



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

**Influência do estresse crônico e agudo na aprendizagem em diferentes
perfis comportamentais de tilápia do Nilo**

Nina Pacheco Capelini Alves

Botucatu, SP - 2018

Nina Pacheco Capelini Alves

**Influência do estresse crônico e agudo na aprendizagem em diferentes perfis
comportamentais de tilápia do Nilo**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade
Estadual paulista – UNESP, Campus de Botucatu SP, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas
– Área de concentração: Zoologia

Orientadora: Profa. Adj. Percília Cardoso Giaquinto

Coorientador: Prof. Dr. Assaf Barki

Botucatu – SP

2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Alves, Nina Pacheco Capelini.

Influência do estresse crônico e agudo na aprendizagem
em diferentes perfis comportamentais de tilápia do Nilo /
Nina Pacheco Capelini Alves. - Botucatu, 2018

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de
Botucatu

Orientador: Percília Cardoso Giaquinto

Coorientador: Assaf Barki

Capes: 20404000

1. Stress (Fisiologia). 2. Aprendizagem. 3.
Personalidade. 4. Tilápia-do-Nilo. 5. Peixe -
Comportamento.

Palavras-chave: Aprendizagem; Estresse; Personalidade.

Dedicatória

Dedico este trabalho de dissertação de mestrado aos meus pais: Juliana e Marcos, que sempre estiveram comigo me apoiando, me aconselhando, me ouvindo e me dando a oportunidade de estudar, de conhecer outras culturas, lugares, realidades e assim me ajudando a amadurecer e me tornar a pessoa que sou hoje. Dedico a minha irmã Natália, por todo companheirismo, conselhos, risadas e todo o amor. Aos meus avós Manoel, Jandira, Dirley e Oswaldo, por toda a inspiração que são pra mim. Sem todos vocês a realização desse trabalho de dissertação não seria possível.

Agradecimentos

Agradeço à professora Percilia, que aceitou me orientar e desde o meu TCC até meu mestrado me apoiou, teve paciência, confiou em mim, me deu conselhos, ensinamentos e reflexões. Muito obrigada por contribuir tanto com a minha formação e desenvolvimento, tanto profissional como pessoal.

À minha família, que sempre me apoiou em todos os momentos, me motivaram para que eu me tornasse o que sou hoje e por sempre acreditarem em mim.

Aos meus amigos de faculdade Andrei, Juliana, Eliza, Ana Liz e Karina, que sempre estiveram comigo desde o primeiro ano, nos momentos de risadas e choro, de desabafos, de partilha de emoções, de luta, que sempre me motivaram e continuam fazendo parte da minha vida ativamente. Em especial ao Ruan, que me deu todos os sorrisos, carinho e companheirismo.

Aos meus colegas de laboratório, Isabela M., Carol, Vanessa, João, Marina, Isabela G., Bruno, Renata, Raul, Juliana, pelo companheirismo, conversas, paciência, discussões, reflexões e partilha de angustias e alegrias. Em especial a Adriana que me acompanha desde o meu TCC e se tornou uma amiga muito querida.

Ao Instituto de Biociências, Unesp – Botucatu, que tem sido minha casa desde o primeiro ano de faculdade. Ao programa de pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) por me permitir fazer parte do programa e pelos colegas de pós-graduação pelo companheirismo, em especial a Laís e Ana Maria.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida.

Aos funcionários da Seção Técnica de Pós-Graduação, por toda a paciência e auxílio prestado.

A todos que participaram deste trabalho, cada qual da sua forma, em momentos distintos, de forma direta ou indireta e que permitiram a conclusão desta pesquisa de mestrado.

Sumário

TESE.....	1
HIPÓTESES	1
ESTRUTURA GERAL.....	1
COMITÊ DE ÉTICA	2
CAPÍTULO I.....	4
INTRODUÇÃO GERAL.....	4
CAPÍTULO II	10
OBJETIVO.....	10
MATERIAIS E MÉTODOS	10
<i>a) Condições de manutenção</i>	<i>10</i>
<i>b) Delineamento Experimental.....</i>	<i>10</i>
<i>c) Procedimentos Específicos.....</i>	<i>11</i>
RESULTADOS	15
DISCUSSÃO	18
CAPÍTULO III.....	21
OBJETIVO.....	21
MATERIAIS E MÉTODOS	21
<i>a) Condições de manutenção</i>	<i>21</i>
<i>b) Delineamento Experimental.....</i>	<i>21</i>
<i>c) Procedimentos Específicos.....</i>	<i>22</i>
RESULTADOS	26
<i>a) Peso e comprimento.....</i>	<i>26</i>
<i>b) Condicionamento com água (condicionamento clássico).....</i>	<i>27</i>
<i>c) Condicionamento em Labirinto (condicionamento espacial).....</i>	<i>29</i>
DISCUSSÃO	34
CONCLUSÕES.....	40
REFERÊNCIAS	41

Tese

A personalidade afeta o processo de aprendizagem e esse efeito pode ser modulado pelo estresse.

Hipóteses

1. A aprendizagem em indivíduos ousados ocorre de forma mais rápida do que em indivíduos tímidos.
2. A aprendizagem nas diferentes personalidades ocorre de forma distinta dependendo da complexidade do processo de aprendizagem.
3. O estresse crônico é mais prejudicial fisiologicamente e cognitivamente do que o estresse agudo.
4. O estresse crônico é mais prejudicial, fisiologicamente e cognitivamente para indivíduos tímidos do que para os indivíduos ousados.

Estrutura Geral

Esta dissertação é composta por três capítulos, o primeiro sendo composto por uma introdução geral, expondo os constructos teóricos que subsidiam a tese e as respectivas hipóteses desta dissertação; no segundo capítulo demonstramos se o perfil de personalidade afeta o processo de aprendizagem; e no terceiro capítulo discutimos como o estresse, agudo e crônico, pode afetar o processo de aprendizagem em cada perfil de personalidade. Cada um dos capítulos avalia parte das hipóteses propostas a partir da tese.

Comitê de Ética

Os procedimentos experimentais desta dissertação realizados com a espécie de peixe tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*) vão de acordo com a legislação vigente (Lei 11.794/2008 e Decreto 6.899/2009), com as resoluções normativas aplicáveis à luz dos Princípios Éticos na Experimentação Animal criados pela Sociedade Brasileira de Ciências em Animais de Laboratório (SBCAL/COBEA), e foi aprovada pela Comissão de Ética no Uso De Animais (CEUA), do Instituto de Biociências de Botucatu, São Paulo, Unesp, Brasil (Protocolo nº 936 –CEUA).

