)).

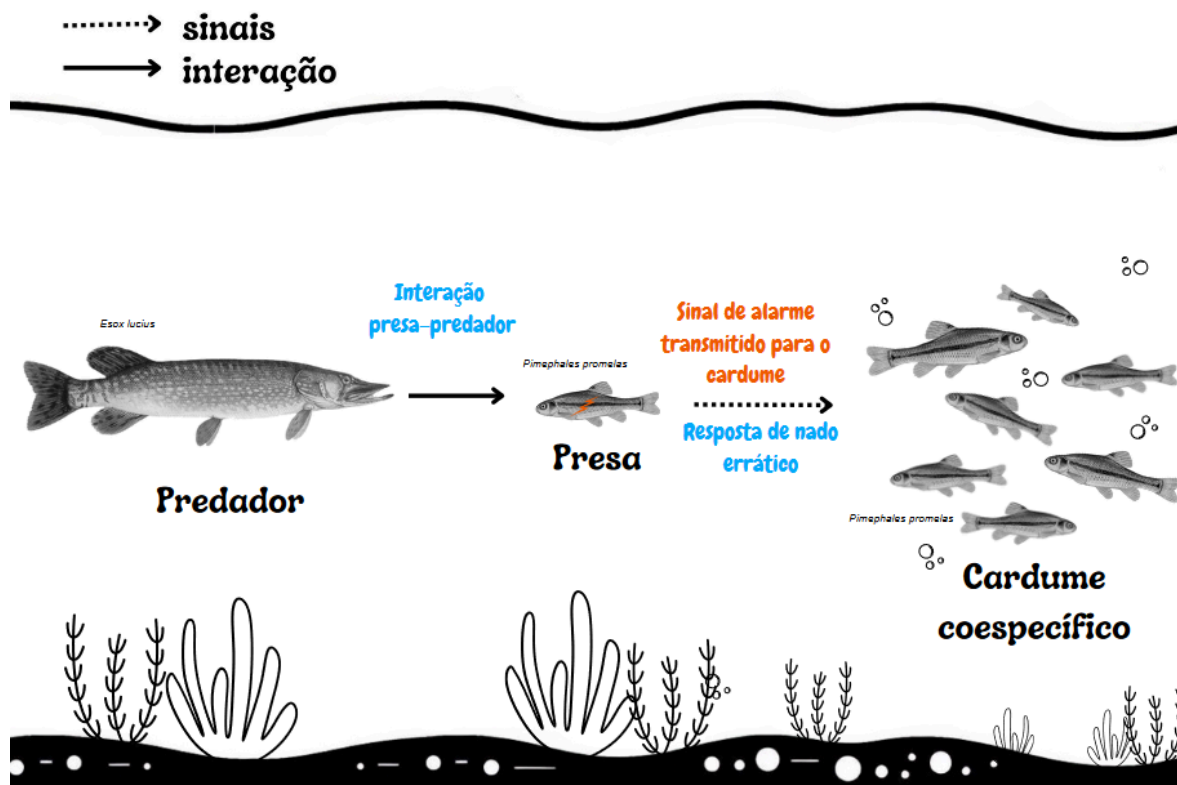


Figura 4: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de alarme de nado errático pelo cardume. Fonte: próprio autor.

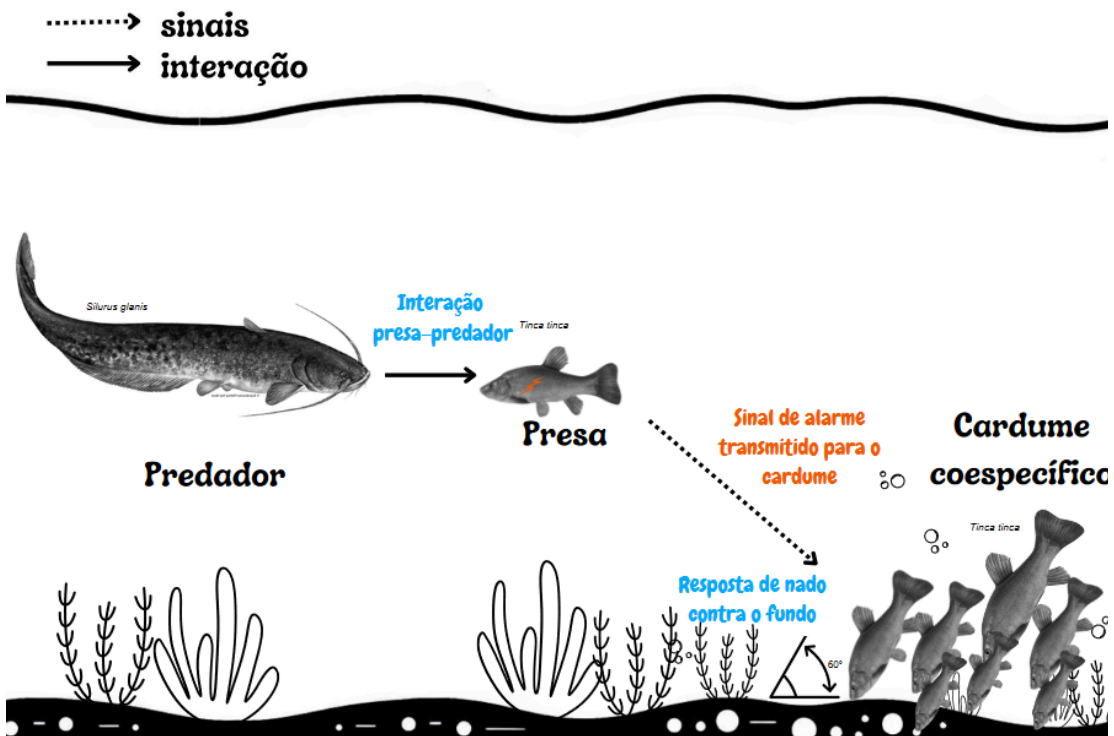


Figura 5: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de alarme de nado contra o fundo pelo cardume. Fonte: próprio autor.

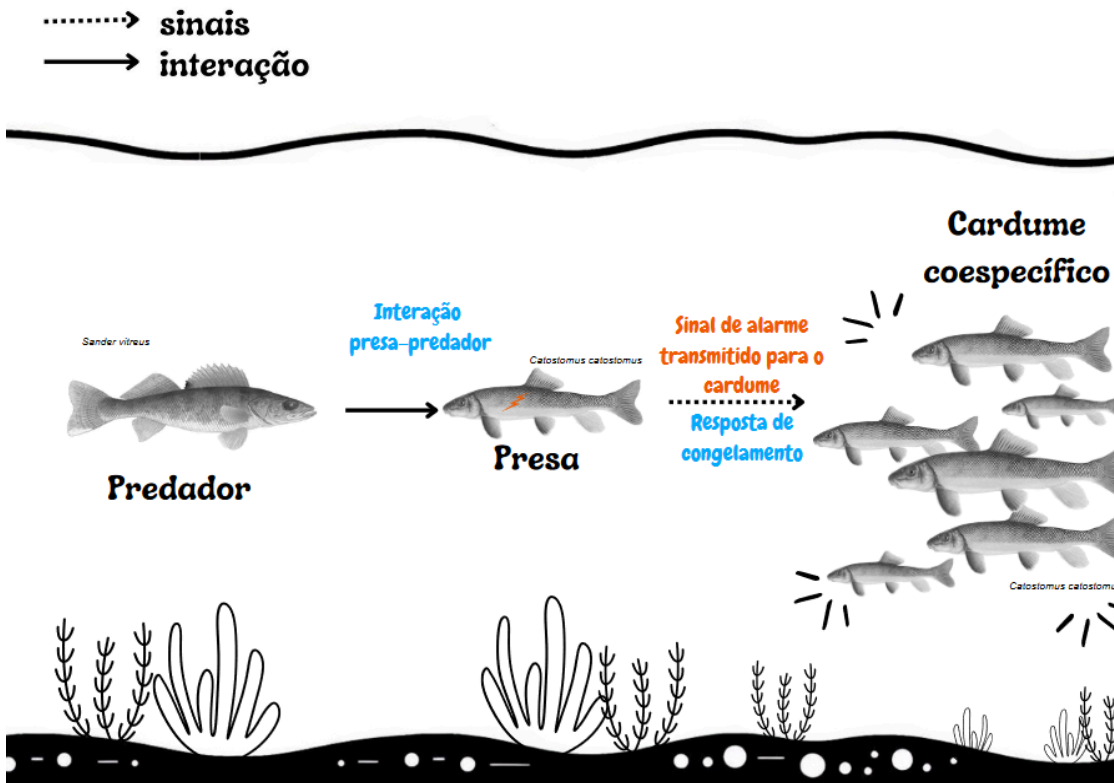


Figura 6: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de alarme de congelamento do cardume. Fonte: próprio autor.

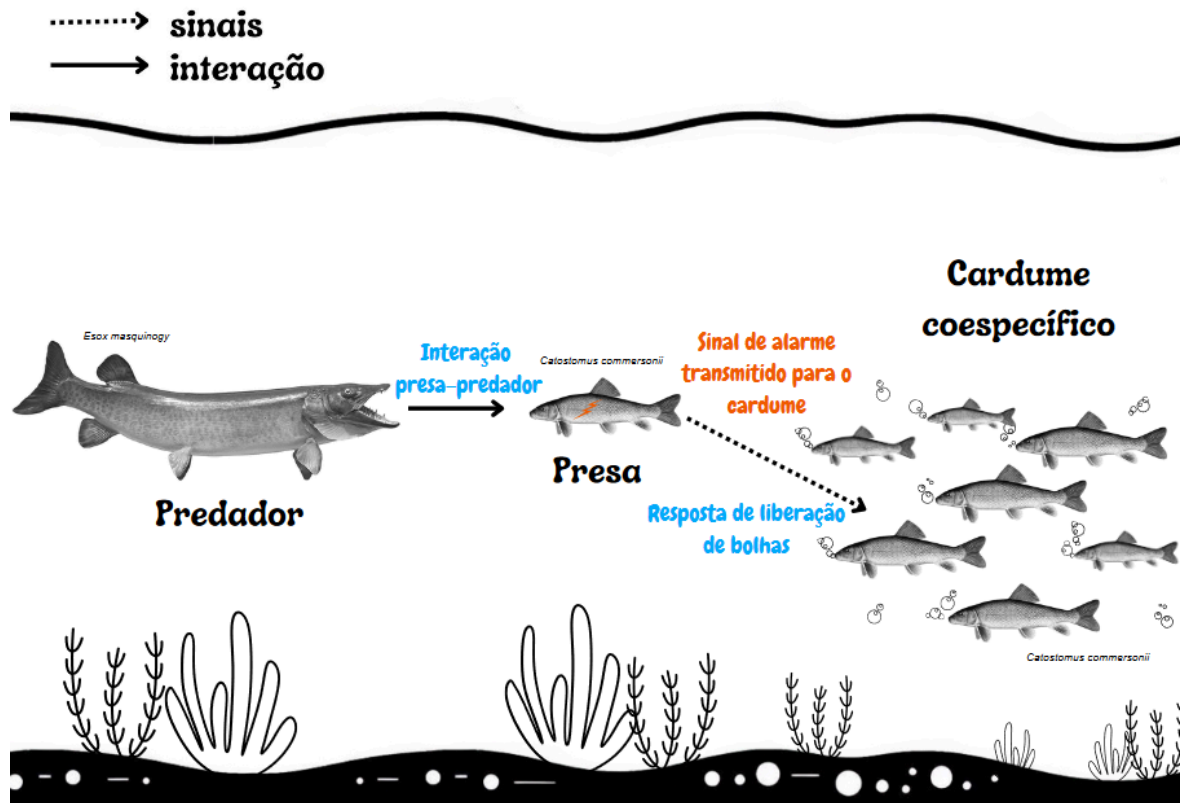


Figura 7: Esquema ilustrativo representando uma situação de alarme envolvendo presa e predador. Após a lesão cutânea, um sinal é emitido pela presa, provocando uma reação de liberação de bolhas pelo cardume. Fonte: próprio autor.

As reações ocorrem de forma variada, onde cada espécie pode mostrar um comportamento diferente. Esses comportamentos específicos também podem estar relacionados com o habitat de cada indivíduo. Esse é o caso dos paulistinhas *Danio rerio*, que habitam riachos de corrente lenta e ricos em sedimentos, onde seu comportamento de nado errático no fundo pode levantar uma poeira na água devido ao movimento dos detritos, comportamento este observado mesmo em aquários (PARRA *et al.*, 2009).

Algumas respostas podem ser consideradas duradouras, como o aumento da vigilância e prontidão para fuga, além da memória dos peixes também ser afetada com a experiência provocada pela presença de SA

associada com um predador, provocando uma sensibilização a estímulos, como mudanças no ambiente e presença de predadores e aumentando respostas antipredatórias ([PFEIFFER, 1977](#); [CHIVERS & SMITH, 1994](#); [HALL & SUBOSKI, 1995](#); [MAXIMINO *et al.*, 2018](#)), funcionando como um sistema de aprendizagem para os peixes.

