

Suspensão das descargas de eletrolocação-comunicação e tamanho corporal no peixe-elétrico *Gymnotus carapo* Miller, 1966 (Osteichthyes, Gymnotidae)

Francisco Gouvêa Junior¹
Rosa Mary Stopa¹
Hugo Medeiros G. de Paula²
Katsumasa Hoshino¹

ELECTROLOCATION-COMMUNICATION
DISCHARGES ARREST AND BODY
SIZE IN THE ELECTRIC-FISH
Gymnotus carapo MILLER, 1966
(OSTEICHTYES, GYMNOTIDAE)

ABSTRACT: Body size in many animal species determines dominance and submissive relationships, being the smallest the submissive ones. Temporary arrest of electrolocation-communication discharges characterizes submission in the low-voltage electric fish *Gymnotus carapo* Miller, 1966. The present study investigated if larger sized individuals of this species may also present electric discharges arrest (EDA) when stimulated by the electrical pulses generated by smaller conspecifics. The electric discharges of 20 animals (210 to 350 mm, standard-length) were monitored by polygraphic recordings, before, during and after the presentation of discharges emitted by 50-100 mm smaller fishes,

¹ Departamento de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Paulista – UNESP

² Bolsista CAPES. Doutorando em Zoologia, Inst. Biociências, UNESP, Botucatu.

³ Correspondência para K. Hoshino, Departamento de C. Biológicas, FC-UNESP, Av. Luiz E. Carrijo Coube, s/n 17033-360 – BAURU, SP. hoshino@fc.unesp.br

maintained in an isolated aquarium. Twelve animals showed long-lasting EDA. The number of greater animals showing EDA raised when differences between body sizes were increased. As the same animals did not present such response when confronted with discharges emitted by animals with equivalent or greater sizes, it was concluded that the species could use the EDA, originally a defense reaction, as part of the ambush strategy for cannibalistic predation.

Key words: *Gymnotus carapo*, electric-fish, discharges, social interaction, body size

INTRODUÇÃO

A capacidade de gerar e detectar descargas elétricas, compartilhada por muitos animais aquáticos, é um fenômeno bastante estudado e tema constante dos manuais e cursos acadêmicos de fisiologia comparativa. A utilização de descargas de alta voltagem para fins de defesa ou predação é feita por diferentes animais, tal como a enguia. Os gimnotídeos da América do Sul e os mormorídeos da África, embora não possuam parentesco evolucionário próximo entre si, desenvolveram a capacidade de gerarem descargas de baixa voltagem e detectar as alterações do campo elétrico para o monitoramento do ambiente físico, propriedade conhecida como eletrolocação (LISSMAN, 1958; HEILIGENBERG & BASTIAN, 1980; BULLOCK *et al.*, 1979). Esta capacidade permitiu a adaptação a ambientes turvos ou lodosos e à vida de hábitos noturnos (HOPKINS, 1972; CORRÊA, 1991). Além disto, esses dois grupos utilizam as descargas elétricas para a comunicação intraespecífica (HOPKINS, 1972, 1974; BASTIAN, 1994). O reconhecimento da espécie, do sexo, intenções de agressão e apaziguamento são as informações trocadas nas interações sociais (HOPKINS, 1988).

Gymnotus carapo Miller, 1966 é uma das espécies de peixe-elétrico dos rios brasileiros e é conhecido popularmente com os nomes de tuvira ou espadinha. Ele apresenta descargas de, no máximo, um milivolt, com frequências de base entre 50 a 70 Hz (STOPA, 1998). Aumentos fásicos desta frequência de des-

cargas, que atingem até 250 hz, ocorrem em resposta a estímulos que despertam a atenção do animal ou nas interações sociais para disputa e estabelecimento de hierarquias de dominância, segundo KRAMER (1990). Para este autor, a suspensão abrupta das descargas por períodos curtos está associada à imobilidade e retirada, enquanto a de longa duração se relaciona com a submissão na hierarquia de dominância.