Resumo

Entendemos estresse com um estado de perda da homeostase do organismo, quando ela não é reestabelecida, o estresse pode desencadear diversas respostas e alterações no sistema fisiológico. As respostas dos organismos ao estresse podem ser influenciadas por diversos fatores, entre eles a personalidade do indivíduo. Sendo assim o estresse e a personalidade podem influenciar atividade vitais para os organismos, como o processo de aprendizagem, que os indivíduos utilizam para ajustar seus comportamentos aos ambiente ou situação na qual se encontram. Assim o objetivo deste estudo foi compreender como o estresse agudo e crônico, interfere no processo de aprendizagem de tilápia do Nilo em diferentes perfis de personalidade (tímidos e ousados). Para tanto, juvenis de tilápia foram divididas de acordo com o seu perfil comportamental (ousados e tímidos) e esses dois grupos foram subdivididos em mais três subgrupos cada: o grupo dos indivíduos tímidos sem estresse (G1); indivíduos tímidos que passaram por estresse agudo (G2); indivíduos tímidos estresse crônico (G3); indivíduos ousados sem estresse (G4); indivíduos ousados estresse agudo (G5); indivíduos ousados estresse crônico (G6). Todos os eles passaram pelos mesmo processos de condicionamento e tipos de estressores físicos. Como resultados obtivemos que não há diferença de aprendizado entre as personalidades e sim diferença na sua motivação, sendo os indivíduos ousados mais motivados que os tímidos. Já quando houve a presença do estresse observamos que as diferentes repostas dependiam do condicionamento utilizado, da duração do estresse aplicado e da personalidade dos animais, mas em geral o estresse beneficiou os processos dos indivíduos tímidos. Portanto nossos achados apontam que devemos levar em consideração diversos fatores que podem influenciar a ação do estresse no processo de aprendizagem e que não necessariamente a aprendizagem seja diferente entre as personalidades e sim que o estilo de enfrentamento a novas situações é diferente. Assim, este estudo ajudou na compreensão dos fatores que podem interferir no processo de aprendizagem e como estes operam em diferentes personalidades.

Palavras Chaves: Aprendizagem, Estresse e Personalidade.

CAPÍTULO I

Introdução Geral

O estresse pode ser considerado como um estado de ameaça da perda da homeostase, ou seja, da manutenção da constância das condições corpóreas do organismo, causado por um estímulo denominado estressor (Barton, 2002; FSBI, 2002). Portanto, as respostas desencadeadas pelo indivíduo frente a um estressor são geralmente adaptativas, pois auxiliam o organismo a reestabelecer seu estado constante de homeostase. 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 serem percebidas pela mente como perigosas/nocivas. Essas experiências são chamadas, portanto de estressoras (Bauer et al., 2000).

Hans Selye (1965) observou que essas respostas fisiológicas podem ser divididas em três estágios, sendo o primeiro estágio denominado estágio de alarme, onde o corpo do organismos reconhece o estressor e ativa o sistema neuroendócrino. Assim as glândulas adrenais ou supraadrenais produzem e liberam os hormônios adrenalina, noraadrenalida e cortisol, preparando o organismo para uma resposta de luta ou fuga da fonte estressora, o que desencadeia um série de reações no organismo (*e.g.* pupilas dilatadas, frequência respiratória e batimento cardíaco acelerados). Já o segundo estágio é denominado o estágio de adaptação, onde o organismo então repara os danos causados pelas reações causadas pelo estágio de alarme, reduzindo assim seus níveis hormonais. Por fim se o estresse continuar o organismo entra no terceiro e último estágio, denominado estágio de exaustão, onde ocorre uma imunossupressão do sistema imunológico, o que pode levar ao surgimento de doenças nesse organismo.

Desta forma observamos que os organismos estão preparados para enfrentar situações estressantes. Quando o estresse é agudo, ou seja, uma exposição única ou transitória aos agentes estressores ou por um curto período de tempo, a resposta do organismo é natural e adaptativa, restituindo o equilíbrio do organismo. Porém,

quando essa exposição ocorre de forma repetitiva, constante ou por um longo período de tempo, temos o estresse crônico, e tal resposta, que impede que o organismo reestabeleça sua homeostase acabe produzindo uma condição mal-adaptativa (Selye 1950; Moberg 1985; Reid e Perry 1991; Barton et al. 2002), com consequências negativas e até mesmo deletérias para o estado de saúde do organismo.

As mudanças fisiológicas causadas pelo estresse podem ser expressas através de alterações comportamentais nos indivíduos, afetando significativamente suas atividades essenciais para a sobrevivência, como adquirir alimento, selecionar habitat, reproduzir e evitar predadores. Inicialmente, diante do estresse o animal exibirá comportamentos de evasão ou que diminuam sua exposição, no entanto se esses comportamentos não forem eficazes, o estresse pode induzir mudanças na percepção e nas repostas aos estímulos ambientais. Essas mudanças podem, em muitos casos, ser adaptativas e desta forma aumentar a probabilidade de sobrevivência do indivíduo ou por outro lado podem ser mal-adaptativas e, se persistirem por muito tempo, levar o indivíduo até mesmo à morte.

A resposta ao estresse em peixes teleósteos apresenta similaridades àquelas dos vertebrados terrestres, onde os agentes estressores podem causar desequilíbrio na homeostase destes organismos, desencadeando respostas adaptativas do organismo (Wendelaar-Bonga, 1997) ou respostas mal-adaptativas, caso os agentes estressores sejam intensos e constantes, gerando assim danos ao organismo (Carmichael et al., 1984). Durante o período de estresse crônico o animal deve comprometer suas reservas de glicogênio e aumentar o catabolismo de proteína tecidual, esse aumento do uso das reservas energéticas deixa o animal vulnerável ao desenvolvimento de alguma doença.

O estresse crônico, pode gerar a mobilização de substratos energéticos, desviando o uso da energia do crescimento e da reprodução e principalmente, efeitos supressivos das funções imunes (Wendelaar-Bonga, 1997). Em um estudo com truta marrom (*Salmo trutta*) e truta arco-íris (*Oncorhynchus mykiss*), o estresse crônico reduziu o tamanho de seus ovos e a sobrevivência da sua progênie (Campbell et al., 1994). Nesse mesmo sentido foi visto que em condição de estresse crônico, o consumo de alimento, a taxa de crescimento e a eficiência de conversão

alimentar são reduzidos na truta arco-íris (Gregory & Wood, 1999). Ainda, o estresse pode aumentar a susceptibilidade dos peixes a doenças infecciosas (Wedemeyer, 1970; Snieszko, 1974; Pickering & Pottinger, 1987; Angelidis *et al.*, 1987) e por fim pode alterar a capacidade de aprendizagem e memória desses animais (Piatto *et al.*, 2011a, 2011b; Chakravarty *et al.*, 2013; Manuel *et al.*, 2014).