Durante a evolução, alguns Ostariophysi podem ter perdido alguns dos componentes do sistema de alarme, como: A) peixes que possuem substância, porém não possuem reação; ou B) peixes que não possuem nem a substância e nem a reação ([PFEIFFER, 1977](#)). Um exemplo é o caso das piranhas, nas quais a RA é inexistente por não possuírem predadores, sendo a substância de alarme liberada de forma acidental durante o frenesi alimentar das mesmas ([SMITH, 1977](#)).

Algumas características repetidas podem ser observadas em peixes que possuem sistema de alarme incompleto, onde geralmente são predadores, cavernícolas, noturnos, elétricos ou solitários, tendo estilos de vida relativamente especializados ([PFEIFFER, 1977](#); [SMITH, 2000](#)). Peixes cegos podem não possuir RA, uma vez que a reação é um estímulo iniciado de forma química, mas que se espalha de forma visual ([SMITH, 1977](#)). Importante ressaltar que a RA ocorre de forma diferente entre espécies distintas, porém aparentadas. Sendo assim, a intensidade de reação é inversamente proporcional à distância filogenética entre as espécies, onde a RA pode sugerir uma melhor compreensão de parentescos de grupos (DUBOC, 1991).

Quadro: 1: Alterações comportamentais de reações de alarme em diferentes espécies citadas neste trabalho e as respectivas literaturas. Fonte: próprio autor.

| Comportamento | Espécies | Literatura |
|----------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
| Agregação na superfície e saltos | <i>Esomus lineatus</i> (Ahl, 1923) <i>Carnegiella strigata</i> (Günter, 1864) | SCHUTZ, (1956) PFEIFFER, (1963c) |
| Agregação no fundo | <i>Mimegonistes lateralis</i> (Nichols, 1913) <i>Mimegonistes microlepis</i> (Steindachner, 1876) <i>Danio rerio</i> (Hamilton, 1822) | DUBOC, (2007) DUBOC, (2007) PARRA et al., (2009) |
| Nado errático | <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Pimephales promelas</i> (Rafinesque, 1820) <i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus 1766) <i>Danio rerio</i> (Hamilton, 1822) | FRISCH, (1941a) LAWRENCE & SMITH (1989) SMITH, (2000) PARRA et al., (2009) |
| Nado contra o fundo | <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) <i>Ceressius cerassius</i> (Linnaeus, 1758) | PFEIFFER, (1963c) PFEIFFER, (1963c) |
| Congelamento | <i>Catostomus catostomus</i> (Forster, 1773) <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) <i>Danio rerio</i> (Hamilton, 1822) | SMITH, (1977) SMITH, (1977) SMITH, (1977) PARRA et al., (2009) |
| Liberação de bolhas | <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Catostomus commersonii</i> (Lacépède, 1803) <i>Pimephales promelas</i> (Rafinesque, 1820) | VERHEIJEN, (1962) VERHEIJEN, (1962) VERHEIJEN, (1962) |

De uma forma geral, os comportamentos observados em diferentes espécies podem ser inconsistentes, uma vez que os estudos não seguem um mesmo padrão e podem ocorrer variações, como a concentração da SA, se foi extraída diretamente do peixe ou se foi usada uma substância sintética, ou se os peixes são testados sozinhos ou acompanhados de cardume.

5.4: A Química da SA:

Pouco se sabe sobre a composição da Substância de Alarme. [HÜTEL \(1941\)](#) foi o primeiro a identificar as propriedades químicas da SA produzida pelas Células de Substância de Alarme, determinando que a substância possui componentes principais semelhantes a pterina ou purina. Após concentrar a SA a partir de 26,6 kg de pele fresca de ciprinídeos, [HÜTEL & SPRENGLING \(1943\)](#) definiram a fórmula química da substância de alarme como $C_7H_8O_3N_4$, porém a substância se mostrou ineficiente, não provocando reações nos ciprinídeos europeus.

Posteriormente, [WIN \(2000\)](#) estudou a natureza química da substância em *Devario malabaricus* (Jerdon, 1849) onde foram obtidos e identificados 3 mg da substância isolada como 7-hidroxibiopterina ($C_9H_{11}O_4N_5$) ([figura 8](#)), que se mostrou eficiente em uma concentração de 5 ml de uma solução de 0,4 μ M em um aquário de 20 L. Foi proposto que qualquer composto com um grupo funcional de óxido de nitrogênio pode provocar uma sinalização potencial, sendo um componente significativo da SA ([BROWN et al., 2000](#)), podendo, então, a substância de alarme ser um coquetel de compostos aromáticos, que têm em comum um óxido de nitrogênio como grupo funcional.

Alguns experimentos realizados apontam uma substância em comum em diferentes peixes da superordem Ostariophysi, sendo a hipoxantina-3(N)-óxido (H_3NO) com esqueleto de purina e um grupo funcional de óxido de nitrogênio na terceira posição, a qual pode estimular uma reação

não completa em *Danio rerio* (PARRA *et al.*, 2009). Junto a H₃NO, a piridina-N-óxido (PNO) (figura 8) também provocou uma reação significativa em *Pimephales promelas* e *Chrosomus neogaeus* (Cope, 1867) fortalecendo a ideia de que essas possam ser os principais componentes ou alguns dos do coquetel que forma a SA (BROWN *et al.*, 2000; DOVING & LASTEIN, 2009).

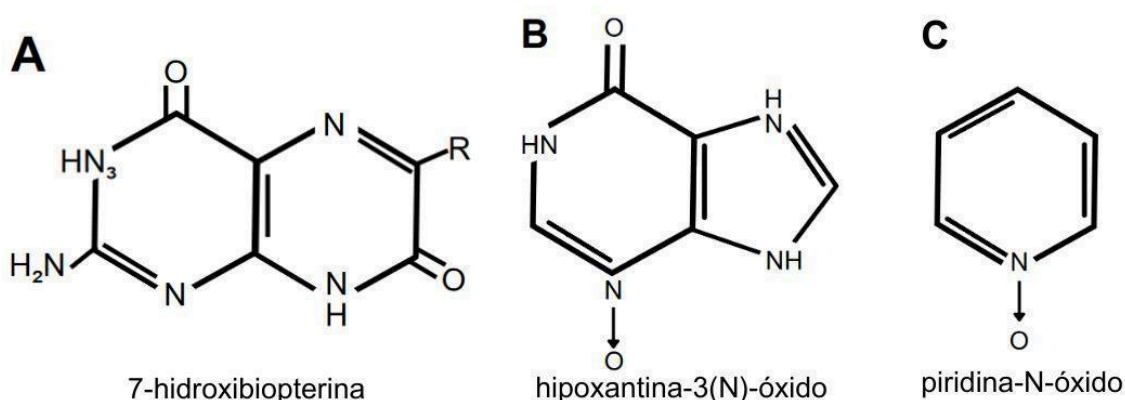


Figura 8: Esquema representando algumas possíveis substâncias presentes na SA, sendo 7-hidroxibiopterina (A), hipoxantina-3(N)-óxido (B) e piridina-N-óxido (C). Fonte: próprio autor.

Outros compostos também podem ser levados em consideração quando se trata de detectar o coquetel da SA, como a hipoxantina-3(N)-óxido (H₃NO) junto com o glicosaminoglicano (GAG) condroitina de tubarão (shark CS) e ácido glicólico (GCA), uma vez que as condroitinas ativam o bulbo olfativo assim como os extratos de pele dos peixes, desencadeando um sinal químico em um circuito específico do cérebro (MATHURU *et al.*, 2012) (figura 9), o que será tratado mais adiante neste trabalho. LI, *et al.* (2024) apontaram outras duas possíveis composições para a substância de alarme a partir de extratos de pele de *Danio rerio*, sendo essas 5 α -daniol sulfato (5DS) e 5 α -ciprinol (5CS), que provocaram um comportamento de alarme completo nos paulistinhas.

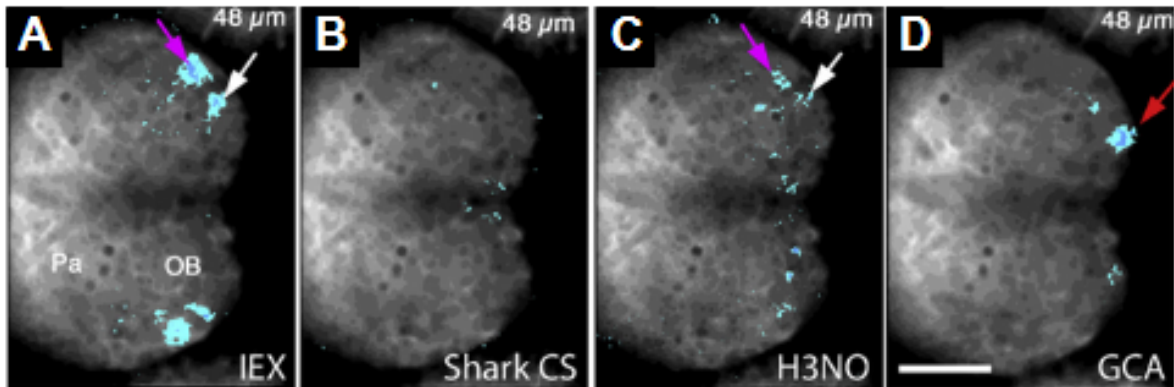


Figura 9: Resposta do bulbo olfatório de *Danio rerio* a diferentes substâncias. Fonte: [MATHURU et al. \(2012\)](#). Escala de tamanho: 48 µm. No trabalho de [MATHURU et al. \(2012\)](#), foram testadas como algumas substâncias afetam a atividade do bulbo olfatório e do pálio em *Danio rerio*. Na imagem podemos observar quatro compostos que geraram respostas do bulbo olfatório após estimulação, sendo esse: (A) extrato de pele parcialmente purificado de *Danio rerio*, (B) sulfato de condroitina purificado obtido de cartilagem de tubarão, (C) hipoxantina-3(N)-óxido (H_3NO) e (D) o ácido glicólico.

5.5: As Células Claviformes:

Entre os Ostariophysi a RA ocorre a partir das CSA, também chamadas de claviformes, localizadas na epiderme, que armazenam e sintetizam a SA ([PFEIFFER, 1977](#); [LAWRENCE & SMITH, 1989](#)). Identificadas por [PFEIFFER \(1960\)](#), as CSA, por estarem localizadas na região média da epiderme ([figura 10](#)) ([AL-BANAW et al., 2009](#)), a camada de tecido que possui contato direto com a superfície, é uma das primeiras células a serem danificadas em um ataque de predador. Além das CSA, podemos encontrar também outros três tipos de células em peixes da superordem Ostariophysi, sendo elas as epidermais, as mucosas e as granulares ([figura 10](#)) ([DAMASCENO et al., 2012](#)). A substância presente nas CSA não pode ser liberada de forma voluntária, sendo necessário o rompimento da célula ([CHIVERS et al., 2007](#)).

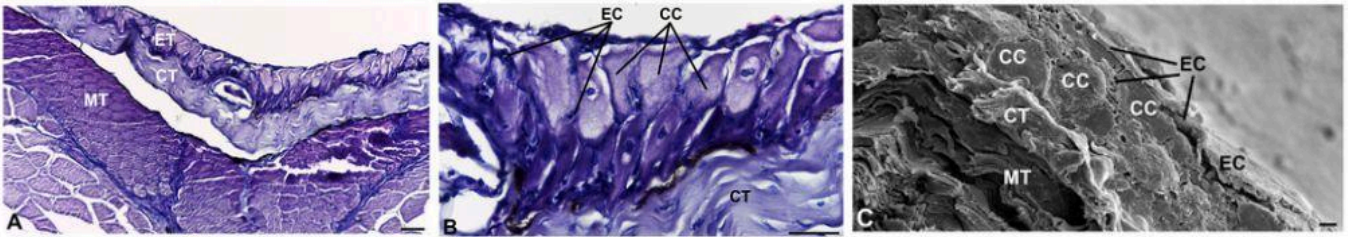


Figura 10: Micrografia de luz (A e B) e varredura (C) do tegumento de *Pimelodella lasteristriga*. Fonte: [DAMASCENO et al., 2012](#). A: Tecido epitelial (ET), tecido conjuntivo (CT) e tecido muscular esquelético (MT). B: Tecido epitelial composto por células epidérmicas (EC) e células claviformes (CC). C: Tecido epitelial com células epidérmicas (EC) e células claviformes (CC), tecido conjuntivo (CT) e tecido muscular esquelético (MT). Escala de tamanho:: 25 μm (A); 15 μm (B) e 20 μm (C).

