



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



Estresse, personalidade e possíveis alterações olfatórias em tilápia do Nilo

Nina Pacheco Capelini Alves
Orientadora: Prof^a. Dr^a. Percília Cardoso Giaquinto
Co-orientadora: Adriana Beatriz Barretto

RESUMO

O estresse pode ser definido como um estado de ameaça a perda da homeostase do organismo, na qual homeostase significa constância das condições corpóreas. Quando a homeostase não é restabelecida, o estresse crônico pode desencadear diversas respostas e alterações nos sistemas fisiológicos, inclusive conseqüências deletérias ao SNC. A associação entre estresse e doenças neurofisiológicas pode ser influenciada por diversos fatores, entre eles a capacidade individual de tolerância ao estresse, que pode estar relacionada a personalidade do indivíduo.

A relação entre o estresse e como personalidades diferentes lidam com o estímulo estressor, o chamado *copingstyle*, ainda não estão elucidadas. Neste trabalho analisamos o efeito do estresse agudo na resposta olfatória em diferentes personalidades, buscando compreender a capacidade de adaptação de traços individuais e vulnerabilidade ao estresse.

Demonstramos aqui que o estresse agudo não influencia a acuidade olfatória em resposta ao alimento nos perfis de personalidade *shy* e *bold*.

INTRODUÇÃO

Entendemos estresse como um estado de ameaça da perda da homeostase do organismo, sendo homeostase o estado em que o organismo mantém constante as condições corpóreas. Esse estado de estresse é causado por um estímulo estressante, denominado estressor. Hans Selye (1965) foi o primeiro a formular o conceito de estresse. Ele observou que diferentes organismos apresentam um mesmo padrão de resposta fisiológica para uma série de experiências sensoriais ou psicológicas, que podem possuir efeitos nocivos (em órgãos, tecidos ou processos fisiológicos) ou ser percebidas pela mente como perigosas/nocivas. Essas experiências são chamadas, estressoras.

Estressores físicos ou sensoriais envolvem contato direto com o organismo, já o estressor psicológico ocorre quando o sistema nervoso central é ativado através de

mecanismos exclusivamente cognitivos, sem contato com o organismo. Infecções por vírus, bactérias e fungos são consideradas um terceiro tipo de estressor.

De modo geral pode-se dizer que o organismo está bem adaptado para lidar com o estresse agudo, se sua frequência não for muito grande. Mas quando esse estresse se torna crônico, seus efeitos se multiplicam em cascata, desgastando o organismo.

Hoje aceita-se que o estresse pode desencadear doenças neurológicas se a homeostase não for restabelecida. No entanto, a associação entre estresse e doenças neurológicas pode ser influenciada por vários fatores, entre eles a ansiedade, capacidade individual de tolerância ao estresse e o presente estado da pessoa (congenitos, genéticos, emocionais, etc). Esta capacidade individual pode estar relacionada à personalidade.

Indivíduos de uma mesma espécie diferem um do outro em seus comportamentos (Sih et al., 2004; Réale et al., 2007). Os comportamentos que são consistentes ao longo do tempo e/ou situações, caracterizam a personalidade (Budaev, 1997) e além disso, tais traços comportamentais covariam em diferentes contextos e situações (Sih et al., 2004a), mostrando que a estrutura da personalidade pode ser bastante complexa e têm sido reportada em vários grupos do reino animal, tais como em peixes (Brown et al., 2005; Budaev, 1997), mamíferos (Koolhaas et al., 2010), entre outros. Seu estudo é extremamente relevante para a ecologia e evolução pois é pressuposto que a plasticidade nos traços comportamentais pode ser limitada e com isso o animal é restrito de se comportar de uma forma ideal em todas as situações (Conrad et al., 2011).

