

Etologia Comparada de Dois Ciprinídeos: *Brachydanio rerio* e *Tanichthys albonubes*

MARIA DO CÉU BAPTISTA (*)
VITOR C. ALMADA (*)

1. INTRODUÇÃO

O estudo comparativo dos comportamentos de espécies aparentadas, quando adequadamente combinado com dados independentes sobre as relações filogenéticas entre os organismos e as particularidades da sua ecologia, constitui um instrumento fundamental para integrar o estudo da história evolutiva e da ecologia comportamental das espécies a comparar (Huntingford, 1984; Krebs & Davies, 1981).

De facto, só uma análise comparativa detalhada permite distinguir num grupo de espécies aparentadas, os padrões de comportamento herdados de um ancestral comum daqueles que se originaram na história particular de cada linhagem como resposta às pressões selectivas a que esteve sujeita, em função das condições ecológicas em que a sua evolução teve lugar.

Ao mesmo tempo, o estudo comparativo dos comportamentos permite relacionar os traços etológicos com outras facetas do fenótipo, nomeadamente tamanho e forma do corpo, que em conjunto constitui o complexo de caracteres de que depende a sobrevivência e a reprodução de cada espécie.

Um dos trabalhos pioneiros, nesta área, ao nível dos peixes foi a investigação de Ewing (1975) que procedeu ao estudo comparativo dos comportamentos agonísticos num grupo de espécies de ciprinodontídeos estreitamente aparentadas.

Entre os ciprinídeos Kortmulder (1972, 1982) realizou estudos comparativos dos comportamentos em numerosas espécies do género *Barbus*.

Um dos problemas que surge frequentemente neste tipo de comparações, quando se abordam espécies com estreita afinidade filogenética e dimensões e morfologia semelhantes, consiste no facto de grande parte das diferenças serem de ordem quantitativa, manifestando-se nas frequências relativas, nas sequências e contextos em que os padrões de comportamento surgem o que obriga ao desenvolvimento de técnicas de análise estatística capazes de detectar e quantificar as diferenças existentes.

Neste trabalho apresentam-se os resultados de um estudo comparativo dos

(*) Unidade de Investigação em Eco-Etologia, ISPA.

comportamentos de duas espécies de ciprinídeos *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822) (nome-comum: zebra) cuja distribuição se situa na parte Este da Índia, e *Tanichthys albonubes* Lin 1932 (nome-comum: falso-neon), que tem como *habitat* natural a região de Cantão — Montanha da Nuvem Branca (China).

Trata-se de dois peixes de pequenas dimensões (comprimento máximo: 4 a 5cm para *B. rerio* e 4cm para *T. albonubes*), produzidos intensivamente para o mercado de peixes ornamentais.

Não existiam até à data descrições dos padrões de comportamento básicos destas espécies.

No presente trabalho procurou-se realizar, em primeiro lugar descrições dos comportamentos básicos de cada espécie, procedendo-se em seguida à sua comparação.

Esperava-se que as diferenças fossem essencialmente de ordem quantitativa dada a proximidade filogenética e a semelhança de tamanho e forma de ambas as espécies.

Assim, as comparações foram realizadas com base nas frequências e proporções relativas de ocorrência dos diferentes comportamentos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Todos os peixes foram adquiridos no comércio da especialidade. Segundo as informações que foi possível obter junto dos comerciantes, trata-se, em ambos os casos, de peixes importados de Singapura. É importante salientar que se trata de *stocks* domesticados e cultivados intensamente desde há muitas dezenas de anos.

Embora os exemplares de *B. rerio* correspondessem a fenótipos semelhantes aos selvagens (Sterba, 1973), no caso dos exemplares de *T. albonubes* é preciso notar que os *stocks* disponíveis no comércio, embora com fenótipos equivalentes aos descritos para a forma selvagem, têm uma história que envolveu nos primeiros tempos da sua cultura alguma hibridação com *Aphyocypris pooni* Lin 1939 (Sterba, 1973).

Portanto, os resultados que se apresentam neste trabalho devem ser considerados como válidos para o *stock* domesticado que actualmente circula entre os aquarofilistas.

Neste trabalho utilizaram-se indivíduos que mediam entre 3.0 e 3.9cm para *B. rerio* e entre 2.7 e 3.4cm para *T. albonubes*.

Na realização deste trabalho foi utilizado um aquário de 115x30x40cm equipado com filtro biológico (dois filtros de fundo com um «air-lift» cada). Estes filtros encontravam-se cobertos por uma camada de areia fina com uma altura de cerca de 7cm. A temperatura da água foi mantida constante a 25°C. O aquário era iluminado por uma lâmpada fluorescente de 20W, regulada automaticamente para um fotoperíodo e 12 horas diárias (LD 12:12).