As CSA possuem um tamanho semelhante às das células mucosas (figura 10), um outro tipo de célula secretora, porém estas se diferem pelo fato das células de muco possuírem poros e núcleos achatados, enquanto as CSA possuem núcleos centrais com formatos irregulares e ausência de abertura nas células, impossibilitando a liberação voluntária de seu conteúdo ([SMITH, 1977](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)) (figura 11). As CSA estão presentes na epiderme de várias partes do corpo do peixe, e contêm o citoplasma preenchido pela substância que será secretada ([SMITH, 1977](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)). Entretanto, além da ação antipredatória, funções distintas parecem ser associadas a elas, como função feromonal, uma vez que serotonina já foi encontrada nas CSA ([ZACCONE et al., 1990](#)), além de condroitina e queratina, sugerindo uma função cicatrizante em tecidos danificados ([IGER & ABRAHAM, 1990](#); [AL-BANAW et al., 2009](#)). Podemos atribuir ainda uma possível função imunológica às células claviformes, onde alguns autores associam como a função original das CSA ([SMITH, 1992](#); [CHIVERS et al., 2007](#)). Essa teoria será abordada mais adiante nesse trabalho.

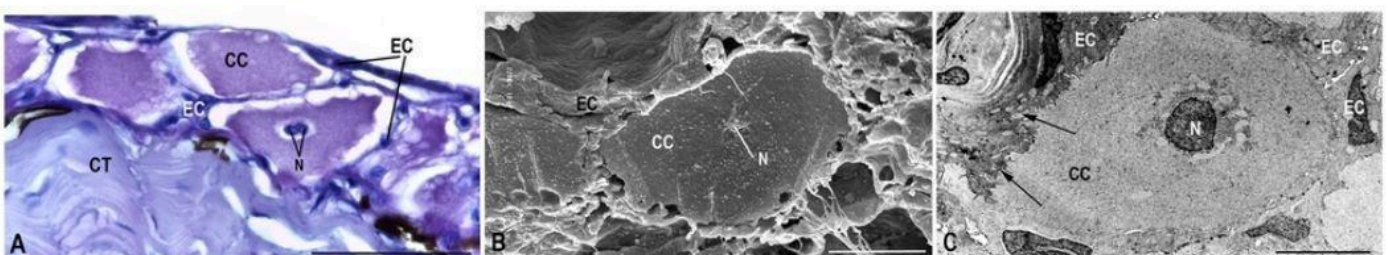


Figura 11: Micrografias de luz (A), varredura (B) e transmissão (C) da epiderme de *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823) com ênfase nas células claviformes. Fonte: [DAMASCENO et al. \(2012\)](#). A, B e C: epiderme evidenciando as células claviformes (CC) com o núcleo central (N) e células epidérmicas (EC). Escala de tamanho: 24 µm (A), 10 µm (B) e 5 µm (C).

Morfológicamente, as CSA possuem uma forma mais alongada, associadas a um formato de clava e um pouco globulares, ocasionalmente com a membrana plasmática irregular devido a invaginações, porém podem ser um pouco diferentes de acordo com os grupos de peixes ([PFEIFFER, 1963b](#)). Usando os Siluriformes como exemplo, CSA podem ter formatos variados, podendo ser observados formatos alongados como em *Plicofollis layardi* (Günther, 1866), *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) e *Clarias batrachus* (Linnaeus 1758) ([AL-BANAW et al., 2009](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)), formatos globulares como em *Ariopsis felis* (Linnaeus 1766) e *Ictalurus punctatus* (Rafinesque 1818) ([SMITH, 2000](#); [CHAPMAN & JOHNSON, 1997](#)), ou uma combinação dos dois formatos, sendo alongados e globulares, como em *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823) e *Coreobagrus brevicarpus* (Mori 1936) ([PARK et al., 2010](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)).

Ainda usando os Siluriformes como exemplo, podemos também ter variações no núcleo, pois apesar de estar sempre mais ao centro ([DAMASCENO et al., 2012](#)), podem ser observados células mononucleadas, núcleos fendidos ([figura 12](#)) ou, de forma mais comum, dois núcleos totalmente separados ([PFEIFFER, 1963b](#); [PFEIFFER, 1977](#)). De uma forma geral, o citoplasma das CSA é pobre em organelas e as que estão presentes se localizam próximas aos núcleos, como por exemplo mitocôndrias, polirribossomo, complexos de Golgi e retículo endoplasmático rugoso, enquanto próximo à membrana plasmática podemos observar ocasionalmente algumas vesículas, indicando um possível mecanismo para liberação da substância ([SMITH, 2000](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)) ([figura 12](#)). Além disso seu conteúdo é altamente proteico, com baixa quantidade de carboidratos em sua composição ([AL-BANAW et al., 2009](#); [DAMASCENO et al., 2012](#)).

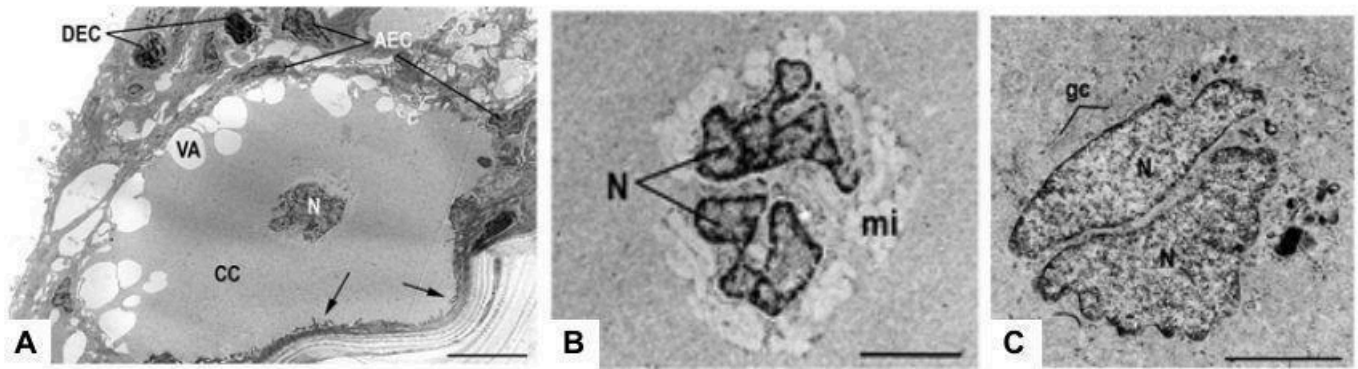


Figura 12: Micrografias de transmissão de células claviformes de *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823), com ênfase no núcleo. Fonte: [DAMASCENO et al. \(2012\)](#). A: célula claviforme (CC) com o núcleo central (N). Pode-se observar a presença de vacúolos (VA) próximos a membrana plasmática e invaginações indicadas por setas. Ao redor temos algumas células epidérmicas densas (DEC) e abundantes (AEC). B e C: Imagens evidenciando a presença de dois núcleos nas células claviformes. Ao redor dos núcleos, pode-se observar algumas organelas, como mitocôndrias (mi) e o complexo de Golgi (gc). Escala de tamanho: 0,4 μm (A) e 2 μm (B e C).

5.6: A Evolução da SA:

Compreender o real propósito e a evolução das CSA tem sido alvo de alguns estudos, uma vez que não está claro como os sinais que a substância proporciona beneficia o peixe emissor ([MANEK et al., 2012](#)), visto o grande gasto energético na síntese, armazenamento e liberação da SA. A origem dessas células e até da própria substância, assim como a função das mesmas ainda é uma questão controversa. [SMITH \(1992\)](#) foi um dos primeiros a levantar a questão sobre o papel evolutivo da SA e de como ela pode se dar por outra razão. A seletividade em responder apenas à SA de sua própria espécie seria uma desvantagem, afinal, a capacidade de detectar a presença de um predador próximo não deveria depender desse predador capturar um peixe coespecífico ou um peixe de outra espécie ([PARRA, et al., 2009](#)).

De uma forma geral, pelo sistema de alarme possuir diversos participantes, a significância adaptativa pode ser observada de dois pontos, o ponto de vista do emissor da SA e do ponto de vista do receptor. O ponto de vista do receptor pode ser de mais fácil compreensão, uma vez que odor de

tecido danificado de coespecífico pode significar um perigo e até morte iminente, porém, no caso dos peixes da superordem Ostariophysi, o odor seria de uma substância específica e não de uma epiderme danificada. Neste caso podemos observar algumas vantagens, como um filtro para moléculas que transmitem melhores informações e uma ação apenas com o odor de um peixe da mesma espécie ([SMITH, 1977](#)). Quando se trata do emissor, a questão adaptativa é mais complicada, uma vez que o custo para esse sistema é alto, podendo ser desde uma lesão até a morte do emissor.

De acordo com [HAMILTON \(1963\)](#), a seleção natural não consegue explicar um comportamento específico de um indivíduo a fim de beneficiar outros membros da espécie, entretanto poderia ser utilizado para o benefício do próprio gene altruísta. De uma forma geral, a hipótese de [HAMILTON \(1963\)](#) apresenta um modelo simples de dois genes, o gene g e o gene G , onde o gene G causa um comportamento altruísta e o gene g é nulo. Nesse caso o comportamento não seria para o benefício do indivíduo que possui a ação altruísta, e sim para o benefício do gene G como mostra a [figura 13](#). Para isso ocorrer, os indivíduos coespecíficos beneficiados pela ação altruísta do emissor devem ser de certa forma parentes próximos dele, tendo assim uma grande chance de carregar o mesmo gene G . O gene de comportamento altruísta só será selecionado se o comportamento providenciar um ganho que seja maior que o dobro da perda, em outras palavras, um indivíduo só se sacrificaria se pudesse salvar pelo menos dois irmãos que possivelmente carreguem o gene G . Nessa hipótese, os parentes próximos não poderiam ser os próprios filhotes do indivíduo que possui a ação altruísta, uma vez que peixes jovens não possuem a RA e muitas espécies da superordem Ostariophysi não possuem relação entre adultos e filhotes ([SMITH, 1977](#)). Essa hipótese só seria aplicável caso os indivíduos do determinado grupo, nesse caso os peixes de cardume da superordem Ostariophysi, se associassem principalmente com parentes próximos, como irmãos. Podemos observar isso em *Danio rerio* que mostram preferências em locais antes habitados por parentes próximos ([GERLACH & LYSIAK, 2006](#)), enquanto em *Pimephales promelas* vemos algo oposto, onde a presença de parentes próximos provoca uma diminuição da quantidade de CSA na epiderme ([WISEDEN & SMITH, 1998](#)), demonstrando que

frequentemente o caso da total extensão do conhecimento sobre esse assunto permanece incerto.

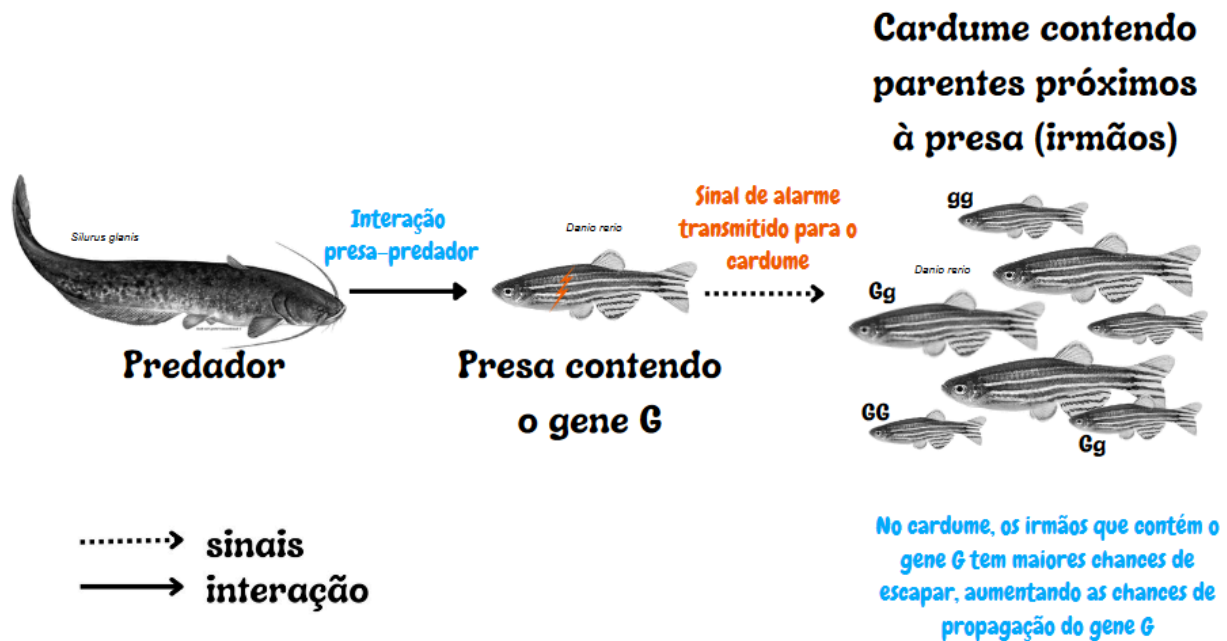


Figura 13:: Esquema ilustrativo representando a teoria do gene altruísta proposto por [HAMILTON \(1963\)](#). Nele podemos notar o encontro do predador e da presa que possui o gene G (gene altruísta), que emite um sinal para o cardume, alertando-os. Nessa hipótese, o custo da vida do emissor compensa com a sobrevivência de parentes próximos (irmãos) que estão no cardume e que também carregam o gene G, fazendo com que a sobrevivência do gene sobressaia a sobrevivência do peixe emissor. Fonte: próprio autor.