Na última meia década houve um aumento em estudos e publicações sobre personalidade em indivíduos não humanos, mostrando um crescente aumento de interesse na área de personalidade animal em diferentes grupos de áreas da biologia (Conrad et al., 2011). Estudos em peixes tem contribuído para a documentação da consistência individual no comportamento (Huntingford, 1976; Wilson et al., 1993) e ainda há explorações de novas vias de investigação no campo da personalidade animal tais como a formação ou modelagem de traços de personalidade (Bell & Sih, 2007; Dingemanse et al., 2007). Compreender toda a estrutura da personalidade animal, sua progressão ao longo do desenvolvimento e ainda as relações entre os traços comportamentais estão no centro das teorias de progressão da personalidade dos

animais em comunidades, ecologia de populações e na própria evolução

Assim, em um modelo animal menos complexo, espera-se entender como traços de personalidade podem modular a ação de agentes estressores, que podem evoluir em processos degenerativos do sistema nervoso central. Uma das formas de análise sobre o impacto do estresse no organismo é analisar possíveis alterações no sistema nervoso, tanto central como periférico. Nas doenças de Alzheimer e Parkinson, por exemplo, um dos primeiros sintomas é a diminuição da acuidade olfatória. Esse sintoma aparece antes das fases de perda de memória podendo assim auxiliar no diagnóstico precoce de doenças neurodegenerativas.

Sendo assim, é importante a realização de estudos que elucidem a relação entre estresse e como personalidades diferentes lidam com o estímulo estressor, o chamado *coping style*, estilos de enfrentamento caracterizados por respostas comportamentais e neuroendócrinas consistentes, alguns dos quais ligados causalmente uns aos outros. Neste trabalho analisamos o efeito do estresse agudo na resposta olfatória em diferentes personalidades, buscando compreender a capacidade de adaptação de traços individuais e vulnerabilidade ao estresse.

MATERIAIS E MÉTODOS

Delineamento Experimental

Foram utilizados juvenis de tilápia-do-nilo, *Oreochromis niloticus*, provenientes de piscicultura, aclimatados por 30 dias em tanques de 500 L; 6 peixes/L, em uma temperatura de 20-30°C, com fotoperíodo de 12C:12E antes de serem realizados os procedimentos experimentais. Os tanques também possuíam aeração contínua, com biofiltros e tubos de PVC, usados como tocas para os animais. Os peixes foram alimentados somente uma vez ao dia, com ração comercial para peixes e o tanque sifonado diariamente para a remoção de restos de alimentos e fezes. Os níveis de nitrogênio e amônia foram mantidos abaixo de 0,05 mg/L e 0,5 mg/L respectivamente, para a manutenção da qualidade da água.

Inicialmente os peixes foram divididos em dois grandes grupos, cada um com 30 peixes, de acordo com seus perfis comportamentais (tímido e ousado) e para a separação dos perfis foram realizados dois testes: objeto novo e reação ao predador.

Após a separação por personalidades, os dois grupos foram submetidos ao teste de acuidade olfatória e medição da frequência ventilatória. Após esses procedimentos eles foram submetidos a agentes estressores (confinamento por restrição de espaço, espelho, hipóxia e perseguição) seguido pela repetição dos procedimentos citados anteriormente (acuidade olfatória e frequência ventilatória).

Testes de Personalidade

- Teste do Objeto Novo – um cilindro vermelho de PVC ($\varnothing = 6\text{cm}$) foi delicadamente submergido no aquário. O objeto foi colocado no aquário no lado oposto em que o peixe se encontrava. O procedimento foi gravado e então contabilizado o tempo de exploração do objeto no período de 5 minutos.
- Teste do Predador – um novo aquário foi colocado ao lado do aquário em que a tilápia se encontrava, com um bagre (predador). O procedimento foi gravado por um período de 5 minutos e a resposta da tilápia ao perceber a presença do bagre, avaliada.

Os dois procedimentos foram realizados em aquários de vidro (40cm x 20cm x 25 cm), cada um com apenas um peixe em cada aquário. Houve um período de aclimação durante 3 dias e os peixes foram alimentados uma vez por dia. Não foi necessária troca de aquário para realização dos procedimentos, evitando assim um possível estresse aos peixes.

Acuidade Olfatória

No procedimento de acuidade olfatória foi avaliado o tempo de latência em relação a resposta ao estímulo químico do alimento, que é definido pelo tempo de introdução do estímulo no aquário até a primeira abocanhada no alimento.