Este aquário foi dividido em duas partes sensivelmente iguais, por uma placa de vidro forrada com plástico autocolante azul opaco, de forma a que cada uma das partes funcionasse como um aquário de 57x30x40cm, usado para a observação de cada uma das espécies.

A alimentação consistiu exclusivamente em flocos «Tetra Min».

A recolha de dados foi realizada em duas fases distintas.

Na primeira fase realizou-se uma amostragem *ad libitum*, para o conjunto dos indivíduos (13 indivíduos de *B. rerio* e 12 indivíduos de *T. albonubes*), num total de 19 horas para cada espécie. Com esta amostragem pretendia-se elaborar um etograma preliminar.

Na segunda fase efectuou-se uma amostragem de sequências de interacção.

Para o efeito, foram constituídos dois grupos de três machos e três fêmeas cada, por espécie, no aquário descrito acima.

Todos os exemplares eram identificados individualmente durante as observações através das suas características individuais (por exemplo pequenas diferenças de cor) e tamanhos relativos.

As sessões de observação deste tipo tinham a duração de uma hora diária para cada grupo e espécie, existindo uma base de tempo de 30 em 30 segundos onde eram registadas todas as sequências de interacção. Em cada registo era anotado: (1) o agente; (2) o destinatário; (3) o tipo de comportamento — utilizando um código pré-estabelecido.

O primeiro grupo de cada espécie foi observado num total de 18 horas e o segundo grupo num total de 16 horas.

A análise estatística dos dados foi efectuada com o programa de computador Statgraphics. Utilizou-se o teste de Wilcoxon ou o de Mann-Whitney consoante os dados eram emparelhados ou não.

A análise de tabelas de contingência foi efectuada com testes baseados na estatística G que apresenta largas vantagens em relação ao Qui-Quadrado.

3. RESULTADOS

3.1. Descrição dos Padrões de Comportamento

Nos Quadros 1, 2 e 3 descrevem-se sinteticamente os padrões de comportamento observados em cada uma das espécies. No caso de *B. rerio* não foi possível observar os padrões de comportamento acasalamento e postura.

Os Quadros 1, 2 e 3 mostram que os comportamentos observados são basicamente semelhantes nas duas espécies diferindo predominantemente nos detalhes da locomoção e nas frequências de ocorrência em cada espécie (ver análise quantitativa).

QUADRO 1
Padrões de comportamentos não-sociais observados para cada uma das duas espécies

Comportamentos não-sociais	<i>Brachydanio rerio</i>	<i>Tanichthys albonubes</i>
	Oscilações do corpo e da barbatana caudal	
Locomoção	1 a 3 oscilações – pequena "pausa" fecho da caudal abertura da dorsal e da anal	Pequena propulsão dorsal, anal e caudal abertas "pausa" dorsal, anal e caudal fechadas
	Dorsal e anal sincronizadas	Dorsal, anal e caudal sincronizadas
	"Pausas" das oscilações; encurvamento do corpo Barbatanas dorsal e anal fechadas	
Mudança de direcção	Batimentos das barbatanas peitorais	
Subida na coluna de água	Dorsal fechada	Dorsal e anal com pequenos movimentos laterais
	Movimentos ondulatórios do corpo de pequena amplitude	
Posição Estacionária	Movimentos das peitorais (não visível)	
	Repouso	Ausente
Batimentos com as peitorais		
Dorsal e anal abertas		

QUADRO 2
Padrões de comportamentos sociais observados para cada uma das espécies

Comportamentos não-sociais	<i>Brachydanio rerio</i>	<i>Tanichthys albonubes</i>
Perseguição	Natação rápida, dirigida no sentido de um peixe que se encontra em fuga	
		Dorsal, anal e ventrais completamente abertas (por vezes, no peixe que persegue)
Investida	Natação rápida O indivíduo que investe, após o primeiro movimento, não acompanha as evoluções do outro na sua fuga Investida pode evoluir para perseguição	
		Dorsal e anal abertas, antes de investir (por vezes)
Toque	Após perseguição ou investida. Dirigido a várias partes do corpo	
		Dorsal, anal e ventrais abertas (por vezes no indivíduo que dá o toque)
Fuga	Natação rápida. Após perseguição ou investida	
Natação em círculo	Corpos paralelos ou anti-paralelos. Ligeiramente arqueados. Subida dos dois indivíduos na coluna de água. Pode ocorrer toque	
	Cerca de 3cm	Cerca de 2cm
	Dorsal e anal abertas (de ambos)	Dorsal, anal, caudal e ventrais abertas Peitorais batem rapidamente Aumento do arqueamento do corpo durante a subida Aproximação da parte posterior do corpo
Exibição de barbatanas	Dorsal, anal, caudal e ventrais abertas	