Apesar da associação estabelecida entre submissão e suspensão de descargas (SD), STOPA (1998) observou casos de *G. carapo* de maior porte que apresentam SD quando detectam descargas de um coespecífico de tamanho menor. Este fato sugere que as SD podem ser associadas também à dominância, pois o maior tamanho corporal é fator determinante de dominância na maioria dos animais (KREBS & DAVIES, 1993). Tendo em vista esta possibilidade, o presente trabalho objetivou confirmar a possibilidade das descargas de *G. carapo* de tamanho maior apresentar SD e, em caso afirmativo, colher outras informações para se tentar inferir a função adaptativa deste padrão de resposta nos animais de maior porte que não está ainda assinalada na literatura.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados *G. carapo* (Osteichthyes, Gymnotidae) com comprimentos-padrão de 50 a 400 mm, sem distinção de sexo e idade. Eles foram adquiridos, em 3 levadas distintas, de criadores particulares da região do pantanal mato-grossense (MS). Os animais foram estocados em grupos de 10 a 20 animais, por um mínimo de sete dias, em um tanque-viveiro de cimento amianto com capacidade de 1.000 litros, sob condições naturais de luz e temperatura (17 a 26° C). Minhocas vivas, numa proporção de 10 gramas/dia/peixe foram fornecidas como alimento.

A primeira etapa do estudo procurou comprovar a ocorrência sistemática de SD em animais de maior porte. Para isto, as descargas elétricas individuais de 20 peixes (peixes-foco), com comprimentos-padrão de 210 a 350 mm foram monitoradas para detecção da SD em resposta à apresentação das descargas emitidas por um coespecífico (peixe-estímulo) de com-

primento 50 a 100 mm relativamente menor. Confirmado tal fato, a segunda etapa avaliou se a magnitude das diferenças desempenhava papel importante na ocorrência de SD visto a sugestão de correlação entre ocorrência de SD e maiores diferenças de tamanho. Assim, os dez peixes-foco maiores (comprimentos-padrão superiores que 300 mm) da etapa anterior foram avaliados uma outra vez, após repouso mínimo de 7 dias. Nesta etapa, foram apresentadas as descargas de peixes-estímulos com mais de 120 mm de diferença em tamanho. Tendo em vista o aumento da incidência de SD nesta segunda etapa, todos os 20 peixes-foco usados anteriormente foram avaliados, em uma terceira etapa, com a apresentação das descargas de peixes-estímulo provenientes de animais de tamanho aproximado. Dez deles foram testados com as descargas de animais com tamanho até 30 mm maior, tomando-se o cuidado para que a diferença não ultrapassasse 10% do comprimento-padrão do peixe-foco. O restante foi testado com peixes-estímulos com tamanhos até 10% menores. A seqüência de avaliação, i.e, se o primeiro teste seria feito com o animal maior ou com o de tamanho aproximado, foi determinada por sorteio para evitar a mesma ordem de avaliação. Todos os testes foram feitos entre 14 e 17 horas e com os peixes-foco em jejum prévio de dois dias. As avaliações foram feitas sempre com peixes-foco e peixes-estímulos provenientes do mesmo tanque-viveiro.

O monitoramento das SD do peixe-foco foi feito de acordo com as descrições de STOPA (1998) e STOPA & HOSHINO (1999). O animal, escolhido e medido, foi transferido para o laboratório e mantido por um mínimo de 7 dias em um aquário de vidro (250 x 500 x 250 mm) com água de poço artesiano. A água era aerada e mantida sob variações naturais de luz e temperatura (20-26° C). O fundo do aquário foi forrado com uma camada de areia de 15 mm de espessura. Um pedaço de cano de PVC de 24 a 40 mm de diâmetro e comprimento de 50 a 280 mm foi colocado na região central do fundo para ser usado como abrigo pelo animal. As dimensões deste pedaço de cano foram escolhidas de acordo com o tamanho do animal. As pontas, sem isolamento (20 mm), de dois cabos elétricos foram fixadas no centro das paredes laterais opostas no sentido longitudinal do aquário. Estes cabos coletavam as descargas elétricas do peixe e as transmitiam para um amplificador de alta impedância e,

posteriormente, o sinal amplificado alimentava um fisiógrafo (Electronics for Medicine, Houston, Texas, U.S.A.). O aquário do peixe-foco foi isolado visualmente por um anteparo externo opaco, munido de visor (25 x 30 mm) para observação do animal. Os registros foram efetuados em diferentes velocidades e ampliações. Apenas um teste foi realizado a cada sessão, executando-se os três primeiros animais estudados nos quais foram feitas repetições da apresentação de descargas para conhecimento das características do fenômeno estudado.