Outra hipótese a respeito da origem da SA e das CSA seria a de importância imunológica, onde as células são mantidas devido a sua proteção contra patógenos, radiação UV e parasitas que podem degradar a camada epidérmica ([CHIVERS et al., 2007](#)). Essa teoria é reforçada por: A) o fato de células epidérmicas semelhantes terem sido desenvolvidas de forma independente e paralela em diferentes grupos de peixes; e B) a localização superficial das CSA, que podem servir como linha de defesa para as camadas mais profundas a partir daquele ponto. Para reforçar essa hipótese, [CHIVERS et al. \(2007\)](#) testaram o aumento da quantidade de células claviformes mediante a diferentes situações em peixes da espécie *Pimephales promelas*.

Nos resultados pode-se observar que as situações envolvendo risco de predação não tiveram efeito significativo na quantidade de células, mas o número aumentou mediante situações envolvendo o fungo *Saprolegnia ferax*, além da presença do fungo diminuir com a presença de extrato de pele, como mostra a [figura 14](#). Nessa hipótese, o sistema de alarme surgiu como uma exaptação ([GOULD & VRBA, 1982](#)), uma vez que o rompimento das células e liberação da substância sempre estivesse acompanhada de um predador por perto. Nesse caso fica a dúvida se os peixes possuem um conhecimento inato ou se as experiências em cardume da presença da SA com os predadores é algo aprendido por eles. Sendo assim, peixes que nunca tiveram contato com predadores junto à SA teriam alguma reação quando expostos à substância? Essa questão é reforçada pelo fato de juvenis não apresentarem a RA ([SMITH, 1977](#)). Ainda considerando essa teoria da função imunológica das CSA e da SA, as mudanças ambientais estressantes podem influenciar em sua possível função de combate a parasitas, patógenos e radiação, já que a exposição à poluentes e contaminação ambiental pode acarretar em algumas doenças ([CHIVERS, et al., 2007](#)). Isso pode desencadear possíveis pesquisas futuras a respeito da natureza das proteções imunológicas teoricamente fornecidas pelas CSA.

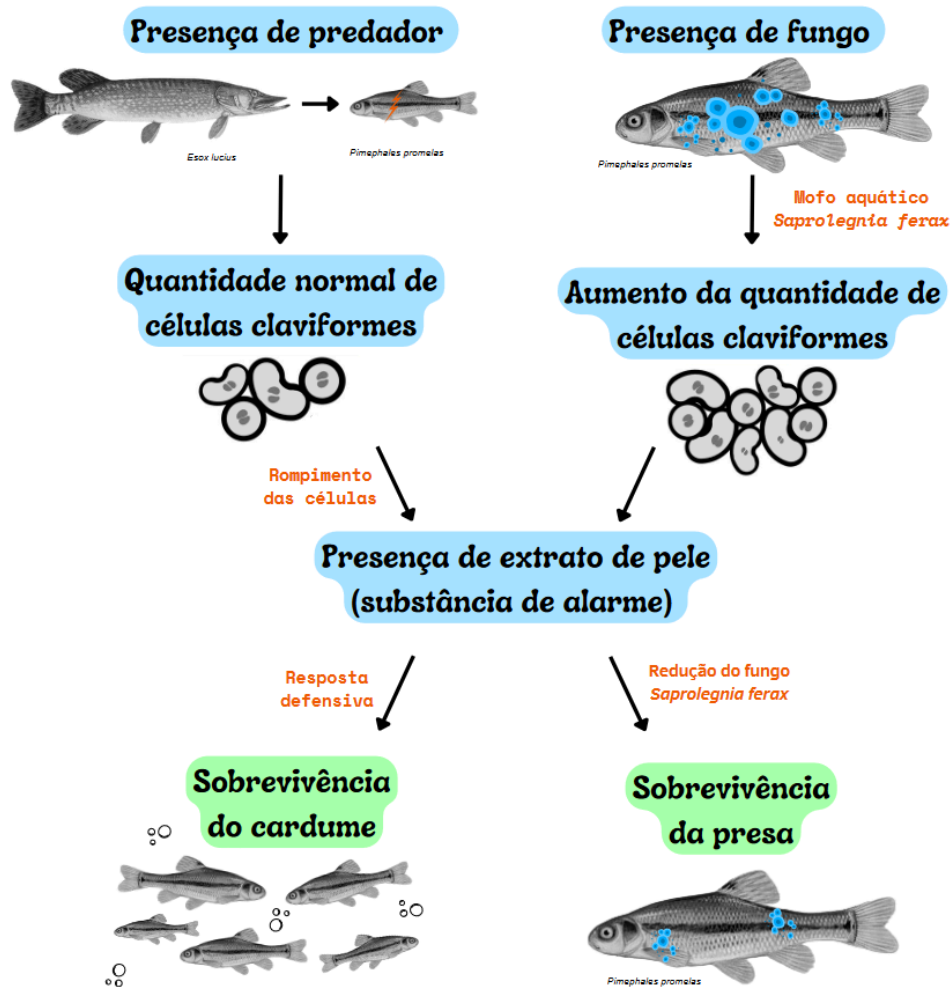


Figura 14: Esquema ilustrativo representando a teoria imunológica da Substância de Alarme e das Células Claviformes em três testes realizados no trabalho de [CHIVERS *et al.* \(2007\)](#). No primeiro, a simulação do risco de predação não provocou aumento na quantidade de células claviformes, ainda assim em um caso real de predação a substância de alarme liberada pela presa iria atuar na sobrevivência do cardume. No segundo teste a presença do mofo aquático *Saprolegnia ferax* no peixe *Pimephales promelas* (Rafinesque, 1820) provocou um aumento na quantidade de células claviformes. No terceiro e último teste a presença de extrato de pele com substância de alarme foi colocado junto ao peixe contaminado com o mofo aquático *Saprolegnia ferax*, provocando uma diminuição do tamanho do mofo, atuando na sobrevivência da presa. Fonte: próprio autor.

Outra hipótese, dessa vez proposta por [SMITH \(1992\)](#) dentre as outras 15 que ele propôs, é a de atração de predadores secundários. Nesse caso é uma hipótese de benefício ao emissor da substância. Aqui teríamos a atração de outro predador através da SA das presas para o campo de caça do predador original, gerando uma interação entre os dois, como mostra a [figura 15](#). Isso daria uma vantagem escapatória para as presas, uma vez que os predadores estariam interagindo entre si. Essa hipótese em questão só seria

válida se: A) a SA das presas atraísse predadores; B) o predador secundário interagisse com o predador original, atrapalhando sua caça inicial; e C) o peixe emissor da SA conseguisse se recuperar o suficiente para escapar durante o encontro dos predadores. Um estudo mostrou uma maior possibilidade de indivíduos de *Pimephales promelas* escaparem quando a um encontro de dois predadores da espécie *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) ([CHIVERS et al., 1996](#)).

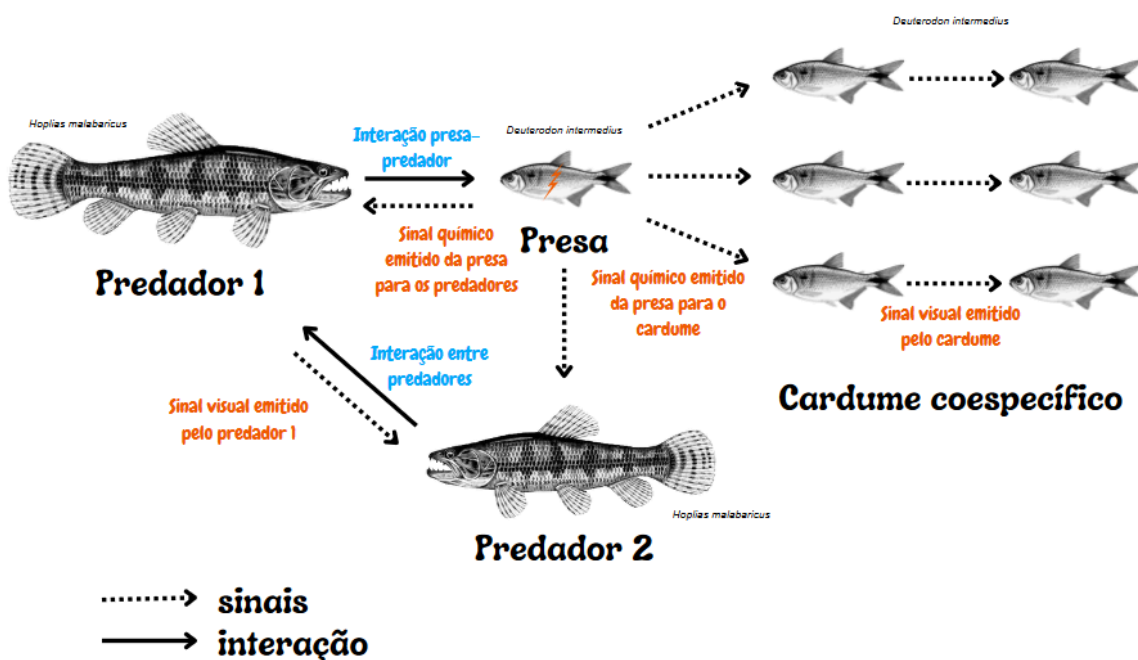


Figura 15: Esquema ilustrativo representando a teoria da atração de predadores secundários proposta por [SMITH \(1992\)](#). Nessa teoria, o encontro entre a presa e o predador ocasiona em um sinal químico emitido pela presa para o cardume e para outros predadores. O cardume emite um sinal visual entre os indivíduos, enquanto o predador secundário é atraído pelo sinal químico da presa e o sinal visual do primeiro predador. Os predadores 1 e 2 começam a interagir entre si, dando tempo para a recuperação da presa e sua evasão junto com o cardume, garantindo a sobrevivência. Fonte: próprio autor.

5.7: Sistema Olfativo dos Teleósteos:

De acordo com [FRISCH \(1941\)](#), a SA é detectada apenas pelo sistema olfativo, onde a quimiorrecepção do paladar não participa. Podemos perceber

um certo nível de especialização na detecção de feromônios, com ênfase na detecção de SA, no sistema olfativo dos teleósteos ([DOVING & LASTEIN, 2009](#); [KERMEN et al., 2013](#)). Além do sistema de alarme, o sistema olfativo está associado com várias outras áreas da neurociência, gerando comportamentos distintos de reprodução, interação social, alimentação e predação ([KERMEN et al., 2013](#)).

Nos peixes podem ser observados dois pares de cavidades nasais, uma de cada lado do focinho, as quais possuem uma narina anterior, onde a água entra no nariz, e uma narina posterior, onde a água sai do nariz, com o epitélio olfativo localizado entre as duas ([HANSEN & ZIELINSKI, 2005](#)). Podemos observar no epitélio olfativo receptores olfativos especializados que se ligam ao bulbo olfatório, como mostra a [figura 16](#).

Alguns receptores podem estar acoplados à proteína G, localizadas nas narinas e em outras partes da cabeça do peixe, e são expressos por neurônios sensoriais olfativos (NSO), os quais irão detectar os odores, incluindo a substância de alarme. A partir desse ponto se inicia o circuito central da detecção da SA. No caso dos peixes, vários receptores olfativos podem ser expressos por um único NSO ([KERMEN et al., 2013](#)). Essa arquitetura do sistema olfativo de alguns peixes, como o *Danio rerio*, onde receptores olfativos são expressos por neurônios sensoriais, é semelhante em vários vertebrados ([ALIOTO & NGAI, 2005](#)).

Nos peixes os NSO podem ser de três tipos, sendo: A) células ciliadas, com mais dendritos do que cílios, que expressam receptores acoplados a proteínas G; B) neurônios microvilosos, que também possuem dendritos, porém mais curtos, além de microvilosidades; e C) células crípticas específicas de peixes, que possuem microvilosidades e cílios, além de uma formato de pêra ([HANSEN & ZIELINSKI, 2005](#)) ([figura 16](#)). Os NSO são distribuídos de forma específica no epitélio olfativo, onde as células ciliadas estão localizadas nas camadas mais profundas, as células microvilosas estão localizadas em camadas intermediárias e as células crípticas nas camadas mais superficiais ([KERMEN et al., 2013](#)). Cada neurônio responde a um determinado odorante, como as células ciliadas, que respondem a aminoácidos e extratos de urina

com ácidos biliares, podendo estar relacionado também com a detecção da Substância de Alarme ([KERMEN et al., 2013](#); [DOVING & LASTEIN, 2009](#)). As células crípticas em *Danio rerio* também estão associadas com a detecção da SA e a reação de alarme é mediada por elas ([MATHURU et al., 2012](#)).