QUADRO 3
Padrões de comportamentos de acasalamento e postura em T. albonubes

COMPORTAMENTO SEXUAL	
Corpos paralelos e muito próximos um do outro	
Macho coloca a parte posterior do corpo por cima da parte posterior do corpo da fêmea	
Esta inclina a parte ventral para o lado em que se encontra o macho	
Ambos estremezem	
Depois verifica-se a separação dos dois peixes	

3.2. Análise Quantitativa

Nas comparações que se seguem têm-se em conta os conteúdos das interacções.

3.2.1. Comparações de frequências dos padrões de comportamento social por espécie (sexo do agente e do destinatário)

No Quadro 4 comparam-se as frequências de ocorrência dos diferentes padrões de comportamento social em função do sexo do agente e do destinatário para *B. rerio*. No Quadro 5 classificam-se os comportamentos em agonísticos e sexuais consoante ocorreram predominantemente em interacções entre indivíduos do mesmo sexo ou entre indivíduos de sexo oposto. Só foram classificados os comportamentos para os quais se tinham revelado diferenças estatisticamente significativas quanto ao sexo do agente e do destinatário.

QUADRO 4
Comparação das frequências dos comportamentos sociais em B. rerio em função do sexo do agente e do destinatário

Comportamento (N = 34)	Agente MM/FF		Destinatário MM/FF	
	Z	p	Z	p
Perseguição + toque ventral posterior	-7.11	***	6.46	***
Perseguição + outros toques	-6.55	***	-6.29	***
Perseguição sem toque	-3.33	***	-0.71	NS
Investida + toque ventral posterior	-3.49	***	2.70	**
Investida + outros toques	-5.02	***	-3.12	**
Investida sem toque	-4.32	***	-2.83	**
Natação em círculo	-3.23	**	-4.69	***
Exibição de barbatanas	-1.74	NS	-1.74	NS
	Mann-Whitney		Wilcoxon	

***: $p < 0.001$; **: $p < 0.01$; NS: não significativo.

QUADRO 5
Classificação dos comportamentos em agonísticos e sexuais em B. rerio

COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS	
Perseguição com outros toques	
Investida com outros toques	
Investida sem toque	
Natação em círculo	
SEXUAIS	
Perseguição com toque ventral posterior	
Investida com toque ventral posterior	

Nos Quadros 6 e 7 apresentam-se resultados de procedimentos equivalentes para os comportamentos de *T. albonubes*.

QUADRO 6
Comparação das frequências dos comportamentos sociais em T. Albonubes em função do sexo do agente e do destinatário

Comportamento (N = 34)	Agente MM/FF		Destinatário MM/FF	
	Z	p	Z	p
Perseguição + toque ventral posterior	-6.36	***	6.29	***
Perseguição + outros toques	-6.66	***	-5.87	***
Perseguição sem toque	-5.11	***	0.62	NS
Investida + toque ventral posterior	6.73	***	2.70	***
Investida + outros toques	-6.75	***	-4.46	***
Investida sem toque	-6.22	***	-0.46	NS
Natação em círculo	-2.09	*	-1.80	NS
Exibição de barbatanas	-3.43	***	-3.78	***
	Mann-Whitney		Wilcoxon	

***: $p < 0.001$; *: $p < 0.05$; NS: não significativo.

QUADRO 7
Classificação dos comportamentos em agonísticos e sexuais em B. rerio

COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS Perseguição com outros toques Investida com outros toques Exibição de barbatanas SEXUAIS Perseguição com toque ventral posterior Investida com toque ventral posterior

Constata-se que em ambas as espécies a maioria dos comportamentos sociais são iniciados pelos machos.

Utilizando os critérios de classificação dos comportamentos em agonísticos e sexuais enunciados acima foi possível identificar em ambas as espécies alguns padrões de comportamento como pertencentes a cada uma destas categorias (ver Quadros 5 e 7).

3.2.2. Comparação das proporções de frequências de comportamentos entre as duas espécies.

No Quadro 8 apresenta-se um resumo das comparações das proporções relativas de ocorrência dos diferentes padrões de comportamento entre as espécies.