Para o procedimento foi apresentado uma solução da ração (estímulo químico) em um canto do aquário e registrada a latência do peixe até o estímulo químico, a área onde a essência foi introduzida. Para evitar que ocorra a propagação da solução do alimento pelo aquário inteiro, a aeração foi cessada 15 minutos antes do início do

teste. Após esse período, 3ml do estímulo químico foi introduzido 1cm acima da superfície da água, próximo da parede.

Solução da ração (estímulo químico)

A solução da ração foi preparada pela diluição de 25g de pellets de ração em 400ml de água (~63mg de pellets/1ml de água) 24 horas antes da realização do experimento. Esta solução foi peneirada (1mm x 1mm) e utilizada na mesma temperatura que a água do aquário.

Frequência ventilatória

A frequência ventilatória foi mensurada pelo tempo necessário de 20 batimentos operculares sucessivos, antes e após o estímulo estressante (adaptado de Alvarenga & Volpato, 1995).

Agentes Estressores

Os diferentes procedimentos estressores foram aplicados em um período de 15 dias, manhã, tarde e noite, aleatoriamente, nos dois grupos (tímido e ousado). O estresse aplicado foi considerado como agudo, já que ele é definido como um estímulo que dura por um período de poucos minutos a poucas horas e por poucos dias, enquanto o estresse crônico é definido como um estímulo que persiste por muitas horas e alguns dias, ou um estímulo que ocorre por poucas horas diariamente, mas com uma duração de muitos dias (DHABHAR, 2000).

Os agentes estressores aplicados foram:

- Confinamento por restrição de espaço – o peixe foi deslocado gradualmente para um dos cantos do aquário por meio de uma placa de acrílico opaca e vazada, e permaneceu confinado por 10 minutos.
- Espelho – um espelho foi colocado do lado oposto em que o peixe se encontrava, pelo lado de fora do aquário pelo tempo de 15 minutos.
- Hipóxia - o peixe foi retirado do aquário, com o auxílio de uma rede, durante 3 minutos e posteriormente reintroduzido no respectivo aquário.

- Perseguição - uma rede perseguiu o peixe pelo aquário por um período de 10 minutos.

Análise dos Dados

Foi utilizado o teste de Kolmogorov-Smirnov para verificar a normalidade dos dados. Eles resultaram não normais, ou seja, não paramétricos, portanto foi adicionado aos valores de cada um o valor de $\log+1$. Assim com os dados paramétricos, foi realizado uma ANOVA com repetição de medidas, para os dados de acuidade olfatória e para os dados de frequência ventilatória foi realizado o teste t. Para todas as estatísticas $\alpha=0,05$.

RESULTADOS

Em relação aos dados de frequência ventilatória obtivemos que todos os valores de p dos diferentes agentes estressores, nos dois perfis comportamentais, foram significativos. Para o perfil tímido os valores de p obtidos foram: phipóxia = $5,0295E-10$; pperseguição = $2,6702E-10$; pconfinamento = $2,0677E-09$; pespelho = $5,2719E-10$. Para o perfil ousado os valores obtidos para p foram: phipóxia = $2,8734E-07$; pperseguição = $2,091E-06$, pconfinamento = $2,641E-07$ e pespelho = $6,7208E-12$. Assim confirmamos que as tilápias realmente passaram por um processo de estresse, como esperado.

Já em relação a acuidade olfatória, notamos que em ambas as personalidades existe uma tendência a diminuição do tempo de resposta ao estímulo químico de alimento, mas não houve uma diferença significativa entre as medidas antes e após o estresse (figura 1).

O perfil ousado, não mostrou diferenças significativas, não havendo diferença entre as medidas antes e após estresse. Mas quando comparamos a primeira medida (Before 1), com as duas últimas medidas (After 4 e 5) notamos que houve diferença significativa. Observamos também que houve um pico, logo após o primeiro dia de estresse e que na medida seguinte, volta ao padrão (figura 1).

O perfil tímido também não mostra diferença significativa entre suas medidas, antes e após o estresse. Percebemos que houve uma diferença significativa entre as duas primeiras medidas e em seguida ocorreu queda da latência (figura 1).

Vimos também que existe tendência a uma diferença na latência entre os perfis de personalidade. Notamos que no perfil ousado a latência é menor, desde o primeiro dia de experimento, enquanto no perfil tímido ela é maior, e essa tendência se mantém até o final do experimento (figura 1).