A aprendizagem e a memória são processos distintos, sendo a aprendizagem o processo através da qual os conhecimentos são adquiridos, enquanto na memória, o conhecimento é codificado, armazenado e posteriormente resgatado (Kandel, 1995). 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 prejuízo ou facilitação dos processos de memória (McEwen E Sapolsky, 1995; Margarinos *et al.*, 1996, Quervain *et al.*, 1998, Roozendaal, 2002; Schwabe *et al.*, 2012). Além disso, animais que estão submetidos a uma situação de estresse por longo período de tempo sofrem mudanças neurobiológicas, como inibição da neurogênese, atrofia de dendritos e prejuízos na plasticidade sináptica hipocampal (Kozorovitskiy E Gould, 2004; Margarinos *et al.*, 1996). Em mamíferos, foi descrito que breves períodos de estresse podem potencializar a formação de memória, mas em contraste, estressores mais severos ou prolongados podem exercer efeitos deletérios sobre a cognição e estes podem ser atribuídos a mudanças irreversíveis na morfologia de neurônios hipocampais (McEwen E Sapolsky, 1995).

De modo geral, os mecanismos cerebrais da memória e aprendizagem estão também associados aos processos neurais responsáveis pela atenção, percepção, motivação e outros processos neuropsicológicos, de forma que perturbações em qualquer uma destas vias podem afetar a aprendizagem e a memória (Brandão, 1995).

Os animais percebem e interpretam as informações ambientais através de processos cognitivos e usam a aprendizagem e a memória para ajuda-los a modificar e ajustar seus comportamentos para melhor se adequarem ao ambiente ou situação na qual se encontram (Braithwaite, 2006; Ebbesson & Braithwaite, 2012). Assim como os mamíferos, os peixes são capazes de aprender e lembrar diferentes tipos de informação (Huntingford, 2003) e realizam associações simples e complexas entre diferentes estímulos (Ebbesson & Braithwaite, 2012; Warburton, 2003), além de

possuírem processos de aprendizagem e memória complexos e flexíveis (Braithwaite, 1998; Odling-Smee e Braithwaite, 2003).

Peixes são capazes de combinar relações espaciais detalhadas, usar marcos, geometria e formar mapas mentais (Rodríguez et al., 1994; Vargas et al., 2004), exibem aprendizagem social (Kieffer & Colgan, 1992), desenvolvem estratégias migratórias e aprendem a evitar lugares que predadores frequentam (Brown & Laland, 2003), reconhecem uns aos outros e monitoram o prestígio social dos outros (Griffiths 2003; McGregor, 1993), cooperam de várias formas durante o forrageamento, navegação, reprodução e evitação de predadores (Huntingford et al. 1994; Johnstone & Bshary 2004; Fitzpatrick et al. 2006). Em um experimento realizado por Reese (1989) com peixe-borboleta (*Chaetodon trifascialis*) foi observado que eles usavam pontos de referência de corais ou os chamados “cabeças de corais” para identificar locais de forrageamento e território, assim quando houve a remoção de uma cabeça de coral, os animais ficaram procurando o seu ponto de referência ao atravessar seu caminho. Portanto, peixes são capazes de comportamentos complexos baseados na percepção e análise de seu ambiente circundante (Odling-Smee & Braithwaite, 2003; Burt de Perera, 2004), permitindo ao sujeito uma escolha entre uma ampla gama de respostas preparatórias e não apenas inatas (Warburton, 2003). Assim, está se demonstrando cada vez mais que muitas espécies de peixes são capazes de desenvolver comportamentos sofisticados que requerem a integração de diferentes tipos de informação e que são presumivelmente sustentados por processos cognitivos complexos (Braithwaite & Salvanes, 2008).

Entretanto, estratégias de enfrentamento aos estímulos ambientais podem variar entre indivíduos da mesma espécie. Um dos fatores internos do que devemos considerar como característica individual é a personalidade. Indivíduos de uma mesma espécie diferem uns dos outros 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). Além disso, tais traços comportamentais covariam em diferentes contextos e situações (Sih et al., 2004), 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; Sneddon 2003; Bell 2005; Yoshida et al., 2005), répteis (Lopez et al., 2005), aves (Carere et al., 2005), mamíferos (Koolhaas et al., 2010) e seres humanos (Wilson et al., 1994).

A personalidade animal é geralmente descrita em cinco eixos: atividade, timidez-ousadia, exploração, agressividade e sociabilidade (Réale et al., 2007). Um dos eixos mais minuciosamente estudados é o da timidez e ousadia, que é descrito como propensão (ousadia) ou a aversão (timidez) para assumir riscos diante de objetos ou situações inovadoras (Wilson et al., 1994). A ousadia, pode ser avaliada através de diferentes respostas comportamentais, como a aproximação a predadores (Godin & Dugatkin, 1996), tendência de explorar novas fontes de alimento ou interagir com objetos desconhecidos (Wilson, 1998), exploração de um ambiente novo (Dziweczynski & Crovo, 2011) ou atividade de forrageamento sob risco (Bell, 2005). Já a timidez, faz com que os indivíduos evitem qualquer tipo de risco, se escondam quando expostos a novidades ou permaneçam estáticos, ‘congelados’ (Wilson et al., 1993).

Além disso, indivíduos considerados mais ousados (*bold*) são mais ativos e aprendem mais rápido (Sneddon 2003), enquanto indivíduos mais tímidos (*shy*) são relativamente menos ativos, aprendem em um ritmo mais lento e geralmente são socialmente subordinados a indivíduos mais ousados (Wilson et al. 1993; Koolhaas et al. 1999; Carere et al. 2005). Assim, fica evidente que a aprendizagem pode ser influenciada por diferenças de personalidade entre indivíduos, no entanto ainda existem poucos estudos que tentam correlacionar processos cognitivos à personalidade e ao estresse (Griffin et al., 2015).

Em peixes, existem relações positivas entre os indivíduos ousados e outros comportamentos tais como capacidade de aprendizagem (Dugatkin & Alfieri, 2003), dispersão (Rehage & Sih, 2004), taxa de alimentação e crescimento (Biro & Stamps, 2008) sobrevivência (Smith & Blumstein, 2008) condição física (Pellegrini et al, 2010) agressividade (Tulley & Huntingford, 1988) e dominância (Sundström et al., 2004). Desta forma, o perfil comportamental pode afetar a aptidão dos indivíduos em diferentes contextos, mantendo assim a diversidade comportamental dentro das populações (Stamps 2007; Wolf et al., 2007; Smith & Blumstein 2008).