O peixe-estímulo, escolhido previamente pelo seu tamanho, foi colocado em outro aquário, similar ao do peixe-foco, no mínimo 2 horas antes dos testes (média de 3 horas). A apresentação das descargas deste animal ao aquário do peixe-foco foi feita através da transmissão por um par de cabos elétricos, com suas pontas desencapadas fixadas no fundo dos aquários, próximos às extremidades dos abrigos de PVC. Um interruptor manual, intercalado nos cabos, permitia ao observador ligar e desligar a transmissão das descargas. A duração da apresentação das descargas foi padronizada para 40 segundos.

A análise comparativa e visual dos padrões de resposta registrados foi efetuada por dois avaliadores independentes com concordância de 100%. As diferenças na proporção de ocorrência das SD nas três etapas foram comparadas *post-hoc*, após o término do estudo, usando-se o teste de qui-quadrado para comparação do número de animais que apresentaram SD.

RESULTADOS

As observações dos animais e os registros eletrográficos confirmaram que o *G. carapo* repousa durante o período diurno, dentro dos abrigos, com descargas de 50 a 70 Hz, com ritmicidade regular e amplitude estável (Figura 1-A1). A movimentação do animal mostrou aumentar a frequência destas descargas, promover oscilações da linha de base do registro e variação na amplitude.

A apresentação das descargas de coespecíficos induziu ou manteve a imobilidade prévia, ao menos inicialmente, nos peixes-foco. Movimentos de natação, sugestivos de atividade exploratória, e ataques aos eletrodos transmissores foram obser-

vados, com diferentes tempos de latência e duração, em cerca de 20% dos testes realizados. A metade dos testes realizados mostrou, principalmente na terceira etapa, uma parada ou mudança transitória de até dois segundos no padrão de descarga do peixe-foco, no início e/ou fim da apresentação das descargas do peixe-estímulo. Os períodos destacados com *i* nos segmentos A-1 e B-1 da Figura 1 ilustram dois casos de aumento transitório da frequência de descargas. O destaque *iii* do segmento B-3 mostra a mesma variação transitória por ocasião do fim da estimulação. Estas variações breves diminuíram nos casos em que os testes foram repetidos sucessivamente na mesma sessão. Em virtude de tal fato, somente os casos de suspensão das descargas por mais de 20 segundos contínuos ao longo da apresentação do estímulo experimental foram consideradas como sendo SD (Figura 1-A). As SD de um mesmo animal não variaram nas observações feitas repetidamente.

Doze peixes-foco (60%) dentre os 20 avaliados na primeira etapa do presente estudo, mostraram SD. A SD, na maioria dos casos e como ilustrado no segmento 2-A da figura 1, se prolongou por minutos além do término da estimulação, tendo sido o caso máximo interrompido no quarto minuto pela apresentação de batidas manuais no aquário feitas pelo observador. Nos demais casos, constatou-se o retorno espontâneo das descargas no peixe-foco, como ilustrado nos segmentos 2 e 3 da Figura 1-A, após abertura do circuito de transmissão das descargas entre os aquários. Os registros mostraram que o fechamento do circuito para transmissão das descargas promovia a possibilidade do registro das descargas dos peixes-estímulo com baixas amplitudes em alguns casos (Figura 1, períodos assinalados *ii* e *iii* nos segmentos 1 e 2). Este fato permitiu observar que as SD dos peixes-foco podem ocorrer tanto nos casos em que houve manutenção, como nos de suspensão, das descargas feitas pelos peixes-estímulos. A avaliação geral dos animais estudados nesta parte mostrou que houve uma ligeira predominância de SD quando a diferença de tamanho era superior a 75 mm. (8 casos, equivalente a 66,7%).

A relação entre a maior ocorrência de SD e a maior magnitude nas diferenças de tamanho foi confirmada na segunda etapa. Oito animais, dentre os dez de maior comprimento (80%) apresentaram SD. Os tempos de duração do SD, assim como os