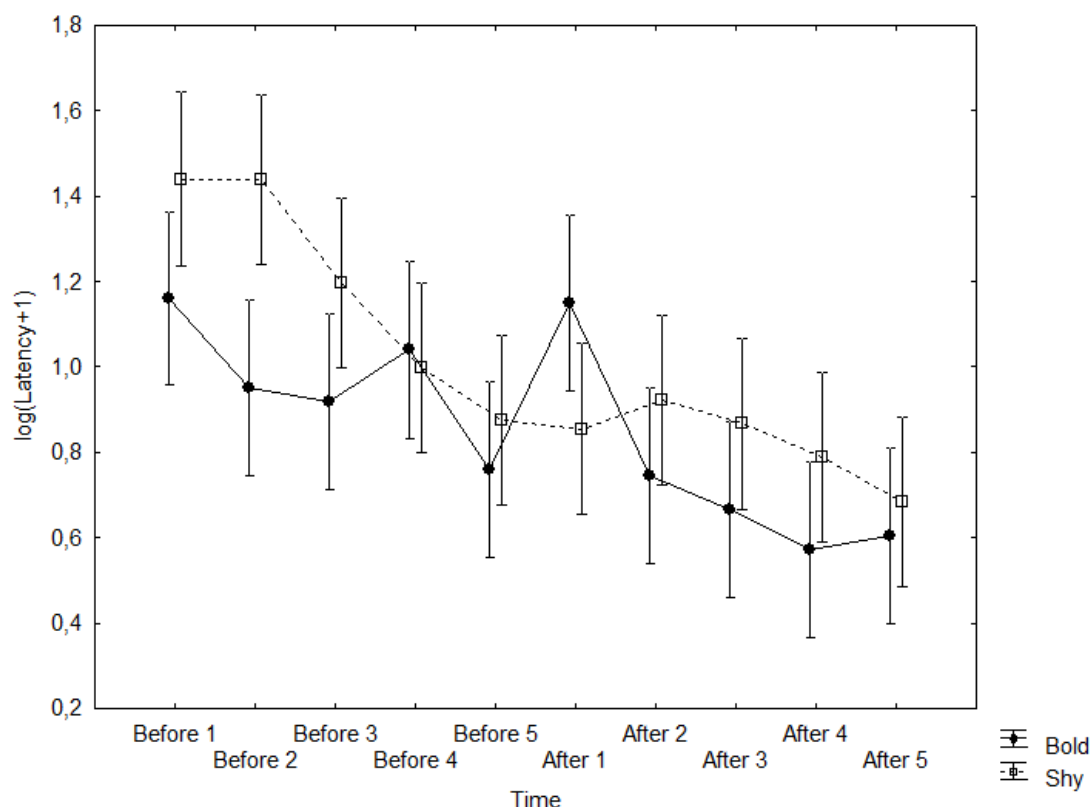


Figura 1. Latência de resposta ao alimento, em diferentes personalidades (SHY e BOLD). Período de cinco dias antes e cinco dias após o estresse.

DISCUSSÃO

Demonstramos que o estresse agudo não influencia a acuidade olfatória em resposta ao alimento nos perfis de personalidade *shy* e *bold*. Porém, a latência de resposta ao alimento possuem uma tendência em ser diferentes nestes perfis, sendo que o perfil *bold* tem latência menor para resposta olfatória em relação ao alimento.

Nossos resultados demonstram que existe uma tendência da diminuição do tempo de resposta ao alimento, em ambas as personalidades, e estas repostas não

foram alteradas pelo estresse. A explicação mais plausível é que o estresse não afetou a aprendizagem ao condicionamento alimentar, com uma diminuição esperada da latência de resposta ao longo do tempo. Portanto, pode-se dizer que o estresse agudo não alterou o substrato neural do sistema olfatório, responsável em deflagrar o estímulo percebido no ambiente.