QUADRO 8
Comparação das proporções relativas de ocorrência dos diferentes padrões de comportamento entre as espécies

Natação em círculo — <i>B. rerio</i>	
Exibição de barbatanas — <i>T. albonubes</i>	p<0.001
Outros toques	
Perseguição — <i>B. rerio</i>	
Investida — <i>T. albonubes</i>	p<0.001
Toques agonísticos — <i>B. rerio</i>	
Natação em círculo + Exibição de barbatanas — <i>T. albonubes</i>	p<0.01
Perseguição sem toque — <i>B. rerio</i>	
Investida sem toque — <i>T. albonubes</i>	p<0.001
Toque ventral posterior	
Perseguição — <i>B. rerio</i>	
Investida — <i>T. albonubes</i>	p<0.001
Comportamentos sexuais — <i>B. rerio</i>	
Comportamentos agonísticos — <i>T. albonubes</i>	p<0.01

Comparação das Proporções de Frequências de Comportamentos (g.l. = 1)

4. DISCUSSÃO

a) Em *T. albonubes* a natação é constituída por sequências de impulsos mais curtas que em *B. rerio*, com mais pausas entre impulsos e um número menor de batimentos da barbatana caudal por impulso. Esta espécie também tem uma maior capacidade para pairar e permanecer mais tempo em suspensão na coluna de água, o que parece facilitado por manter a dorsal aberta durante a natação.

Esta diferença nos padrões de locomoção entre as duas espécies pode reflectir o facto de *B. rerio* ser uma espécie que desova em água livre e se move muito activamente na parte superior da coluna de água (Miller, 1979), possivelmente em áreas relativamente livres de vegetação.

Dado que *T. albonubes*, desova em tufos de vegetação sugere-se que os seus padrões de movimento estão particularmente adaptados à deslocação junto à vegetação, em áreas mais restritas.

b) A diferença básica nas capacidades locomotoras, das duas espécies, parece influenciar a forma dos padrões de comportamento social e as respectivas sequências. Assim enquanto em *B. rerio* a perseguição é o comportamento social mais frequente, em *T. albonubes* é a investida. Esta diferença exprime-se tanto nos comportamentos sexuais como nos agonísticos. Embora em ambas as espécies o comportamento de corte do macho envolva toques frequentes no ventre da fêmea, em *B. rerio* estes seguem-se em regra a uma perseguição enquanto que em *T. albonubes* se seguem geralmente a uma investida. Também os toques agonísticos (toques não ventrais-posteriores) presentes em ambas as espécies seguem mais frequentemente as investidas em *T. albonubes* do que em *B. rerio*.

Parece portanto, que os comportamentos sociais de *T. albonubes*, embora incluindo os mesmos elementos básicos que em *B. rerio* estão integrados em sequências em que em vez de grandes deslocações em água livre prevalecem impulsos curtos e muito rápidos que são no fundo o que caracteriza a investida.

Esta interpretação é consistente com a hipótese avançada acima de que *T. albonubes* tem uma maior capacidade para travar e mobilizar-se e efectuar manobras de precisão em pouco espaço. O facto de, nesta espécie, haver uma incidência maior de exhibições de barbatanas e natações em círculo, comportamentos que envolvem precisamente uma capacidade de manobra elevada em pouco espaço, apoia igualmente esta interpretação.

c) Foi comprovada a existência de comportamentos agonísticos no interior dos grupos, apesar de em ambas as espécies se formarem cardumes.

Os comportamentos agonísticos são predominantemente masculinos. A maior ou menor incidência destes comportamentos pode estar relacionada com o tipo de desova que ocorre em cada uma das espécies.

Assim, estes comportamentos são mais estruturados em *T. albonubes* (maior incidência dos comportamentos natação em círculo e exhibição de barbatanas) que apresenta, como já se disse, uma desova em tufos de vegetação.

Os machos podem eventualmente defender, mesmo que temporariamente, os tufos em que a postura tem lugar (territórios temporários).

Pelo contrário, em *B. rerio* a desova dá-se em água livre e seria difícil que os machos se espaçassem durante a corte, uma vez que tem que perseguir activamente as fêmeas e na prática devem ser as fêmeas a conduzir os movimentos dos machos.

Kortmulder (1982) já tinha referido estes tipos contrastantes de comportamento social durante a reprodução em espécies distintas do género *Barbus*.

Há a salientar ainda que em *T. albonubes* o dimorfismo sexual é mais acentuado, o que pode estar relacionado com a maior frequência dos comportamentos agonísticos (Turner, 1986).