Portanto, já se sabe de que diversos fatores podem influenciar a cognição, como a personalidade e o estresse. Sendo que a atuação da personalidade nos indivíduos tem um papel importante para a sobrevivência destes nas diferentes situações e ambientes em que se encontram, já que ela atua em diversas atividades essenciais deles. Assim como o estresse, que afeta fisiologicamente os indivíduos e desta forma atuando também em atividades essenciais destes indivíduos. Porém a relação entre o estresse e como diferentes personalidades lidam com o estímulo estressor ainda não estão bem elucidadas, assim como a atuação do estresse no processo de aprendizagem em indivíduos com diferentes personalidades, ou seja, como o estresse modula essa aprendizagem em indivíduos tímidos e ousados. Portanto seria de extrema importância compreender como esses dois fatores se relacionam e como juntos influenciam a cognição.

Assim, o objetivo do presente trabalho foi compreender como o estresse agudo e crônico, interfere no processo de aprendizagem em diferentes perfis de personalidade (*shy* e *bold*). Para tanto, usamos com modelo experimental a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus*), espécie de ciclídeo originária da África e introduzida no Brasil na década de 70, sendo atualmente uma das espécies mais cultivadas por aquicultores no Brasil. São considerados peixes tipicamente sociais e territorialistas (Fernandes & Volpato, 1993), com interações sociais bastante complexas e com capacidade de aprendizagem e memória.

CAPÍTULO II

Objetivo

Compreender como os diferentes perfis de personalidades, *shy* e *bold*, afetam o processo de aprendizagem em tilápia-do-Nilo.

Materiais e métodos

a) Condições de manutenção

Juvenis de tilápia do Nilo, provenientes de piscicultura, foram aclimatados por 30 dias em tanques de 500L (6 peixes/L), em temperatura 24°C $\pm$ 1°C , pH: $\sim$ 6,5, com o fotoperíodo de 12L:12D antes do início do experimento. Os tanques foram mantidos com aeração contínua, com biofiltros e foram sifonados diariamente para a retirada de resto de alimentos e fezes. Desta forma os tanques foram mantidos com boa qualidade de água, com os níveis de nitrito e amônia mantidos abaixo de 0,05 mg/ L e 0,5 mg/L, respectivamente. Os peixes foram alimentados uma vez ao dia, com ração comercial para peixes tropicais (38% de proteína bruta).

b) Delineamento Experimental

Para avaliar a influência da personalidade no processo de aprendizagem em peixes (tilápias-do-Nilo), primeiramente realizamos testes de personalidade (teste do objeto novo e teste de exposição ao predador) para determinar o perfil de personalidade dos indivíduos e separá-los em dois grupos: grupo dos indivíduos *shy* (tímidos; n = 9) e grupo dos indivíduos *bold* (ousados; n = 12). Em seguida, os peixes de ambos os grupos foram submetidos aos testes de aprendizagem por dois tipos de condicionamento, pelo condicionamento ao jato d'água (condicionamento clássico) onde houve a associação entre um estímulo previamente neutro – condicionado – com um estímulo biologicamente relevante – incondicionado. Paralelamente houve também o condicionamento com o labirinto (condicionamento espacial), onde a

tarefa era encontrar o compartimento correto, em que o alimento se encontrava, em um labirinto. Entre um teste de condicionamento e outro houve um dia de intervalo, onde não havia a realização de testes. Para melhor visualização, o esquema do delineamento se encontra na Figura 1.

As tilápias-do-Nilo permaneceram do início até o final do experimento em aquários individuais, (40cm x 20cm x 25cm), em que foram aclimatados inicialmente por uma semana. Quando era necessário retirá-los, para realizarem o condicionamento nos aquários experimentais, eram posteriormente devolvidos em seus aquários individuais iniciais.

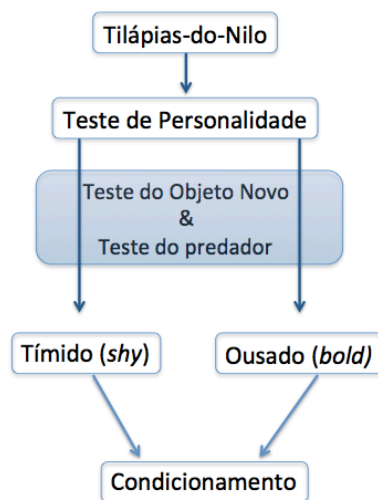


Figura 1. Esquema do delineamento experimental

c) Procedimentos Específicos

c1) Perfil Comportamental

Inicialmente as tilápias foram individualizadas em aquários de vidro (20cm x 40cm x 25cm) para aclimatização durante três dias e alimentadas uma vez ao dia. Após o período de aclimatização as tilápias-do-Nilo foram divididas de acordo com

seu perfil comportamental (*Shy/Bold*), usamos inicialmente um $n = 150$ indivíduos, assim para isso foram realizados os testes do objeto novo e do predador.

O primeiro dia de teste foi utilizado como um período de aclimação do animal às condições do teste. Já no segundo dia foi realizado o teste do predador (baseado em Wilson & Godin, 2009; Moretz *et al.*, 2007), onde um bagre africano (*Clarias gariepinus*), que são animais reconhecidos como predadores da tilápia do Nilo (DeGraaf *et al.*, 1996), foi colocado em um aquário ao lado do aquário em que a tilápia se encontrava. O procedimento foi gravado por um período de 5 minutos e a resposta da tilápia ao perceber a presença do predador avaliada.

No terceiro e último dia foi realizado o teste do objeto novo, onde um cilindro vermelho ou azul ($\varnothing = 6\text{cm}$) foi delicadamente submergido no aquário. Ele foi colocado no lado oposto em que o peixe se encontrava. O procedimento foi gravado por 5 minutos e então registramos a latência do peixe para chegar até o objeto, o tempo total que o peixe permaneceu próximo ao objeto e a movimentação do peixe no aquário (baseado em Frost *et al.*, 2007; Castanheira *et al.*, 2013). Essas mesmas medidas foram utilizadas no teste do predador.

A consistência das respostas durante esses dias foi analisada para definir os perfis comportamentais.

c2) Condicionamentos

Os testes de condicionamento com jato d'água foram realizados com um intervalo de dois dias entre eles, quatro vezes ao dia e com um intervalo de 2h entre um teste e outro. O condicionamento foi realizado nos aquários individuais, que estavam em uma estante coberta com lona preta na parte de trás, desta forma não permitindo que os peixes visualizassem a entrada e a saída do pesquisador. Nesta lona, foi introduzida uma mangueira (8mm de diâmetro) com ligação para cada um dos aquários, elas foram colocadas de forma aleatórias nos aquários para não ocorrer uma preferência de lado pelas tilápias.