A literatura descreve que o estresse pode estimular ou inibir os processos de aprendizagem, dependendo do estímulo e de sua intensidade. Como mostra Mcewen e Sapolsky (1995), que descreveram que em mamíferos breves períodos de estresse podem potencializar a formação da memória, mas em contraste, estressores mais severos ou prolongados podem exercer efeitos deletérios sobre a cognição e estes podem ser atribuídos a mudanças reversíveis na morfologia de neurônios hipocâmpais. Assim o estresse pode afetar a memória de várias maneiras e dependendo da duração e do momento em que o indivíduo foi exposto a uma situação estressante, pode haver prejuízos ou facilitação dos processos da memória (MCEWEN E SAPOLSKY, 1995; MAGARINOS *et al.*, 1996; QUERVAIN *et al.*, 1998; ROOZENDAAL, 2002; SCHWABE *et al.*, 2012).

Por outro lado animais em situação de estresse por longo período de tempo sofrem mudanças neurobiológicas, como inibição de neurogênese, atrofia de dendritos e prejuízos na plasticidade sináptica hipocâmpal (KOZOROVITSKIY E GOULD, 2004; MAGARINOS *et al.*, 1996). Considerando que áreas importantes para a aprendizagem, telencéfalo em peixes, possuem grandes concentrações de glicoreceptores, o cortisol pode atuar de forma direta na modulação de mudanças estruturais nestas regiões, sendo que as consequências podem estar relacionadas a prejuízos nas funções cognitivas a tais regiões (BATISTA, 2013)

Em peixes a neurogênese, ou seja a multiplicação celular que pode culminar com a origem de novos neurônios, ocorre ao longo de toda a vida e em todo o sistema nervoso central (ZUPANC *et al.*, 2005). Porém a redução da neurogênese já foi associada com experiências estressantes em *tree shrew* (GOULD *et al.*, 1997) e em primatas (GOULD *et al.*, 1998). Em truta arco-íris foi demonstrado que a taxa de proliferação neuronal está inversamente relacionada à concentração de cortisol nos animais estressados, sugerindo assim que o cortisol tenha uma ação inibitória da atividade proliferativa neuronal (SORENSEN *et al.*, 2011)

Quando relacionamos o estresse e a acuidade olfatória com perfis de personalidade, o perfil ousado, logo no primeiro dia após o estresse, tem aumento de sua latência, o que pode ser explicado pelo fato de que o organismo possui três fases de resposta ao estresse. Nesta resposta primária, ou seja a fase de alarme, o corpo reconhece o estressor e ativa o sistema neuroendócrino. As glândulas adrenais, ou suprarrenais (tecido inter-renal nos peixes), passam a produzir e liberar hormônios do estresse, como adrenalina, noradrenalina e cortisol. A função dessa resposta fisiológica é preparar o organismo para a ação, que pode ser de luta ou fuga ao estresse (SELYE 1978).

A resposta secundária, ou a fase de adaptação, envolve mudanças fisiológicas e comportamentais, em decorrência da liberação de hormônios, como o aumento da pressão sanguínea, maior oxigenação e mobilização de reservas de energia, a indução de grandes alterações plasmáticas, respiração, funções metabólicas, celulares e imunitárias (WEDEMEYER, 1969). O organismo altera suas funções fisiológicas para adaptar-se ao estresse sem que lhe ocorra danos e sua homeostase seja reestabelecida.

É importante considerar que a resposta ao estresse depende, em grande parte da forma como o animal filtra e processa a informação e de sua avaliação sobre as situações a serem consideradas como agradáveis ou não. Isso determina a forma de responder e como o animal será afetado pelo estresse. Os recursos fisiológicos a serem recrutados também dependerão da decisão comportamental do animal (MARGIS et al.,2003)

Existe também uma tendência a encontrar diferença na acuidade olfatória entre as personalidades. A latência para o reconhecimento da pista alimentar é menor em indivíduos ousados e maior em indivíduos tímidos. Isso pode estar associado com o fato de Tilápia-do-Nilo ser uma espécie que possui hábitos territoriais, apresenta interações agressivas e a formação de hierarquia social, com peixes dominantes e submissos (MEDEIROS, CHELLAPA, CACHO & YAMAMOTO, 2005). Sendo que as interações agonísticas podem ser consideradas fontes causadoras de estresse social, já que altera o nível plasmático de cortisol, aumentando-o nos indivíduos envolvidos no conflito. Na maior parte das espécies, com o fim dos confrontos e a definição da hierarquia, o nível de cortisol plasmático tende a voltar ao normal nos indivíduos que vencem o confronto (dominante), mas não nos perdedores (submissos ou