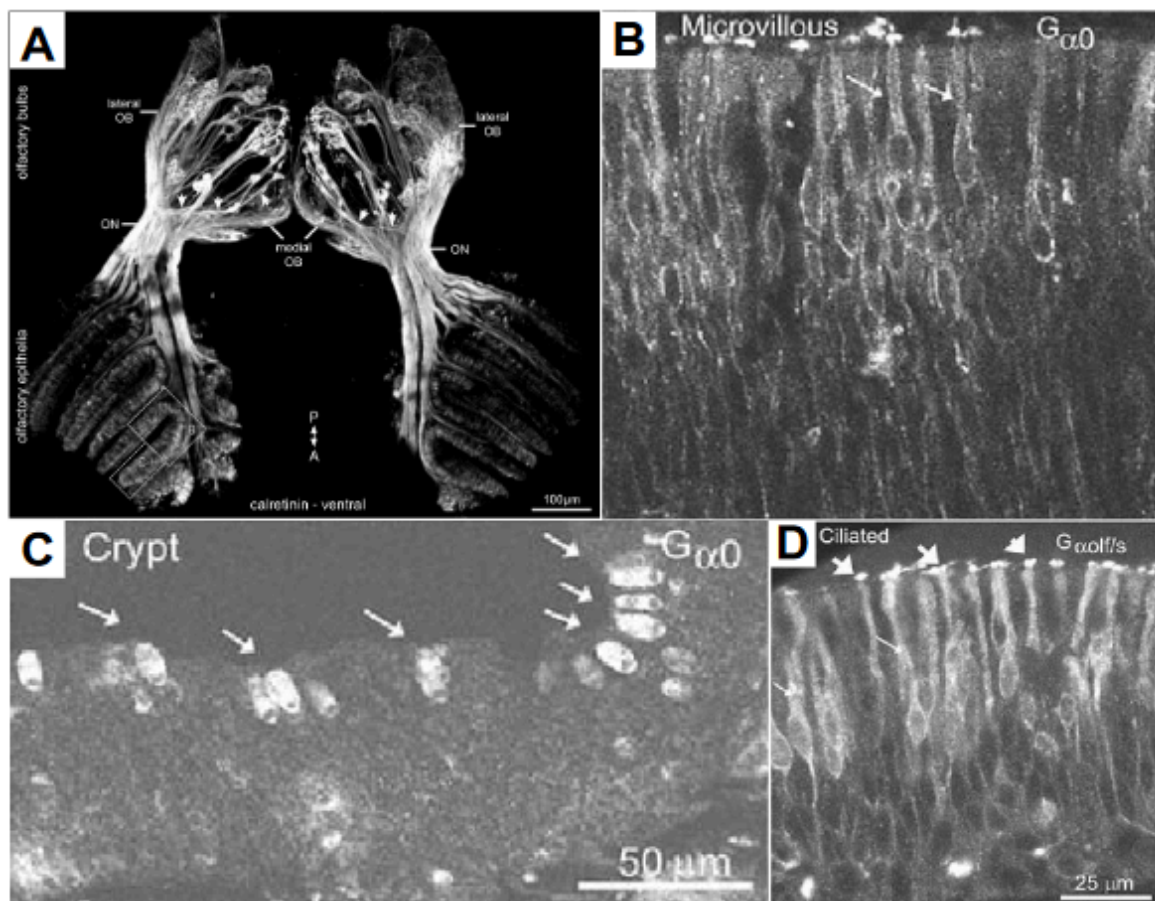


Figura 16: A: Organização do sistema olfativo de *Danio rerio* corada com anti-calretinina. Os epitélios olfativos se ligam aos bulbos olfativos (OB) através de um nervo olfativo curto (ON). Fonte: [BRAUBACH et al. \(2012\)](#). B-D: Vistas transversais da câmara olfativa de *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), evidenciando a presença de neurônios sensoriais olfativos. Fonte: [HANSEN & ZIELINSKI \(2005\)](#); B: Células microvilosas coradas com $G_{\alpha 0}$ /s. Escala de tamanho: 25 μ m; C: Células criptas coradas com $G_{\alpha 0}$. Escala de tamanho: 50 μ m; D: Células ciliadas coradas com $G_{\alpha 0}$ /s. Escala de tamanho: 25 μ m. Escala de tamanho: 100 μ m..

Estudos demonstraram que células crípticas projetam axônios finos pelo nervo olfativo até o bulbo olfativo ventral em ciprinídeos *Carassius carassius*, porém em *Danio rerio*, os axônios são projetados até o bulbo olfativo dorsomedial ([HAMDANI EL & DOVING, 2006](#); [GAYOSO et al., 2012](#)). No caso de *Danio rerio*, três locais estão envolvidos na ativação do bulbo olfativo por extratos de pele de coespecíficos, sendo a cadeia lateral e o plexo anterior, que

responderam ativamente a hipoxantina-3(N)-óxido, e o bulbo posterior mediodorsal, que respondeu ativamente a condroitina ([MATHURU et al., 2012](#)). Registros eletrofisiológicos de *Carassius carassius* indicaram o bulbo posterior mediodorsal como uma região que pode mediar o medo, após responder aos extratos de pele ([MATHURU et al., 2012](#)). Os axônios das NSO terminam no bulbo olfativo ([figura 16](#)) em estruturas sinápticas denominadas glomérulos ([BRAUBACH et al., 2012](#)) que se conectam a dendritos apicais das células de saída do bulbo olfativo, denominadas células mitrais, que projetam as sinapses para o telencéfalo e diencefalo através de axônios ([KERMEN et al., 2013](#)). Os glomérulos são organizados em um mapa quimiotópico no bulbo olfatório de acordo com as respostas geradas pelos odorantes, onde glomérulos que têm respostas similares são agrupados próximos uns dos outros ([KERMEN et al., 2013](#)). A SA em paulistinhas ativa glomérulos olfativos póstero-dorsais e ântero-laterais ([MATHURU et al., 2012](#)).

[LASTEIN et al. \(2008\)](#) observaram as atividades de unidades de células mitrais nas regiões do bulbo olfativo que respondem à SA, onde essas unidades respondem e diferem extratos de pele de coespecífico e heteroespecíficos. Nessas observações, maiores concentrações de SA ativaram um maior número de unidades, porém, menores concentrações mostraram maior diferenciação de SA de coespecíficos e heteroespecíficos. As células mitrais estendem seus axônios para outros centros cerebrais superiores, como as áreas telencefálicas e diencefálicas ([VON BARTHELD et al., 1984](#); [KERMEN et al., 2013](#)). Em *Danio rerio* o trato olfativo medial entra no telencéfalo e cruza lateralmente para a área posterior do telencéfalo dorsal (Dp) ([KERMEN et al., 2013](#)), zona ventral (Vv) e depois para a zona dorsal (Vd) da área telencefálica ventral ([BIECHL et al., 2017](#)) ([figura 17](#)). Essas regiões estão associadas a um sistema cerebral aversivo, formulando respostas neurocomportamentais nos peixes ([MAXIMINO et al., 2018](#)).

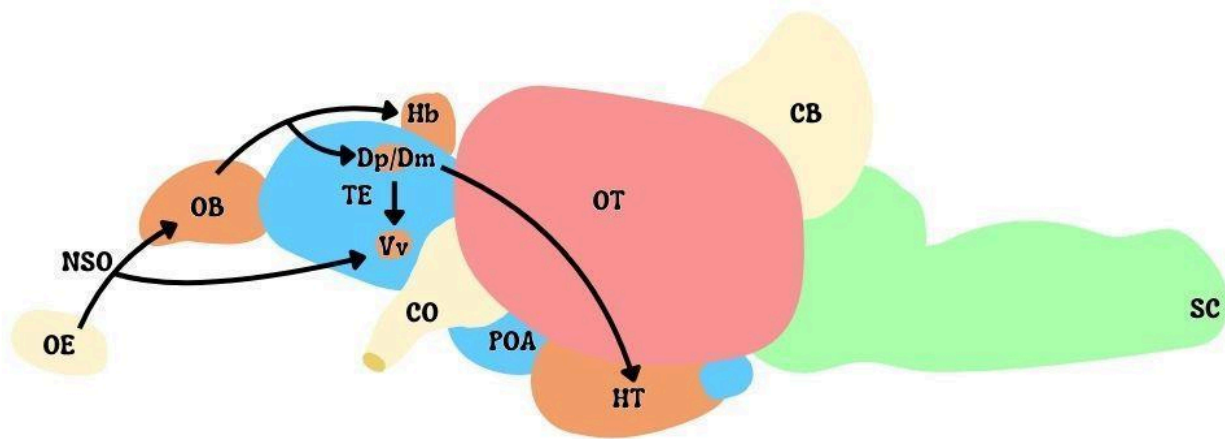


Figura 17: Representação do trajeto do sistema olfativo dos teleósteos até o sistema cerebral aversivo, adaptado de [KERMEN et al. \(2013\)](#). Os neurônios sensoriais olfativos (NSO) são projetados do epitélio olfativo (OE) até o bulbo olfativo (OB), se conectando com as células mitrales, que por sua vez percorrem o trato olfativo até o telencéfalo (TE). No TE, as células mitrales fazem sinapses na zona posterior do telencéfalo (DP) e dorsomedial (Dm) do telencéfalo dorsal e na zona ventral do telencéfalo ventral (Vv), que também recebe uma projeção direta do epitélio olfativo. As projeções do OB se estendem até o diencéfalo, na habênula dorsal (Hb) e hipotálamo (HT). Outras estruturas na imagem: tectó óptico (OT), área pré-óptica (POA), cerebelo (CB), cílice óptico (CO) e medula espinhal (SC). Fonte: próprio autor.

5.8: Sistema Cerebral Aversivo dos Teleósteos:

A partir da década de 90' podemos observar um aumento do uso de determinadas espécies de peixes em pesquisas cerebrais. Esse é o caso de *Danio rerio*, que ficou conhecido como um organismo modelo usado em diferentes estudos de fisiologia comparada e bases neurobiológicas ([MAXIMINO et al., 2013](#)). Isso se deve graças a um rico repertório comportamental e à diversidade de adaptações fisiológicas, além de seu cérebro altamente adequado para estudos de estrutura e função de circuitos neurais. Isso permite que métodos de pesquisa sejam aplicados em questões específicas ([AOKI et al., 2013](#)). Isso possibilitou um aprofundamento dos estudos voltados para a neurociência nesses teleósteos, assim como de adaptações comportamentais, que acabou gerando outros interesses em áreas distintas, como genética comportamental e distúrbios neurocomportamentais, como ansiedade e o medo, usados como uma base protetora para possíveis

riscos que o animal esteja passando ([MAXIMINO et al., 2013](#)). Além disso, o uso e exposição prolongada da Substância de Alarme (SA) nesses animais têm sido utilizadas para entender melhor e modelar alguns transtornos, como o caso do estresse pós-traumático e do pânico ([MAXIMINO et al. 2018](#)).

O telencéfalo dos paulistinhas já foi considerado como primitivo em comparação ao telencéfalo dos mamíferos, sem unidades funcionais como o hipocampo, o neocórtex e a amígdala basolateral. No entanto, hoje podemos observar correspondentes a essas estruturas em peixes, sendo essas a zona dorsolateral (DI), dorsocentral (Dc) e dorsomedial (Dm) do telencéfalo dorsal respectivamente ([AOKI et al., 2013](#)). Ainda falando em paulistinhas, a SA ativa algumas regiões do cérebro envolvidas na detecção e avaliação de estímulos aversivos, como a Dm, a principal região na interpretação de ameaças, que se projeta para as zonas pré-comissural (Vs) e supracomissural (Vp) do telencéfalo ventral, que por sua vez projetam axônios para a zona ventral (Vv), zona intermediária (Vi) e a zona lateral (VI) da área telencefálica ventral, a área pré-óptica (POA), tecto óptico (OT), cinza central (GC), hipotálamo caudal (Hc) e para o diencéfalo ([MAXIMINO et al. 2018](#)) ([figura 18](#)). A POA e o HC geram as respostas vegetativas á SA, provocando a liberação de cortisol e norepinefrina/epinefrina, enquanto o OT e o GC geram as respostas comportamentais de luta–fuga–imobilidade, como mostra [figura 18](#) ([MAXIMINO et al. 2018](#)).