O condicionamento era realizado da seguinte forma, um jato d'água ($\pm 3\text{ml}$) era injetado na mangueira, descrita anteriormente, movimentando então a água do aquário naquele local e então após 15 segundos um pellet de ração era introduzido

no aquário pela mesma mangueira. Mediamos a latência dos peixes para chegarem até o local onde houve a movimentação da água através das filmagens feitas em cada dia de teste.

Além do condicionamento clássico, foi realizado um condicionamento espacial, utilizando um labirinto (baseado em Salvanes et al., 2013). Os peixes foram retirados de seus aquários habituais e colocados no labirinto, cada um por vez. Inicialmente as tilápias foram familiarizadas com o labirinto, podendo nadar livremente pelo aquário, 48h antes do condicionamento começar.

O aquário com o labirinto era composto por três divisórias de acrílico opacas, em uma de suas extremidades, o que impedia a visualização entre os compartimentos, e do lado oposto apenas uma divisória opaca. Todos os lados do aquário experimental (labirinto) foram cobertos com papel de cor branca e fosca para que o exterior não fosse visto (Figura 2).

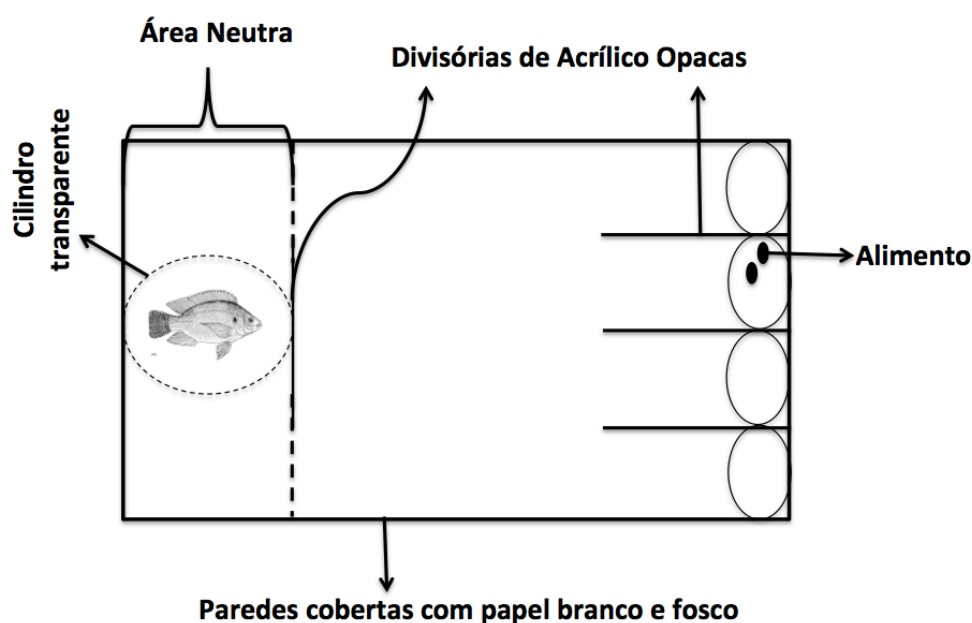


Figura 2: Esquema do labirinto.

No início de cada condicionamento, um peixe era colocado em um cilindro transparente dentro do aquário, atrás da placa de acrílico, impedindo a visualização do resto do aquário, por 5 minutos. Após esse período o cilindro era retirado e o peixe podia nadar livremente pelo labirinto, tendo como objetivo achar o

compartimento em que havia comida. Essa segunda parte do condicionamento durava 10 minutos e era gravada para posterior avaliação do desempenho dos peixes. Analisamos os seguintes parâmetros: a latência para sair da área neutra, latência para encontrar o alimento e o número de tentativas para encontrar o compartimento com o alimento, todos eles medidos individualmente. Entre uma tilápia e outra a água do aquário (labirinto) era trocada, para que não houvesse nenhuma espécie de sinal químico na água.

As tilápias-do-Nilo permaneceram do início até o final do experimento em aquários individuais, (40cm x 20cm x 25cm), em que foram aclimatados inicialmente por uma semana. Quando era necessário retirá-los, para realizarem o condicionamento nos aquários experimentais, eram posteriormente devolvidos em seus aquários individuais iniciais.

c3) Análise Dos Dados

Para demonstrar a aprendizagem dos indivíduos no processo de condicionamento de movimentação da água, construímos curvas de aprendizagem para indivíduos *shy* e *bold* usando os valores da mediana de cada indivíduo, por dia de condicionamento. Utilizamos os valores da mediana pois os dados resultaram em não normais. Além disso, para avaliar se houve diferença de aprendizagem entre as personalidades, em ambos os condicionamentos, inicialmente testamos os dados quanto a sua normalidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e quanto a sua homocedasticidade pelo teste de Levene.

Considerando o teste de condicionamento com a água, os dados se apresentaram não normais e heterocedásticos ($P < 0,05$ em ambos os casos), sendo que usamos uma ANOVA Mista (medidas repetidas - dias de teste, com dois tratamentos independentes – personalidades *shy* e *bold*) com correção do valor do nível de significância para 0,05 (5%). Usamos o teste de Tukey como pós teste.

Considerando as três variáveis, citadas anteriormente no item do condicionamento, quando as analisamos elas resultaram em não normais e heterocedásticos. Para a variável de latência para sair da área neutra, que chamamos de latência de saída, realizamos uma ANOVA mista (personalidade x

tempo) com correção do valor do nível de significância para 0,05 (5%) e usamos o teste de Tukey como pós-teste. Já para as variáveis de latência para encontrar o alimento e número de tentativas para encontrar o compartimento com o alimento não foi possível realizarmos uma ANOVA, pois os dados não eram constantes, ou seja, os indivíduos não respondiam todos os dias ao condicionamento.

Além disso realizamos, em todos os três parâmetros, teste de proporção de Goodman (1964; comparação entre multinomiais) e (1965; comparação dentro de multinomiais) ($p < 0,05$) que avaliou se a frequência com a qual os peixes responderam ao estímulo alimentar foi maior que a frequência daqueles que não responderam.