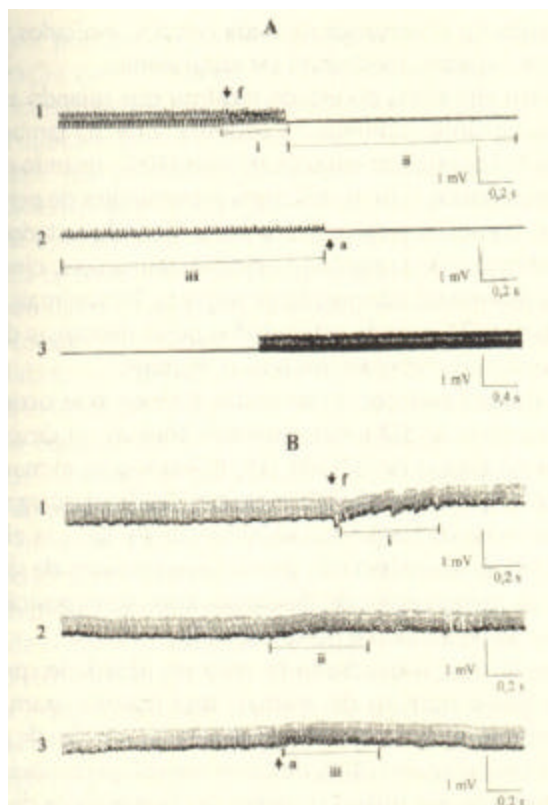


Figura 1. Padrões eletrográficos das respostas do peixe-elétrico *Gymnotus carapo* à estimulação com descargas elétricas de coespecíficos de tamanhos diferentes. **A:** segmentos da resposta do peixe-foco às descargas de um peixe-estímulo (PE) de tamanho menor, transmitidas de um outro aquário. **A-1:** segmento antes e no início do fechamento do circuito (**f**) com aumento breve da frequência de disparos (**i**) e suspensão de descargas (SD) subsequente. Note-se o registro das descargas do PE (**ii**); **A-2:** continuação da SD do peixe-foco, com registro das descargas do PE que mudaram de configuração (**iii**) que desaparece com a abertura do circuito (**a**), evidenciando a SD do peixe-foco. **A-3:** retorno espontâneo das descargas 110 segundos após (note-se a variação da velocidade de registro). **B:** respostas às descargas de um PE de tamanho equivalente. As oscilações da linha de base dos traçados correspondem a episódios de movimentação do animal. **B-1:** segmento antes e no início da estimulação (**f**) com indução de um surto de aumento na frequência de descargas para vasculhamento sensorial (**i**). **B-2:** ocorrência de outros surtos de vasculhamento durante a estimulação (**ii**). **B-3:** final da estimulação (**a**) com repetição de vasculhamento (**iii**) seguida de retorno da atividade similar ao de antes da estimulação.

demais aspectos observados na etapa anterior, avaliados visualmente nos traçados, mostraram ser equivalentes.

A terceira etapa do estudo mostrou que quando as diferenças de tamanho diminuem a ocorrência de SD também diminui. As SD ocorreram em oito animais (40%) quando os peixes foram testados com as descargas provenientes de peixes de tamanhos corporais próximos aos seus. Quando testados com peixes-estímulos de tamanhos ligeiramente maiores, cinco deles (50%) mostraram este padrão de resposta. Três animais (30%) apresentaram SD quando estimulados pelas descargas de peixes de tamanhos corporais um pouco menores.

Os demais padrões de respostas estáveis que ocorreram alternativamente às SD foram similares àquelas já descritas e ilustradas no estudo de STOPA (1998), ou sejam: a) manutenção inalterada das descargas; b) manutenção das descargas com ligeiro aumento de frequência ou surtos de frequência elevada (Figura 1-B); c) alternância de descargas e períodos de silêncio elétrico; d) manutenção de descargas com sobreposição das descargas do peixe-foco e peixe-estímulo.

O teste de qui-quadrado (1 grau de liberdade, $p < 0,05$) mostrou que o número de animais que manifestaram SD é significativamente maior quando as descargas provêm de peixes estímulos bem menores (80% de casos com SD na primeira etapa do estudo) do que quando provêm de coespecíficos de tamanhos aproximados (40% de casos da terceira etapa).

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente trabalho mostram, em primeiro lugar, que as tuviras maiores manifestam SD quando detectam as descargas de um coespecífico de menor porte. Os dados do segundo e terceiro estudos realizados mostram, conjuntamente, que o número de animais de maior porte que apresentam SD aumenta proporcionalmente com o aumento da diferença de tamanho corporal. Estes dois dados, embora imbricados entre si, leva a discuti-los separadamente em virtude das conclusões independentes que podem ser extraídas.