subordinados) (SLOMAN; MONTPETIT; GILMOUR, 2002; FILBY *et al.*, 2010). Portanto o estresse pode influenciar negativamente o apetite, a eficiência da conversão alimentar e o crescimento (BARBOSA, MENDONÇA & PONZI, 2006). E assim os indivíduos menos agressivos, com perfil Shy, seriam mais submissos e viveriam em constante estresse, consequentemente com seu cortisol circulante aumentado, quando comparado aos indivíduos de perfil BOLD.

CONCLUSÃO

O estresse agudo em conjunto a personalidade tende a influenciar a acuidade olfatória de tilapias-do-nylo, de forma a estimular a ingestão de alimentos nos indivíduos.

REFERÊNCIAS

ALVARENGA, C. M. D., VOLPATO, G. L. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia, **Physiology & Behavior**, v. 57, p. 75-80, January, 1995.

BARBOSA, J. M., MENDONÇA, I. T. L. & PONZI, M. J. (2006). Comportamento Social e Crescimento em *Parachanna aequifasciata* (Günther, 1867) (Pisces, cichlidae): Uma Espécie Introduzida no Brasil. **Rev. Bras. Eng. Pesca**, v. 1, n. 1, ago. 2006.

BARTON, B. A. Stress in fishes: A diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, p. 515, 2002.

BATISTA, L. **Estresse crônico prejudica aprendizagem em peixes (*Geophagus brasiliensis*)**. 2013. 31 f. Dissertação (Mestrado em Fisiologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2013.

BAZHAN, N. & ZELENKA, D. Food-intake regulation during stress by the hypothalamo-pituitary-adrenal axis. **Brain Research Bulletin**, v. 95, p. 46- 53, 2013.

BELL, A. M. & SIH, A. Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). **Ecology Letters**, v. 10, p. 828–834, 2007.

BERNIER, N. J., FLIK, G. & KLAREN, P. H. M. 2009 Chapter 6. Regulation and contribution of the corticotropic, melanotropic and thyrotropic axes to the stress response in fishes. In *Fish Neuroendocrinology*, pp 235–311. Eds NJ Bernier, G Van Der Kraak, AP Farrell, CJ Brauner.

BERNIER, N. J., BERDARD, N. & PETER, R. E. Effects of cortisol on food intake, growth, and forebrain neuropeptide Y and corticotropin-releasing factor gene expression in goldfish. **General and Comparative Endocrinology**, v. 135, p. 230–240, 2004.

BROWN, C., JONES, F., BRAITHWAITE, V. In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 1003–1009, 2005.

BUDAEV, S. V. "Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. **Journal of Comparative Psychology**, v. 111, p. 399–411, 1997.

CRESPI, E. J., VAUDRY, H. & DENVER, R. J. Roles of corticotropin-releasing factor, neuropeptide Y and corticosterone in the regulation of food intake in *Xenopus laevis*. **Journal of Neuroendocrinology**, v. 16, p. 279–28, 2004.

CONRAD, J. L., WEINER SMITH, K. L., BRODIN, T., SALTZ, J. B. & SIH, A. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. **Journal of Fish Biology**, v. 78, p. 395–435, 2011.

DHABHAR, F. S. Stress-induced Enhancement of Immune Function. In: FINK, G., ed. **Encyclopedia of stress**. New York: Academic Press, 2000. v. 2, p. 515–523.

DINGEMANSE, N. J., WRIGHT, J., KAZEM, A. J. N., THOMAS, D. K., HICKLING, R. & DAWNAY, N. Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of threespined stickleback. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, p. 1128–1138, 2007. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01284.x

GOULD, E. *et al.* Neurogenesis in the Dentate Gyrus of the Adult Tree Shrew Is Regulated by Psychosocial Stress and NMDA Receptor Activation, **Neuroscience**, v. 17, p. 2492–2498, 1997.

GOULD, E. *et al.* Proliferation of granule cell precursors in the dentate gyrus of adult monkeys is diminished by stress. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 95, p. 3168-3171, 1998.