Resultados

No condicionamento com o jato d'água, houve diferença significativa na reposta ao condicionamento no decorrer do tempo ($p = 0,0000$ e $F = 40,95$), ambos os perfis diminuíram a latência de reposta, demonstrando que houve aprendizagem (Figura 3), porém não houve diferença significativa entre as personalidades *shy* e *bold* ($p = 0,429$ e $F = 0,65$). Entretanto, os indivíduos *bold* demoraram apenas um dia para estabilizar claramente sua resposta ao condicionamento, enquanto indivíduos *shy* demoraram dois dias para que estabilisassem mais evidentemente sua resposta (Figura 3).

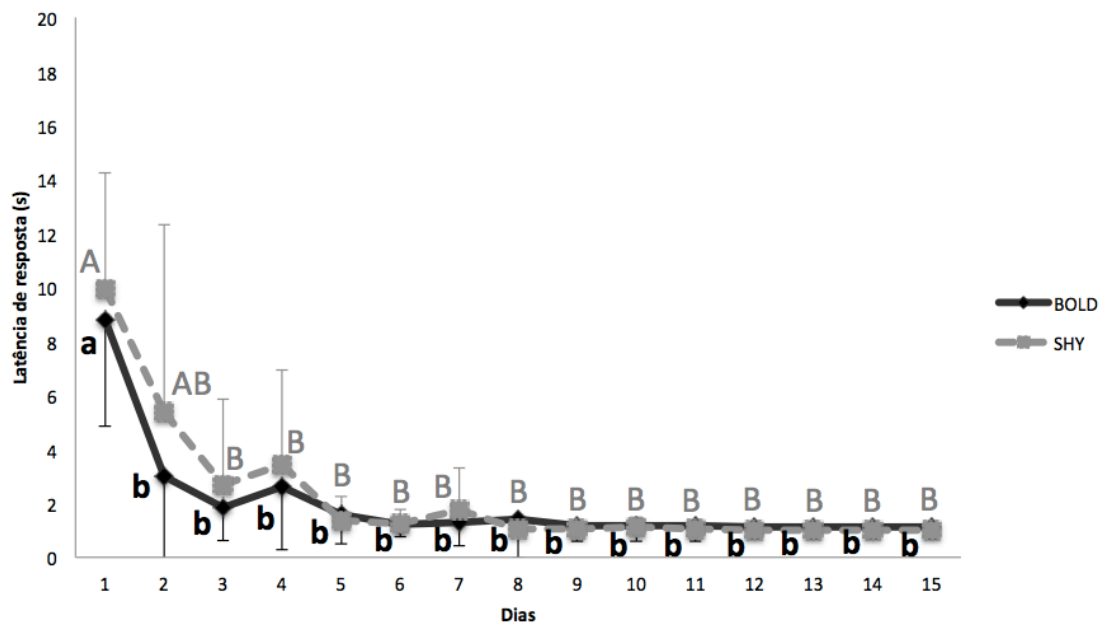


Figura 3: Curva de aprendizagem dos indivíduos com personalidade *shy* (n = 9) e *bold* (n= 12) para a latência para se aproximar do jato d'água, onde as letras minúsculas representam os peixes *bold* enquanto as letras maiúsculas representam os peixes *shy*, sendo que em ambos as letras diferentes representam onde houve diferença significativa. Utilizamos o valor das medianas de cada indivíduo como valor representativo de cada dia para a realização de uma ANOVA mista ($p > 0,05$).

No condicionamento com labirinto, também não houve diferença significativa entre as personalidades *shy* e *bold* quando analisamos se encontraram ou não o alimento ($P > 0,05$) e o número de tentativas para encontrar o compartimento com o alimento ($P > 0,05$). Porém, quando analisamos se os indivíduos saíram ou não da área neutra, houve diferença significativa no primeiro e segundo dia de teste entre os perfis (comparação entre multinomiais; $p < 0,05$). Em ambos os dias mais indivíduos *bold* responderam saindo da área do que os indivíduos *shy* (Figura 4). Já quando comparamos indivíduos *bold* que saíram da área neutra com indivíduos *bold* que não saíram da área neutra, obtivemos que desde o primeiro dia de teste mais indivíduos *bold* responderam saindo da área (comparação dentro de multinomiais; $p < 0,05$), enquanto entre os indivíduos *shy*, a maioria só deixou a área neutra a partir do terceiro dia de teste (comparação dentro de multinomiais; $p < 0,05$) (Figura 5).

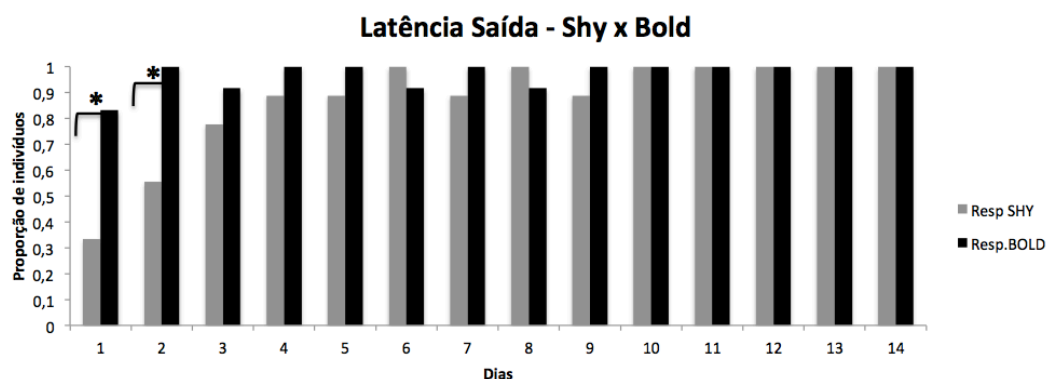


Figura 4: Comparação entre a proporção de indivíduos *shy* (n=9) que saíram da área neutra ao longo dos dias com a proporção de indivíduos *bold* (n=12) que saíram da área neutra, feita através do teste de proporção de Goodman. Houve diferença significativa entre as duas personalidades apenas nos dois primeiros dias (comparação entre multinomiais ; $p < 0,05$), com mais indivíduos *bold* saindo da área do que indivíduos *shy*. A partir do terceiro dia não houve diferença significativa ($p > 0,05$).