O primeiro dado permite acrescentar na literatura que a SD de longa duração não é padrão exclusivo da submissão em

G. carapo, pois ocorre também em indivíduos de maior porte na interação com coespecíficos de porte seguramente menor. Esta conclusão poderia ser questionada pela suposição de que o método utilizado para a transmissão das descargas de um aquário a outro não permitiu a passagem ou promoveu distorções nas características elétricas que informam o tamanho dos animais em interação. BLACK-CLEWORTH (1970) demonstra a existência de transmissão desta informação nas tuviras. Assim, a suspensão das descargas seria adaptativa uma vez que o tamanho do coespecífico não pôde ser avaliado pelo peixe-foco. Esta possibilidade não parece ser sustentável uma vez que uma parcela dos mesmos peixes, quando testados com coespecíficos de tamanho equivalentes ou maiores, não manifestaram a SD. A outra possibilidade, de que os peixes-foco tenham perdido seu grau de dominância nos sete dias de adaptação ao aquário experimental, não parece também defensável. A residência prévia (ocupação do território) é um fator que induz defesa de território através de disputas e este comportamento contribui para o estabelecimento de dominância de diferentes animais, inclusive peixes (BRONSTEIN, 1984; RAUCH, 1996). A manutenção dos peixes-foco por 7 dias como único ocupante do aquário e os ataques aos eletrodos de transmissão das descargas, observada em alguns animais, sugere exacerbação da agressividade para defesa do território e imposição de sua dominância. O fato dos peixes testados provirem de um mesmo aquário significa que os de maior porte tiveram postos hierárquicos prévios mais elevados que os de menor porte. A experiência passada de dominância ("winner effect") é também fator de manutenção da dominância em peixes (OLIVEIRA & ALMADA, 1996). A inviabilidade das hipóteses alternativas dão fundamento para a validação da primeira conclusão do trabalho.

O segundo ponto de consideração refere-se à proporcionalidade direta entre o número de animais que apresentam SD e o aumento da diferença de tamanho entre os peixes em interação. Esta inter-relação sugere que a ocorrência de SD nos peixes de maior porte tem uma função específica. A suspensão da atividade cardíaca e respiratória ocorre em diferentes grupos de animais nas relações interespecíficas de predação (CUADRAS, 1981). Esta ocorrência sinaptomórfica levou à tese de que as suspensões de atividade dificultam a

detecção ("concealment") das presas por parte de seus predadores que têm a capacidade de detectar sinais elétricos de baixa intensidade provenientes dos potenciais de ação que se propagam na água (MCMAHON & WILKENS, 1972). STOPA (1998) constatou canibalismo em *G. carapo* submetidos a jejum, sendo os animais menores devorados pelos de maior porte. Estes dados conferem a função de defesa anti-predatória às SD associadas à submissão, pois dificulta a sua localização pelos canibais potenciais de sua espécie que tem alto poder de orientação pelos sinais elétricos. A manutenção das descargas pelos *G. carapo* mesmo durante o sono (STOPA & HOSHINO, 1999) corrobora esta idéia, pois a necessidade de monitorar a aproximação de coespecíficos leva a manter o canal eletrosensorial ativo.

O *G. carapo* tem capacidade natatória de alta velocidade e de direção imprevisível (STOPA & HOSHINO, 1999). A captura destes peixes por perseguição requerer alto gasto energético de seus predadores e é, portanto, pouco adaptativo. A eficácia da estratégia de emboscada para a captura de presas velozes é fartamente conhecida e documentada nos manuais de zoologia. Os *G. carapo* de maior porte lançam mão desta estratégia em sua predação canibalística e isto requer necessariamente a SD para não serem detectados pelo coespecífico de menor porte. Assim, a ocorrência de SD em animais dominantes, confirmada no presente trabalho, pode ser explicada pela hipótese de que o *G. carapo* de maior porte a utiliza como parte da estratégia de emboscada na predação canibalística.

Os resultados do terceiro estudo que mostram uma redução do número de ocorrências de SD quando os peixes-foco detectam sinais provenientes de coespecíficos de porte equivalente ou maiores podem ser explicados pela disputa de dominância. Observações em tilápias do Nilo indicam que os confrontos para o restabelecimento de dominância, após intoxicação aguda do dominante do grupo por malathion, são muito mais numerosos em grupos de peixes com tamanhos semelhantes do que em grupos peixes de tamanhos marcadamente diferentes (PATRÍCIO & HOSHINO, dados não publicados). Fato similar é observado em tilápias mossambicanas que apresentam maior número de reversões nos postos hierárquicos mais próximos (OLIVEIRA & ALMADA, 1996). É possível que as tuviras de

maior porte tenham a resposta natural de disputa da hierarquia. O processo de reconhecimento do tamanho do oponente e decisão do padrão de resposta a ser emitido parece ocorrer no breve período de latência constatado em alguns animais. A sobreposição de descargas e a alternância de períodos de descargas sugerem ser padrões desta disputa, enquanto a manutenção inalterada das descargas pode representar casos de SD do peixe-estímulo. Infelizmente, as descargas de todos os peixes-estímulos não puderam ser registradas e uma análise mais precisa dos padrões simultâneos de ambos os animais não foi possível.