BIBLIOGRAFIA

- Algranati, F.D. & Perlmutter, A. (1981). Attraction of zebrafish, *Brachydanio rerio*, to isolated and partially purified chromatographic fractions. *Env. Biol. Fish*, 6(1): 31-38.

- Bloom, H.D. & Perlmuter, A. (1977). A sexual aggregating pheromone system in the zebrafish, *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan). *J. Exp. Zool.*, 199(2): 215-226.
- Dill, L.M. (1974a). The escape response of the zebra danio (*Brachydanio rerio*), I. The stimulus for escape. *Anim. Behav.*, 22: 711-722.
- Dill, L.M. (1974b). The escape response of zebra danio (*Brachydanio rerio*), II. The effect of experience. *Anim. Behav.*, 22: 723-730.
- Eaton, R.C. & Nissanov, J. (1985). A review of Mauther-initiated escape behavior and its possible role in hatching in inunature zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Env. Biol. Fish.*, 12(4): 265-279.
- Euing, A.W. (1975). Studies of the behaviour of cyprinodont fish. II. The evolution of aggressive behaviour in the world rivulins. *Behaviour*, 52: 172-195.
- Golubev, A.V. (1984). The role of chemical stimuli in the team and spawning behaviour of zebrafish *Brachydanio rerio* (Hamilton-Buchanan) (Cyprinidae). *Vopr. Ikhtiol.*, 24(6): 1020-1027.
- Golubev, A.V. (1985). Role of chemical stimuli in group and spawning behavior of zebrafish, *Brachydanio rerio*. *J. Ichthyol.*, 25(1): 66-73.
- Huntingford, F.A. (1984). *The Study of Animal Behaviour*. London: Chapman & Hall.
- Kortmulder, K. (1972). A comparative study in colour patterns and behaviour in 7 Asiatic Barbus species: a progress report. *Behaviour*, suppl. 19.
- Kortmulder, K. (1982). Etho-ecology of 17 Barbus species (Pisces: Cyprinidae). *Neth J. Zool.*, 32(2): 144-168.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Miller, P.J. (1979). Adaptiveness and implications of small size in teleosts. pp. 263-306. In *Zool. Soc. Lond.*, (Miller, P.J., Ed.), p. 44. Fish Phenology: Anabolic Adaptiveness in Teleost Fish. London: Academic Press.
- Pfeiffer, W., Denoix, M., Wehr, R., Gnass, D., Zachert, I. & Breisch, M. (1986). Slow motion analysis of the flight reaction of Ostariophysean fish and the significance of the «Mauther reflex». *Zool. Jahrb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere)*, 90(1): 115-165.
- Rehnberg, B.g. & Smith, R.J.F. (1988). The influence of alarm substance and shoal size on the behaviour of zebra danios, *Brachydanio rerio* (Cyprinidae). *J. Fish. Biol.* 33(1): 155-163.
- Smith, R.J.F. (1986). Reduced alarm substance cell counts in male and androgen treated zebra danios (*Brachydanio rerio*). *Can. J. Zool.*, 64(2): 551-553.
- Turner, G. (1986). In *The Behaviour of Teleost Fishes* (Pitcher, J., Ed.), pp. 253-274. Teleost Mating Systems and Strategies.

RESUMO

Neste trabalho apresentam-se os resultados de um estudo comparativo dos comportamentos de dois pequenos ciprinídeos *Brachydanio rerio* e *Tanichthys albonubes* com incidência especial nos comportamentos sociais.

Ao nível qualitativo, os repertórios comportamentais das duas espécies revelaram-se muito semelhantes, mas uma análise quantitativa mostrou diferenças significativas ao nível dos comportamentos agonísticos e de acasalamento, que parecem relacionar-se com diferenças na estrutura básica dos padrões de locomoção entre as espécies.

Sugere-se que os contrastes comportamentais encontrados estão em relação com diferenças na ecologia das espécies comparadas.

Palavras-chave: Método comparativo, Comportamento social, Comportamento agonístico, Comportamento sexual, Locomoção.

ABSTRACT

In this paper we present the results of a comparative study of the behaviour of two small cyprinid fishes *Brachydanio rerio* and *Tanichthys albonubes*, with special emphasis on social behaviour.

Although the behavioural repertoires of the two species are very similar, quantitative analysis

revealed significant differences in the organization of agonistic and sexual behaviour. It is argued that these contrasting features reflect differences in the basic structure of locomotory behaviour.

It is suggested that the behavioural differences between the two species are related to contrast in their ecology.

Key words: Comparative method, Social behaviour, Agonistic behaviour, Sexual behaviour, Locomotion.