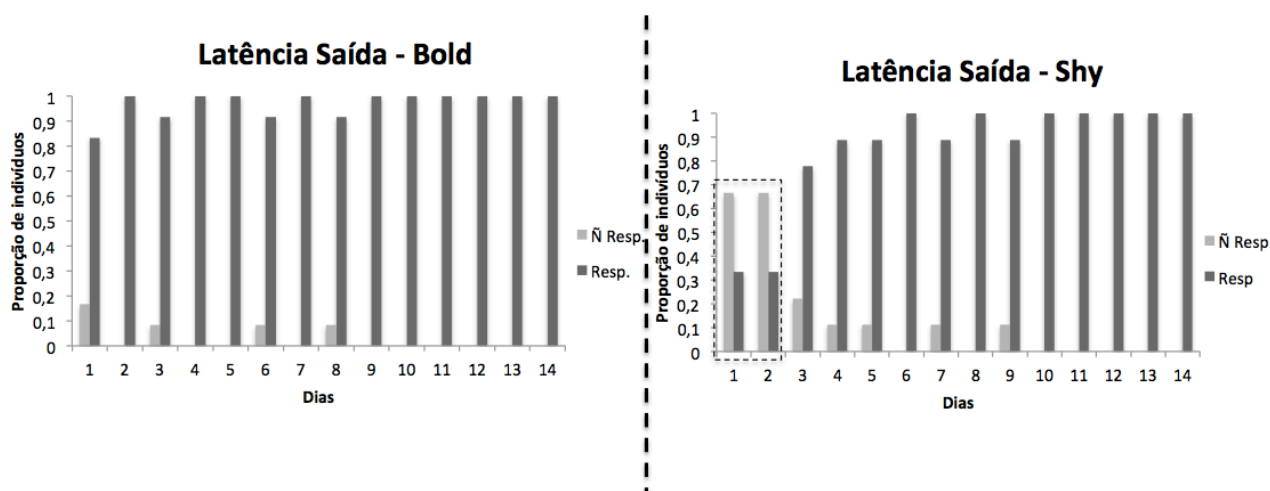


Figura 5: Comparação entre a proporção de indivíduos *bold* (n=12) que saíram da área neutra com os indivíduos *bold* que não saíram da área neutra, feita através do teste de proporção de Goodman (comparação dentro de multinomiais). E comparação entre a proporção de indivíduos *shy* (n=9) que saíram da área neutra com os que não saíram da área neutra, feita também através do teste de proporção de Goodman (comparação dentro de multinomiais). Em todos os dias de teste mais indivíduos *bold* saíram da área neutra do que não saíram ($p < 0,05$), enquanto para os indivíduos *shy* os dois primeiros dias não deram diferença significativa ($p > 0,05$), a diferença passou a ser significativa apenas a partir do terceiro dia ($p < 0,05$). O retângulo pontilhado representa igualdade entre os indivíduos que responderam com aqueles que não responderam.

Em relação aos dados de latência para deixar a área neutra, obtivemos também uma resposta não significativa quando realizamos uma ANOVA Mista (personalidade x tempo) com um pós-teste de Tukey ($p < 0,05$).

Discussão

Neste estudo demonstramos que embora a priori não haja diferença direta no processo de aprendizagem entre os indivíduos *shy* e *bold*, ou seja, no processo de aquisição desse conhecimento, os padrões de resposta de cada perfil são diferentes. No processo de aprendizagem por condicionamento clássico, indivíduos *shy* demoram mais para aprender. Por outro lado, em processos de aprendizagem mais complexos, tal como o teste de labirinto, indivíduos *shy* não demoram mais para aprender, mas em contrapartida, apresentam maior latência de resposta ao estímulo.

Desta forma, esses resultados podem indicar uma real diferença na habilidade de aprendizagem entre as personalidades *shy* e *bold*, onde seus processos cognitivos ocorrem de forma diferente. Já é descrito na literatura que variações individuais podem afetar processos cognitivos fazendo com que alguns indivíduos sejam melhores em memorizar informações de seus ambientes (Croston et al., 2016); sejam mais rápidos ou mais bem-sucedidos em suas decisões (Chittka et al., 2009) ou que indivíduos *bold* aprendem mais rápidos (Trompf e Brown, 2014), essas diferenças individuais muitas vezes estão associadas a personalidade animal (Griffin et al., 2015; Guillette et al., 2016).

Porém, uma explicação alternativa é que o processo cognitivo das duas personalidades é realmente igual, elas aprendem da mesma forma, mas pela personalidade *shy* ser mais cautelosa, correr menos riscos, ser menos ativa, ela tem um atraso da sua resposta ao estímulo do condicionamento, mesmo já tendo o aprendido a relacionar o estímulo à recompensa. Em um estudo realizado com guppies (*Poecilia reticulata*) não obtiveram diferença para o aprendizado no teste de condicionamento entre grupo com personalidade mista e o grupo com personalidade *bold*, porém o grupo com personalidade *bold* era mais rápido para

alcançar o alimento do que o grupo com personalidade *shy* (Dyer et al., 2009). Em outro estudo também com guppies (Kareklas et al., 2018), observaram que grupos com mais indivíduos *bold* fazendo parte da sua composição eram mais propensos a se dividirem e consequentemente demoravam mais para realizarem o condicionamento, eles alteravam a coesão e a velocidade de decisão coletiva do grupo. Assim decisões coletivas em grupos com indivíduos *bold* levam mais tempo para ocorrerem e portanto grupos com alta variação de personalidade em seus indivíduos podem ser prejudicados ao competirem por recursos.

Desta forma, os peixes com personalidade *shy* não necessariamente aprendem de forma mais lenta, como descrito na literatura (Wilson et al., 1993; Koolhaas et al., 1999; Carere et al., 2005), e sim respondem a situações novas de forma reativa (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999), com comportamentos de enfrentamento passivo, de imobilidade e baixa agressão (Carpenter & Summers, 2009). Assim, podemos considerar que indivíduos *shy* possuem uma resposta mais demorada no início do condicionamento em decorrência das características de enfrentamento do seu perfil de personalidade. E entendemos que essa inibição comportamental seja uma estratégia adaptativa dos indivíduos com essa personalidade, sob condições ambientais incontroláveis e imprevisíveis (Vindas et al., 2016).

Em contrapartida, a literatura mostra que peixes com personalidade *bold* aprendem de forma mais rápida (Sneddon 2003). Porém, por serem indivíduos considerados mais ativos, que correm mais riscos, respondem a novidades de forma proativa (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999) e possuem comportamentos de enfrentamento ativos, sua aprendizagem não necessariamente ocorre de forma mais rápida e sim sua resposta ao estímulo presente no ambiente é mais ágil, ou seja, eles possuem respostas mais ágeis mas são menos precisos em suas decisões (Chitkka et al., 2009). Assim, peixes com personalidade *bold* são mais motivados que peixes *shy*, já que estes geralmente respondem de forma mais rápida ou até ignoraram as ameaças de um ambiente desconhecido (Brick e Jakobsson, 2002), sendo que a motivação é tipicamente medida como uma condição corporal, ou como fome ou como a latência para abordar um aparato (Grifn e Guez, 2014; van Horik et al., 2017) e aqui consideramos motivação a latência para abordar um aparato. Portanto,

indivíduos ousados possuem uma resposta mais rápida, apesar de aleatória, fazendo-se acreditar que o processo de aprendizagem neles seja mais rápido e fácil.