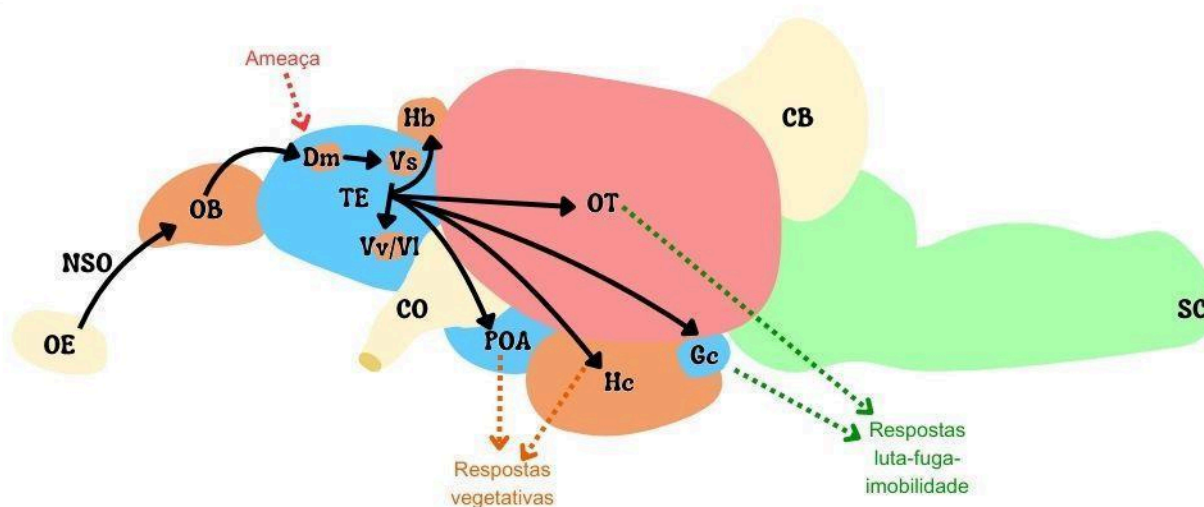


Figura 18: Figura representando o Sistema Cerebral Aversivo dos Teleósteos adaptado de [MAXIMINO et al.\(2018\)](#). O circuito a partir de uma ameaça se inicia na zona dorsomedial do telencéfalo dorsal (Dm), homólogo da amígdala basolateral em mamíferos. A Dm se projeta para a zona pré-comissural (Vs) do telencéfalo ventral, que por sua vez projeta axônios para a zona ventral (Vv) e lateral (Vl) da área telencefálica ventral, para a habênula (Hb), a área pré-óptica (POA), tecto óptico (OT), cinza central (GC), hipotálamo caudal (Hc) e para o diencéfalo. A POA e o Hc provocam respostas vegetativas (setas laranjas) enquanto o OT e o Gc provocam respostas de luta-fuga-imobilidade (setas verdes). Outras estruturas na imagem: epitélio olfativo (OE), bulbo olfativo (OB), cerebelo (CB), cálice óptico (CO) e medula espinhal (SC). Fonte: próprio autor.

Enquanto isso, no diencéfalo, o trato olfativo lateral inerva o hipotálamo (HT) e a habênula, uma estrutura que liga o prosencéfalo ao mesencéfalo e a alguns núcleos do tronco cerebral ([KERMEN et al., 2013](#)). Em peixes a habênula pode ser dividida em dorsal (dHb) e ventral (vHb), que equivalem a medial (MHb) e lateral (LHb) presentes em mamíferos, respectivamente. A dHb ainda pode ser subdividida em subnúcleo medial (dHbM) e subnúcleo lateral (dHbL). A dHb e MHb são projetadas para o núcleo interpeduncular (IPN), e alguns estudos implicam como ambos regulam reações de medo ([AGETSUMA et al., 2010](#)). Podemos observar isso em paulistinhas, quando o dHbL é inativado geneticamente, os peixes possuem uma alteração nas respostas de medo, demonstrando que há um importante papel da habênula nesse aspecto ([AGETSUMA et al., 2010](#)). Nesse caso, os peixes controle e os peixes com a dHbL silenciados tiveram a mesma reação inicial de congelamento, porém a partir de um determinado momento, os peixes controle começaram a esboçar uma reação de fuga, enquanto os peixes silenciados tiveram um comportamento persistente de congelamento.

Em mamíferos, os neurônios da LHb são ativados quando ocorrem eventos emocionais negativos ou aversivos, mostrando seu papel no condicionamento de respostas aversivas. A atividade da LHb (vHb) causa uma queda na atividade de neurônios dopaminérgicos quando associada a eventos negativos, uma vez que a vHb está associada a neurônios GABAérgicos no núcleo tegmental rostromedial que projetam para neurônios de dopamina (DA) na área tegmental ventral. Isso ocasiona em um comportamento de evitação passiva ([AMO et al., 2014](#)).

A “Teoria dos Dois Fatores” proposta por Mowrer em 1947 ([AMO et al., 2014](#) apud [MOWRER, 1947](#)) foi apresentada como uma proposta psiquiátrica sobre como os medos e as fobias se desenvolvem e são mantidos. O transtorno do estresse pós-traumático (TEPT) se desenvolve através de um processo no qual o trauma é um estímulo incondicionado que gera uma resposta incondicionada de evitação relacionada com medo, ocorrendo quando os estímulos neutros, que estavam presentes no evento estressor, se transformam em estímulos condicionados de aversão e medo, que geram respostas condicionadas ([SBARDELLOTO et al., 2012](#)).

Uma via serotoninérgica que está localizada entre a dHbM e o núcleo rafe parece possuir um papel na mediação da evitação ativa diante de sinais de perigo. Além do controle da liberação de serotonina, este circuito é central na modulação de comportamentos adaptativos que permitem aos organismos evitar ameaças e perigos no ambiente através da detecção da SA. O núcleo da rafe é uma região do tronco encefálico rica em neurônios serotoninérgicos, conhecidos por seu papel na modulação de humor e comportamento, incluindo a resposta ao estresse e ao perigo. [AMO et al. \(2014\)](#) usaram técnicas para manipular esse circuito em *Danio rerio*, confirmando que a atividade serotoninérgica da habênula é crucial para a aprendizagem de evitação ativa de estímulos aversivos. Nesse caso, os paulistinhas podem demonstrar tanto respostas de pânico ao estímulo condicionado aversivo, como ocorre no TEPT, quanto um comportamento de fuga adaptativo, após uma aquisição de aprendizado de esquiva ativa.

Também foi investigado como o aumento ou diminuição da atividade serotoninérgica afeta o comportamento de evitação. A ativação do núcleo rafe, mediada pela atividade serotoninérgica proveniente da habênula, modula diretamente a resposta comportamental de evitação. Isso sugere que o circuito habênulo-rafe serotoninérgico não apenas codifica a aversividade do estímulo, mas também regula ativamente a expressão comportamental de evitação para otimizar a resposta adaptativa ao perigo ([AMO et al., 2014](#)). Compreender como o circuito habênulo-rafe serotoninérgico regula esses comportamentos adaptativos não só esclarece os mecanismos neurais subjacentes à resposta a

estímulos aversivos, mas também têm implicações importantes para compreender distúrbios psiquiátricos relacionados ao medo e à ansiedade em humanos, podendo fornecer melhores estratégias terapêuticas para o tratamento de transtornos como estresse pós-traumático (TEPT) e transtornos de ansiedade e do pânico.

O circuito que está em volta das respostas causadas pela exposição da SA foi analisado de forma limitada, de forma a ser necessário estudo sobre outras estruturas conectadas a esse circuito central para melhor compreensão.

O estresse gerado pela aversão e medo pode ter influência em diversos outros sistemas do peixe, como por exemplo, a realocação de energias de atividades como crescimento e reprodução, que demandam muita energia, para atividades que estabelecem homeostase ([RODRIGUES et al., 2023](#)). Em um experimento, apesar de ser um peixe da família Poeciliidae, demonstrou que fêmeas de *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) tinham sua atividade sexual e preferências por machos coloridos reduzida quando havia presença de predadores ([GODIN & BRIGGS, 1996](#)). Os peixes *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) também demonstram uma desova suprimida pela presença de SA ([RODRIGUES et al., 2023](#)). Portanto, de forma fisiológica, pode-se dizer que a inibição da reprodução é uma resposta provocada pelo estresse causado pela exposição a SA, pelo possível risco de vida por predação e pelo aumento de hormônios que mediam o estresse, como o cortisol ([MATHURU et al., 2012](#)). Aumento de níveis de cortisol também podem ser notados após uma exposição a SA ([MATHURU et al., 2012](#)), além dos níveis plasmáticos de norepinefrina, epinefrina e glicose em *Danio rerio* ([MAXIMINO et al., 2014](#)).

5.9: Alterações Comportamentais:

Dentre os fatores que podem influenciar no comportamento de alarme dos peixes, podemos citar a concentração da Substância de Alarme (SA).

[LAWRENCE & SMITH \(1989\)](#) sugerem que a distância da ameaça está diretamente relacionada com a concentração da SA no ambiente, com a reação sendo influenciada de acordo com a vulnerabilidade e o grau de ameaça da presa. Peixes juvenis já possuem Células de Substância de Alarme (CSA), porém como a maior parte dos peixes só vive em cardume quando são adultos, os juvenis geralmente não apresentam a RA por 8-40 dias após o desenvolvimento da SA ([SMITH, 1977](#)).

Além da idade dos peixes, algumas condições internas, como estado físico e nutricional, também podem afetar a reação ([BROWN & SMITH, 1996](#)) ou a quantidade de CSA do mesmo. [GIAQUINTO & VOLPATO \(2001\)](#) observaram o papel do jejum na RA em pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829) e definiram que animais em jejum só apresentam a resposta inicial de fuga.

A condição da água também pode afetar a quimiorrecepção dos peixes, onde águas poluídas ([LEMLY & SMITH, 1987](#)) podem interferir na RA. Alguns estudos mostram um decréscimo na intensidade da RA diretamente proporcional à queda do pH ([CHIVERS et al., 1999](#)). Em um experimento foi notado que o *Pimephales promelas* e o *Chrosomus neogaeus* (Cope, 1867), quando mantidos em águas acidificadas com pH 6,0, não possuem uma resposta significativa à SA, porém possuem uma reação normal quando mantidos a um pH acima de 7,5 ([BROWN et al., 2000](#)). Além disso, o longo período de exposição às águas acidificadas pode ocasionar danos ao epitélio olfativo, reduzindo a capacidade de detecção de sinais químicos ([LEMLY & SMITH 1987](#)) que explicaria a reação reduzida dos peixes. Águas acidificadas também podem influenciar na substância 3(N)-óxido de hipoxantina (H_3NO), apontada como um dos principais componentes da SA, ocasionando uma mudança química covalente e a perda do grupo funcional N-óxido ([PARRA et al., 2009](#)). [VERHEIJEN \(1956\)](#) sugeriu a aplicação dos estudos das reações de alarme em análises ambientais, sobretudo quanto a poluentes, algo que até hoje é pouco estudado.

6. Discussão:

Desde a descoberta da “*Schreckreaktion*” em 1938 até meados dos anos 80’, os trabalhos como o de FRISCH ([1941a](#) e [1941b](#)) os de PFEIFFER ([1960](#), [1963a](#), [1963b](#), [1963c](#) e [1977](#)), os de SMITH ([1977](#) e [1992](#)) e o de SCHUTZ ([1956](#)) tiveram foco em descrição de comportamento e hipóteses evolutivas, sendo essas chamadas de referências clássicas. Durante os anos 80’ e 90’ outras áreas entraram em foco, como consequências ecológicas, como os trabalhos de [LEMLY & SMITH \(1987\)](#), [BROWN & SMITH, \(1996\)](#), [LAWRENCE & SMITH \(1989\)](#) e [CHIVERS et al., \(1999\)](#), porém esses estudos ainda carecem de informações. A fisiologia e bases neurais começaram a ser estudadas a partir dos anos 90’, provavelmente ocasionado pelo uso de peixes-modelo ([figura 19](#)).

A partir dos anos 90’ então podemos observar a utilização de algumas espécies de peixes como modelos, como *Danio rerio*, *Carassius carassius* e *Pimephales promelas* que, conseqüentemente, acabaram sendo os mais usados em termos de pesquisa comportamental e em áreas da fisiologia comparada ([figura 19](#)). O uso constante de peixe-modelo poderia ser ruim para pesquisas envolvendo a “*Schreckreaktion*” do ponto de vista descritivo de comportamento de espécies, porém aumenta o foco em estudos de circuitos neurais em teleósteos. Podemos observar isso nos trabalhos de [KERMEN et al. \(2013\)](#) que dá um foco em comportamentos mediados pelo sistema olfatório e o de [AGETSUMA et al. \(2010\)](#), que foca em como a reação de medo em paulistinhas é formulada. Podemos ver também outros estudos, como [AOKI et al. \(2013\)](#) que utiliza um treinamento para um aprendizado de respostas comportamentais em *Danio rerio*, avaliando como diferentes partes do cérebro reagem ao reforço aversivo através de sinais de cálcio. O trabalho de [BIECHL et al. \(2017\)](#) investiga a ativação de células no bulbo olfatório de larvas de *Danio rerio* após serem expostas a odores de parentes. [BRAUBACH et al. \(2012\)](#), focaram na neuroquímica, estrutura e organização de neurônios sensoriais olfativos e suas projeções para os glomérulos através de axônios em *Danio rerio*.