GREGORY, T. R. & WOOD, C. M. The effects of chronic plasma cortisol elevation on the feeding behaviour, growth, competitive ability, and swimming performance of juvenile rainbow trout. **Physiological and Biochemical Zoology**, v. 72, p. 286-295, 1999.

KOOLHAAS, J. M., DE BOER, S. F., COPPENS, C. M., BUWALDA, B. Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. **Frontiers in Neuroendocrinology**, v. 31, p. 307-321, 2010

KOZOROVITSKIY, E; GOULD, J. J. Dominance hierarchy influences adult neurogenesis in the dentate gyrus. **Neuroscience**, v. 24, p. 6755- 6759, 2004.

LEAL, E., FERNÁNDEZ-DURÁN, B., GUILLOT, R., RÍOS, D. & CERDÁ-REVERTER, J. M. Stress-induced effects on feeding behavior and growth performance of sea bass (*Dicentrarchus labrax*): a self-feeding approach. **Journal of Comparative Physiology**, v. 181, p. 1035-1044, 2011.

MADISON, B. N., TAVAKOLI, S., KRAMER, S., BERNIER, J. N. Chronic cortisol and the regulation of food intake and the endocrine growth in rainbow trout. **Journal of Endocrinology**, v. 226, p. 103-119, 2015.

MAGARINOS, A. M. *et al.* Chronic Psychosocial Stress Causes Apical Dendritic Atrophy of Hippocampal CA3 Pyramidal Neurons in Subordinate Tree Shrews, **The Journal of Neuroscience**, v. 76, p. 3534-3540, 1996.

MCEWEN, S. B; SAPOLSKY, M.R. Stress and cognitive function. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 5, p. 205-216, 1995.

MEDEIROS, A. P., CHELLAPA, S., CACHO, M.S. & YAMAMOTO, M.E. Encontros agonísticos e territorialidade entre machos de híbrido vermelho de tilápia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) X *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) e de tilápia do Nilo, *Oreochromis niloticus* (Cichlidae). **Revista Brasileira de Zoociência**, v.7, p. 273-284, 2005.

PETERSON, B. C. & SMALL, B. C. Effects of exogenous cortisol on the GH/IGF-I/IGFBP network in channel catfish. **Domestic Animal Endocrinology**, v.28, p. 391-404, 2005.

QUERVAIN, F. J. D; ROOZENDAAL, B; MCGAUGH, L.J. Stress and glucocorticoids impair retrieval of long-term spatial memory. **Nature**, v. 394, 1998.

REALE, D., READER, S. M., SOL, D., MCDOUGALL, P. T., DINGEMANSE, N. J. Integrating animal temperament with ecology and evolution. **Biol. Rev.**, v. 82, p. 291–318, 2007.

ROOZENDAAL, B. Stress and memory: opposing effects of glucocorticoids on memory consolidation and memory retrieval. **Neurobiology of Learning and Memory**, v.78, p.578-595, 2002.

SCHWABE, L. *et al.* Stress effects on memory: An update and integration, **Neuroscience and Biobehavioral Reviews**, v. 36, p. 1740–1749, 2012.

SELYE, HANS. **Stress: a tensão da vida**. 2.ed. Trad. Frederico Branco. São Paulo: Ibrasa, 1965.

SELYE, Hans. On the real benefits of stress. **Psychology Today**, v. 11, n. 1, p. 60-70, 1978.

SIH, A., BELL, A., CHADWICH, J. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. **Trends Ecol. Evol.**, v. 19, p. 372–378, 2004

WEDEMEYER, G. Stress induced ascorbic acid depletion and cortisol production in two salmonid fish. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 29, p.1247-1251,

1969.

WENDELAAR BONGA, S. E. The stress response in fish. **Physiological Reviews**, v. 77, p. 591-625, 1997.

WILSON, D. S., COLEMAN, K., CLARK, A. B. & BIEDERMAN, L. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. **Journal of Comparative Psychology**, v. 107, p. 250–260, 1993.

ZUPANC, G. K. H. *et al.* Proliferation, migration, neuronal differentiation, and long-term survival of new cells in the adult zebrafish brain, **Journal of Comparative Neurology**, v. 488, p. 290-319, 2005.