As duas conclusões extraídas nas discussões anteriores levam, em conjunto, a uma terceira mais global de que a SD no *G. carapo* é um padrão de resposta cuja função básica é a de reduzir as informações a respeito de sua presença, fato eficaz, já que esta espécie habita águas turvas onde a visão é de pouca valia. A utilização das SD de acordo com as características do coespecífico presente no seu ambiente levanta a fascinante questão a respeito da história evolucionária dos mecanismos de análise neural das informações e da programação adequada de respostas comportamentais apropriadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASTIÁN, J. 1994. Electrosensory organisms. **Physics Today** 30-37.
- BLACK-CLEWORTH, P. 1970. The role of electric discharges in the non-reproductive social behavior of *Gymnotus carapo*. **Anim. Behav. Monogr.**, 3: 1-77.
- BRONSTEIN, P.M. 1984. Agonistic and reproductive interactions in *Betta splendens*. **J. Comp. Psychol.**, 98: 421-431.
- BULLOCK, T.H.; H. FERNANDES-SOUZA & W. GRAF. 1979. Aspectos do uso da descarga do órgão elétrico e eletrorrecepção nos Gymnotoidei e outros peixes amazônicos. **Acta Amazônica**, 9(3): 549-572,
- CORREA, S.A.L. 1991. **Conexões intrínsecas do órgão elétrico do peixes *Gymnotus carapo***. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Faculdade de Medicina, Ribeirão Preto. 122p.
- CUADRAS, J. 1981. Behavioral determinants of severe cardiac inhibition. **Physiol. Psychol.**, 9(4): 384-392.
- HEILIGENBERG, W. & J. BASTIAN. 1980. Species specificity on

- electric organ discharges in sympatric gymnotoid fish of the Rio Negro. **Acta Biol. Venez.**, **10**(2): 187-203.
- HOPKINS, C.D. 1972. Sex differences in electric signaling in an electric fish. **Science**, **176**: 1035-1037.
- HOPKINS, C.D. 1974. Electric communication in fish. **American Scientist**, **62**: 426-437.
- HOPKINS, C.D. 1988. Neuroethology of electric communication. **Ann. Rev. Neurosci.**, **11**: 497-535.
- KRAMER, B. 1990. Electrocommunication in teleost fishes: behavior and experiments. **Zoophysiology** (Berlin), **29**: 132-135.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES. 1993. **Introdução à ecologia comportamental**. São Paulo: Atheneu, 3^a. ed. 420pp.
- LISSMAN, H. 1958. On the function and evolution of electric organs in fish. **J. Exp. Biol.**, **35**: 156-191.
- McMAHON, B.R. & J.L. WILKENS. 1972. Simultaneous apnea and bradycardia in the lobster *Homarus americanus*. **Can. J. Zool.**, **50**: 165-170.
- OLIVEIRA R.F. & V.C. ALMADA. 1996. On the (in)stability of dominance hierarchies in the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. **Aggressive Behavior**, **22**: 37-45.
- RAUCH, T.J. 1996. Effect of size and prior residence on dominance in male seaweed blennies *Parablennius mamoreus*. **Gulf of Mexico Science**, **14**: 105-111.
- STOPA, R. M. 1998. **Sono comportamental e descargas de eletrolocação no peixe-elétrico *Gymnotus carapo* Miller, 1966 (Gymnotidae, Osteichthyes)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Botucatu. 63p.
- STOPA, R. M. & K. HOSHINO. 1999. Electrolocation-communication discharges of the fish *Gymnotus carapo* (Gymnotidae:gymnotiformes) during behavioral sleep. **Braz. J. Med. Biol. Res.**, **32**: 1223-1228.

Recebido: 06/11/01

Aceito: 26/08/02