A combinação de estudos anatômicos e fisiológicos nos proporcionou um conhecimento mais detalhado sobre o tipo de neurônios sensoriais e os caminhos envolvidos na RA ([figura 19](#)). O uso desses peixes também possibilita as aplicações do sistema de alarme dos Ostariophysi em diferentes áreas das neurociências, como estímulos aversivos de medo e ansiedade, modelos de neurocomportamento e transtornos, como estresse pós-traumático, etc., como podemos observar no trabalho de [AMO *et al.* \(2014\)](#), que associa mecanismos neurais subjacentes ao comportamento aversivo e têm implicações potenciais para o tratamento de distúrbios relacionados ao medo e à ansiedade em humanos. O trabalho de [MAXIMINO *et al.* \(2013\)](#), também aborda também aplica esse sistema na neurociência, e faz um comparativo entre o papel da amígdala em peixes e mamíferos na contribuição no processamento emocional e autonômico, além de respostas ao estresse.



Figura 19: linha do tempo mostrando a mudança do foco dos estudos desde o ano de descoberta (1938) até os dias atuais. Fonte: próprio autor.

As hipóteses já são mais definidas e já é quase certeza que o sistema de alarme surgiu de forma independente em diferentes grupos de peixes, já que podemos observar comportamentos semelhantes ao sistema de alarme dos Ostariophysis em peixes da superordem Acanthopterygii, como Perciformes e Cyprinodontiformes e na superordem Osmeromorpha em Galaxiiformes, além de surgir de forma independente das células claviformes, já que esses grupos não possuem essa estrutura. Nas pesquisas direcionadas à descrição de comportamento, podemos perceber inconsistências, uma vez que não existe um padrão de teste, de tempo de exposição e nem de quantidade de peixes, ou até mesmo de como a substância é extraída, sendo utilizadas diferentes substâncias nos testes, até mesmo sintetizadas, o que dificulta resultados concretos.

As pesquisas relacionadas à composição da SA também diminuíram, e hoje podemos chegar à conclusão de que a SA é uma mistura de diferentes componentes, onde nesse coquetel podemos citar substâncias como hipoxantina-3(N)-óxido (H_3NO), a piridina-N-óxido (PNO) e o glicosaminoglicano (GAG) condroitina, porém esse campo ainda permanece incerto, sendo necessárias mais pesquisas para a confirmação desses componentes e para a definição dos demais presentes na SA.

7. Conclusão:

Muitas questões ainda permanecem em aberto. Como por exemplo sobre como outras substâncias que funcionam como a SA é produzida em outras células fora as claviformes e sobre como a SA influencia no restante do organismo, na liberação de hormônios esteróides e neurotransmissores, além de como esses compostos orgânicos também influenciam na própria liberação da SA. Outros assuntos ecológicos ainda permanecem no escuro, por exemplo: por que espécies diferentes apresentam comportamentos tão distintos? Como fatores ambientais, como turbidez, substrato e pH influenciam no comportamento? Além, é claro, sobre como esse comportamento é

adquirido, no sentido de se conhecer se os peixes já possuem esse conhecimento inato ou o adquirem após viver um tempo em cardume.

O sistema de alarme em teleósteos é um campo amplo da ictiologia, englobando diversas áreas, como fisiologia, ecologia, evolução, química e alimentação. Mesmo depois de anos de estudos, ainda há brechas para a realização de novas pesquisas.

8. Referências Bibliográficas:

[AGETSUMA, M., AIZAWA, H., AOKI, T., NAKAYAMA, R., TAKAHOKO, M., GOTO, M., SASSA, T., AMO, R., SHIRAKI, T., KAWAKAMI, K., HOSOYA, T., HIGASHIJIMA S., & OKAMOTO, H. 2010. The habenula is crucial for experience-dependent modification of fear responses in zebrafish. **Nature Neuroscience** 13: 1354-1356.](#)

[AL-BANAW, A., KENNGOTT, R., AL-HASSAN, JM., MEHANA, N., SINOWATZ, F. 2009 Histochemical analysis of glycoconjugates in the skin of a catfish \(*Arius Tenuispinis*. Day\). **Anatomia, Histologia Embryologia** 39: 42-50.](#)

[ALIOTO, T.S., NGAI, J. 2005. The odorant receptor repertoire of teleost fish. **BioMed Central Genomics** 6: 173.](#)

[AMO, R., FREDES, F., KINOSHITA, M., AOKI, R., AIZAWA, H., AGETSUMA, M., AOKI, T., SHIRAKI, T., KAKINUMA, H., MATSUDA, M., YAMAZAKI, M., TAKAHOKO, M., TSUBOI, T., HIGASHIJIMA, S., MIYASAKA, N., KOIDE, T., YABUKI, Y., YOSHIHARA, Y., FUKAI, T. & OKAMOTO, H. 2014. The Habenulo-Raphe Serotonergic Circuit Encodes an Aversive Expectation Value Essential for Adaptive Active Avoidance of Danger. **Neuron** 84: 1034-1048.](#)

AOKI, T., KINOSHITA, M., AOKI, R., AGETSUMA, M., AIZAWA, H., YAMAZAKI, M., TAKAHOKO, M., AMO, R., ARATA, A., HIGASHIJIMA, S., TSUBOI, T. & OKAMOTO, K. 2013. Imaging of Neural Ensemble for the Retrieval of a Learned Behavioral Program. **Neuron** 78: 881-894.

BIECHL, D., TIETJE, K., RYU, S., GROTHE, B., GERLACH G. & WULLIMANN, M. F. 2017. Identification of accessory olfactory system and medial amygdala in the zebrafish. **Scientific Reports** 7: 44295.

BRAUBACH, O. R., FINE, A. & CROLL, R. P. 2012. Distribution and functional organization of glomeruli in the olfactory bulbs of zebrafish (*Danio rerio*). **Journal of Comparative Neurology** 520: 2317-2339.

BROWN, G.E. & SMITH, R.J.F. 1996. Foraging trade-offs in fathead minnows: (*Pimephales promelas*, Osteichthyes, Cyprinidae): Acquired predator recognition in the absence of an alarm response. **Ethology** 102: 776-785.

BROWN, G.E.; ADRIAN, J.C. JR; SMYTH E.; LEET H. & BRENNAN S. 2000. Ostariophysan alarm pheromones: Laboratory and field tests of the functional significance of nitrogen oxides. **Journal of Chemical Ecology** 26: 139-154.

CHAPMAN, G. B., JOHNSON, E. G. 1997. An electron microscope study of intrusions into alarm substance cells of the channel catfish. **Journal of Fish Biology** 51: 503–514.

CHIVERS, D. P. & SMITH, R. J. F. 1994. Intra- and interspecific avoidance of areas marked with skin extract from brook sticklebacks (*Culaea inconstans*) in a natural habitat. **Journal of Chemical Ecology** 20: 1517-1524 .

CHIVERS, D. P., BROWN, G. E., & SMITH, R. J. F. 1996. The evolution of chemical alarm signals: Attracting predators benefits alarm signal senders. **American Naturalist** 148: 649-659.

CHIVERS, D.P.; MATHIS A.; BROWN; G.E.; MIRZA R.S. & WISENDEN B.D. 1999. Scratching the skin of predator–prey interactions in fishes: A tribute to R. Jan F. Smith (1940–1998). **Environmental Biology of Fishes** 56: 343-350.

CHIVERS, D. P., WISENDEN, B. D., HINDMAN, C. J., MICHALAK, T. A., KUSCH, R. C., KAMINSKYI, S. G. W., MATHIS, A. 2007. Epidermal 'alarm substance' cells of fishes maintained by non-alarm functions: Possible defense against pathogens, parasites and UVB radiation. **Proceedings of the Royal Society B** 274: 2611-2619.

DAMASCENO, E. M., MONTEIRO, J. C., DUBOC, L. F., DOLDER, H., MANCINI, K. 2012. Morphology of the Epidermis of the Neotropical Catfish *Pimelodella lateristriga* (Lichtenstein, 1823) with Emphasis in Club Cells. **PLoS ONE** 7(11): e50255.

DIELENBERG, R. A., & MCGREGOR, I. S. 2006. Defensive behavior in ratstowards predatory odors: A review. **Neuroscience & Biobehavioural Reviews** 25: 597-609.

DOVING, K. B., & LASTEIN, S. 2009. The alarm reaction in fishes - odorants, modulations of responses, neural pathways. **Annals of the New York Academy of Sciences 1170**: 413-423.

DUBOC, L.F. 1991. **Sistemas Químicos de Alarme: Uma Revisão Sobre Reações de Alarme, com ênfase na Classe Pisces.** Tese (Graduação em Biologia Animal) - Universidade Federal de Viçosa, MG.

DUBOC, L. F. 2007. Análise comparativa e aspectos ecológicos da reação de alarme em duas espécies de Mimagoniates (Ostariophysi, Characidae, Glandulocaudinae). **Revista Brasileira de Zoologia 24 4**: 1163–1185.

EL HASSAN HAMDANI, KJELL B. DØVING. 2006. Specific Projection of the Sensory Crypt Cells in the Olfactory System in Crucian Carp, *Carassius carassius*. **Chemical Senses 31**: 63–67.

FAUSTINO, A. I., TACÃO-MONTEIRO, A., OLIVEIRA, R. F., PARICHY, D. M., LANDGRAF, R., & HERCULANO, A. M. 2017. Mechanisms of social buffering of fear in zebrafish. **Scientific Reports 7**: 44329.

FINK, S. V., & FINK, W. L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). **Zoological Journal of the Linnean Society, 72 (4)**: 297-353.

FRICKE, R. & FONG, J. D. 2024. Eschmeyer's Catalog of Fishes. **California Academy of Sciences.**

FRISCH, K. VON. 1938. Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. **Naturwissenschaften 26**: 601–606.

FRISCH, K. VON. 1941. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie. 29**: 46-145.

GARCÍA-ROA, R., SÁIZ, J., GÓMARA, B., LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. 2018. How to tackle chemical communication? Relative proportions versus semiquantitative determination of compounds in lizard chemical secretions. **Ecology and Evolution 8**: 2032-2040.

GAYOSO, J., CASTRO, A., ANADÓN, R. & MANSO, M. J. 2012. Crypt Cells of the Zebrafish *Danio rerio* Mainly Project to the Dorsomedial Glomerular Field of the Olfactory Bulb. **Chemical Senses 37**: 357–369.

GERLACH, G., & LYSIAK, N. 2006. Kin recognition and inbreeding avoidance in zebrafish, *Danio rerio*, is based on phenotype matching. **Animal Behaviour 71**: 1371–1377.

GIAQUINTO, P.C. & VOLPATO, G.L. 2001. Hunger suppresses the onset and the freezing component of the antipredator response to conspecific skin extract in pintado catfish. **Behaviour 138**: 1205-1214.

GODIN, J. G. J. & BRIGGS, S. E. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. **Animal Behaviour 51**: 117-130.

GOULD, S. J., VRBA, E. S. 1982. Exaptation—a Missing Term in the Science of Form. **Paleobiology 8(1): 4-15.**

HALL, D., SUBOSKI, M. D. 1995. Visual and Olfactory Stimuli in Learned Release of Alarm Reactions by Zebra Danio Fish (*Brachydanio rerio*). **Neurobiology of Learning and Memory 63: 229-240.**

HAMILTON, W. D. 1963. The evolution of altruistic behavior. **American Naturalist 97: 354-356.**

HANSEN, A. & ZIELINSKI, B.S. 2005. Diversity in the olfactory epithelium of bony fishes: Development, lamellar arrangement, sensory neuron cell types and transduction components. **Journal Neurocytology 34: 183-208.**

HARA, T.J. 1994. Olfaction and gustation in fish: an overview. **Acta Physiologica Scandinavica 152 (2): 207-217.**

HÜTEL, R. 1941. Die Chemische Untersuchung Des Schreckstoffes AusElritzenhaut. **Naturwissenschaften 29: 333-334.**

HÜTEL, R. & G. SPRENGLING. 1943. Über Ichthyopterin, einen blaufluoreszierende Stoff aus Fischhaut. **Liebigs Ann. Chem. 554.**

IGER, Y., ABRAHAM, M. 1990. The process of skin healing in experimentally wounded carp. **Journal Fish Biology 36: 421–437.**

KERMEN, F. FRANCO, L. M., WYATT, C. & YAKSI, E. 2013. Neural circuits mediating olfactory-driven behavior in fish. **Frontiers in Neural Circuits** (7).

LASTEIN, S., HAMDANI, H. E. & DOVING, K. B. 2008. Single unit responses to skin odorants from conspecifics and heterospecifics in the olfactory bulb of crucian carp *Carassius carassius*. **Journal of Experimental Biology** 211 (22): 3529-3535.

LAWRENCE, B.J. & SMITH, R.J.F. 1989. Behavioral Response of Solitary Fathead Minnows, *Pimephales promelas*, to alarm substance. **Journal of Chemical Ecology** 15 (1): 209-219.

LEMLY, A.D. & SMITH, R.J.F. 1987. Effects of chronic exposure to acidified water on chemoreception of feeding stimuli in fathead minnows *Pimephales promelas*: mechanisms and ecological implications. **Environmental Toxicology and Chemistry** 6: 225-238.

LI, Y., YAN, Z., LIN, A., YANG, X., LI, X., YIN, X., LI, W. & LI, K. 2024. Epidermal Oxysterols Function as Alarm Substances in zebrafish. **iScience** 27: Issue 5.

MACKENZIE, E., KNUTIE, S.A. & ROHR, J.R. 2016. The herbicide atrazine induces hyperactivity and compromises tadpole detection of predator chemical cues. **Environmental Toxicology and Chemistry** 35: 2239-2244.

MANEK, A.K., FERRARI, M.C.O., SEREDA, J.M., NIYOGI, S. & CHIVERS P. 2012. The effects of ultraviolet radiation on a freshwater prey fish: physiological stress response, club cell investment, and alarm cue production. **Biological Journal 105**: Issue 4.

MANGIACOTTI, M., FUMAGALLI, M., CASALI, C., BIGGIOGERA, M. FORNERIS, F. & SACCHI, R. 2023. Carbonic anhydrase IV in lizard chemical signals. **Scientific Reports 13**: 14164.

MANGIACOTTI, M., BAECKENS, S., FUMAGALLI, M., MARTÍN, J., SCALLI, S. & SACCHI, R. 2023. Protein–lipid Association in Lizard Chemical Signals. **SCIntegrative Organismal Biology, 5**: Issue 1.

MATHURU, A. S., KIBAT, C., CHEONG, W. F., SHUI, G., WENK, M. R., FRIEDRICH, R. W., JESUTHASAN R. 2012. Chondroitin fragments are odorants that trigger fear behavior in fish. **Current Biologu 22 (6)**: 538-544.

MAXIMINO, C., LIMA, M. G., OLIVEIRA, K. R. M. BATISTA, E. J. O., HERCULANO, A. M. 2013. “Limbic associative” and “autonomic” amygdala in teleosts: A review of the evidence. **Journal of Chemical Neuroanatomy 48**: 1-13.

MAXIMINO, C., LIMA, M. G., COSTA, C. C., GUEDES, I. M. L. & HERCULANO, A. M. 2014. Fluoxetine and WAY 100.635 dissociate increases in scototaxis and analgesia induced by conspecific alarm substance in zebrafish (*Danio rerio* Hamilton 1822). **Pharmacology Biochemistry and Behavior 124**: 425-433.

MAXIMINO, C., SILVA R. X. C., CAMPOS K. S., OLIVEIRA J. S., ROCHA S. P., PYTERSON M. P., SOUZA D. P. S., FEITOSA L. M., IKEDA S. R., PIMENTEL A. F. N., RAMOS P. N. F., COSTA B. P. D., HERCULANO A. M., ROSEMBERG D. B., SIQUEIRA-SILVA D. H., LIMA-MAXIMINO M. 2018. Sensory Ecology Of Ostariophysan Alarm Substances. **Journal of Fish Biology** **95**: 274-286.

MOWRER, O. H. 1947. On the dual nature of learning—a re-interpretation of "conditioning" and "problem-solving." **Harvard Educational Review** **17**: 102-148.

NEGRI, I. 2004. Spatial distribution of Collembola in presence and absence of a predator. **Pedobiologia** **48**: 585-588.

PARK, J. Y., OH, M. K., KANG, E. J., KIM, C. H., BEON, M. S. 2010. On the vascularization and structure of the skin of a Korean bullhead *Pseudobagrus brevicorpus* (Bagridae, Teleostei) based on its entire body and appendages. **Journal of Applied Ichthyol** **26**: 64–70.

PARRA, K. V., ADRIAN, J. C., JR., & GERLAI, R. 2009. The synthetic substance hypoxanthine 3-N-oxide elicits alarm reactions in zebrafish (*Danio rerio*). **Behavioural Brain Research** **205**: 336-341.

PFEIFFER, W. 1960. Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie** **43** (6): 193-194.

PFEIFFER, W. 1963. THE FRIGHT REACTION IN NORTH AMERICAN FISH. **Canadian Journal of Zoology** 41(1): 69-77.

PFEIFFER, W. 1963. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie** 47: 111-147.

PFEIFFER, W. 1963. Alarm substances. **Experientia** 19(3): 113-123.

PFEIFFER, W. 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. **Copeia** 1977: 653-665.

RODRIGUES, J., ROSA-SILVA, M., TERCYA, H., JESUS, P., MIRANDA, S., OLIVEIRA, H., LIMA, B., SANTOS, L., MAXIMINO, C. & SIQUEIRA-SILVA, D. 2023. Oogenesis and *in vitro* reproduction of the twospot astyanax *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758) exposed to conspecific alarm substance. **Animal Reproduction Science** 253: 107252.

SALMON, S., REBUFFAT, S & PRADO, S. 2019. Chemical Communication in Springtails: a Review of Facts and Perspectives. **Springer Link** 55: 425-438.

SANCHES, F. H. C., MIYAI, C. A., PINHA-NETO, C.F., & BARRETO, R. E. 2015. Stress responses to chemical alarm cues in Nile tilapia. **Physiology & Behavior** 149: 8-13.

SBARDELLOTO, G., SCHAEFER, L. S., OLIVEIRA, B., LOBO, M., CAMINHA, R. M., & KRISTENSEN, C. H. 2012. Processamento Cognitivo no Transtorno de Estresse Pós-Traumático: Um Estudo Teórico. **Interação em Psicologia 16**: 261-269.

SCHUTZ, F. 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie 38**: 84-135.

SILVA, P. I. M., MARTINS, C. I. M., KHAN, U. W., GJOEN, H. M., HÖGLUND, E. 2015. Stress and fear responses in the teleost pallium. **Physiology & Behavior 141**: 17-22.

SMITH, R. J. F. 1977. Chemical communication as adaptation: alarm substance of fish. **Chemical signals in vertebrates**. Boston, MA: Springer US. p. 303-320.

SMITH, R. J. F. 1992. Alarm signals in fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries 2**: 33-63.

SMITH, M. E. 2000. Alarm response of *Arius felis* to chemical stimuli from injured conspecifics. **Journal Chemical Ecology 26**: 1634–1647.

ÜNLÜ, A.G., OBRYCKI, J.J. & BUCHER, R. 2020. Comparison of native and non-native predator consumption rates and prey avoidance behavior in North America and Europe. **Ecology and Evolution 10**: 13334-13344.

VALENTINCIC, T.B. & CAPRIO, J. 1994. Chemical and visual control of feeding and escape behaviors in the channel catfish *Ictalurus punctatus*. **Physiology and Behavior** 55: 845-855.

VERHEIJEN, F.J. 1956. Transmission of a flight reaction amongst a school of fish and the underlying sensory mechanisms. **Experientia** 12 (5): 202-204.

VERHEIJEN, F. J. 1963. Alarm Substance and Intra-specific Predation in Cyprinids. **Naturwissenschaften** 49: 356.

VOLPATO, G.L.; CASTRO, A. L. D. S.; FREITAS, E. G. D.; GIAQUINTO, P. C.; CASTILHO, M. F. D.; PEREIRA, E. M., & JORDÃO, L. C. Comunicação química em peixes. 2006. **AquaCiência 2004: Tópicos Especiais em Biologia Aquática e Aquicultura: palestras**. 15-44.

VON BARTHELD, C.S., MEYER, D.L., FIEBIG, E. EBBESSON, S. O. E. 1984. Central connections of the olfactory bulb in the goldfish, *Carassius auratus*. **Cell and Tissue Research** 238: 475-487.

WIN, T. 2000. Isolation and structural identification of an alarm pheromone from the giant danio *Danio malabaricus* (Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). **Tese (PhD) Diss. Universität Oldenburg**.

WISEDEN, B. D., & SMITH, R. J. F. 1998. A re-evaluation of the effect of shoalmate familiarity on the proliferation of alarm substance cells in ostariophysan fishes. **Journal of Fish Biology** 53: 841-846.

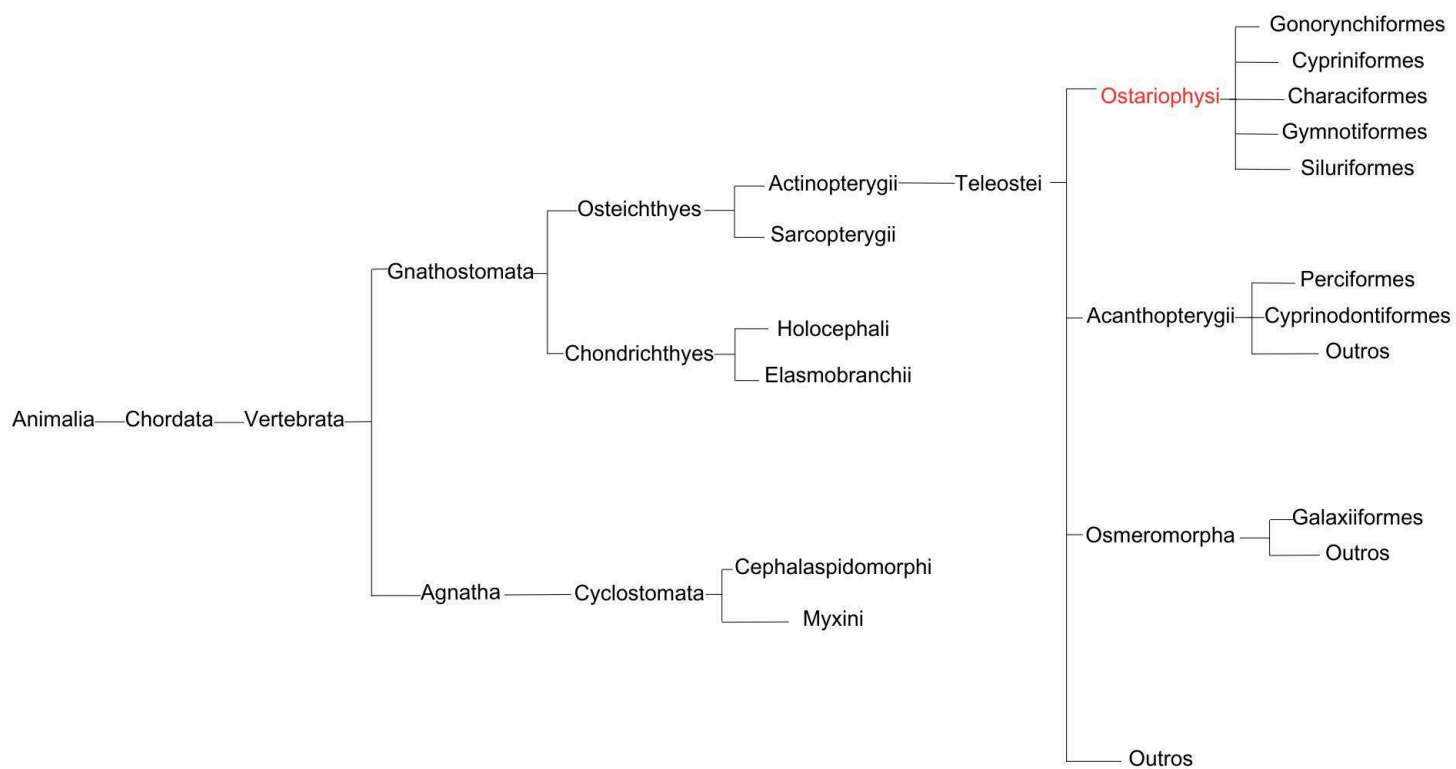
ZACCONE, G., TAGLIAFIERRO, G., FASULO, S., CONTINI, A., AINIS, L., RICCA, M. B. 1990. Serotonin-like immunoreactivity in the epidermal club cells of teleost fishes. **Histochem 93**: 355–357.

APÊNDICE I

Quadro comparativo com as espécies citadas neste trabalho, cujo nomes sofreram alterações desde os trabalhos citados.

| Espécie citada | Nome no artigo original | Artigo original |
|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------|
| <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) | <i>Phoxinus leavis</i> (Linnaeus, 1758) | FRISCH, (1938) |
| <i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus, 1766) | <i>Arius felis</i> (Linnaeus, 1766) | SMITH, (2000) |
| <i>Pseudaspius hakonensis</i> (Günther, 1877) | <i>Tribolodon hakonensis</i> <i>taszanowskii</i> (Günther, 1877) | PFEIFFER, (1960) |
| <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) | <i>Tinca vulgaris</i> (Linnaeus, 1758) | PFEIFFER, (1963c) |
| <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) | <i>Noemacheilus barbatulus</i> (Linnaeus, 1758) | SMITH, (1977) |
| <i>Devario malabaricus</i> (Jerdon, 1849) | <i>Danio malabaricus</i> (Jerdon, 1849) | WIN, (2000) |
| <i>Plicofollis layardi</i> (Günther, 1866) | <i>Arius tenuispinis</i> (Günther, 1866) | AL-BANAW <i>et al.</i> (2009) |
| <i>Coreobagrus brevicorpus</i> (Mori, 1936) | <i>Pseudobagrus brevicorpus</i> (Mori, 1936) | PARK <i>et al.</i> (2010) |

APÊNDICE II



Árvore filogenética mostrando os grupos taxonômicos citados neste trabalho.