Assim, nosso estudo corrobora que indivíduos com personalidade *bold* estão mais dispostos a correrem riscos maiores, mas em troca de ganhos potencialmente mais vantajosos (em relação à alimentação ou reprodução), enquanto indivíduos com personalidade *shy*, que possuem uma abordagem avessa ao risco, aceitam recompensas menores em troca de comportamentos com risco reduzido (Krause et al., 2004). Ao mesmo tempo também já foi visto que indivíduos *bold* possuem um desempenho pior em labirintos, procurando aleatoriamente pelo compartimento com comida, enquanto indivíduos tímidos tiveram um melhor desempenho, pois se utilizavam de pistas para encontrar o alimento (White et al., 2016).

Portanto, para elucidar se indivíduos *shy* e *bold* diferem em seus processos de aprendizagem e memória é necessário realizar estudos futuros para esclarecer e correlacionar melhor esses processos cognitivos com as diferentes personalidades, já que a personalidade pode ter um efeito profundo nas decisões tomadas pelos animais em diferentes ambientes e, portanto influenciar a capacidade de um indivíduo em resolver problemas e se adaptar a novos ambientes. Desta forma, estes estudos podem contribuir até para uma abordagem em ensino e aprendizagem escolar, onde as individualidades podem ser tratadas como diferenças na aquisição do conhecimento e não usadas como adjetivos tais como, “mais inteligente” ou “mais apto ao aprendizado”.

CAPÍTULO III

Objetivo

Compreender como o estresse, agudo e crônico, interfere no processo de aprendizagem em diferentes perfis de personalidade (*shy* e *bold*).

Materiais e métodos

a) Condições de manutenção

Juvenis de tilápia-do-Nilo, provenientes de piscicultura, foram aclimatados por 30 dias em tanques de 500L (6 peixes/L), em temperatura 24°C +-1°C , pH: ~6,5, com o fotoperíodo de 12L:12D antes do início do experimento. Os tanques foram mantidos com aeração contínua, com biofiltros e foram sifonados diariamente para a retirada de resto de alimentos e fezes. Desta forma os tanques foram mantidos com boa qualidade de água, com os níveis de nitrito e amônia mantidos abaixo de 0,05 mg/ L e 0,5 mg/L, respectivamente. Os peixes foram alimentados uma vez ao dia, com ração comercial para peixes tropicais (38% de proteína bruta).

b) Delineamento Experimental

Previamente aos experimentos, todos os peixes foram medidos e pesados para futura comparação de crescimento ao final do experimento. Em seguida definimos suas personalidades através de testes de personalidades (teste do objeto novo e teste de exposição ao predador). Assim separamos os peixes em dois grupos: um grupo de peixes com personalidade ousada (*bold*) e outro com peixes com personalidade tímida (*shy*). Após a definição da personalidade, para avaliar a influência do estresse no processo de aprendizagem nas personalidades *shy* e *bold*, ambos os grupos foram submetidos a dois tipos de estresse (agudo e crônico) sendo subdivididos em dois novos grupos, constituindo assim quatro grupos: *shy*-agudo (n = 7); *shy*-crônico (n = 7); *bold*-agudo (n = 10); *bold*-crônico (n = 8). Concomitantemente ao estresse, todos os grupos quatro grupos foram submetidos aos condicionamentos de movimentação ao jato d'água e do labirinto. Para melhor visualização, o esquema do delineamento se encontra na Figura 1.

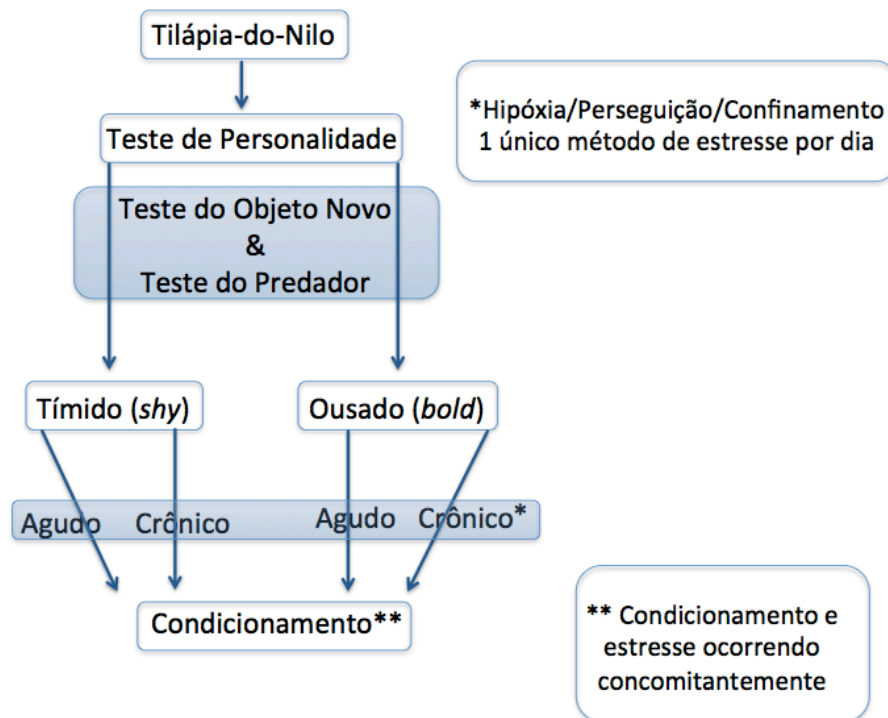


Figura 1: Esquema do delineamento experimental

c) Procedimentos Específicos

c1) Perfil Comportamental

Procedimentos iguais aos descritos no capítulo anterior, para maiores detalhes verificar a parte de materiais e métodos do Capítulo II.

c2) Condicionamento

Mesmos procedimentos aplicados no capítulo anterior, para maiores detalhes verificar a parte de materiais e métodos do Capítulo II.

c3) Estresse

Foram utilizados agentes estressores físicos, como confinamento, hipóxia e perseguição. Estes foram aplicados durante o período de condicionamento (figura 2). Os agentes estressores foram utilizados de maneira alternada e aleatória, com alternância de tipo de estresse e horário do dia em que foi aplicado, para que os

peixes não se adaptassem ao tipo de estresse e nem ao horário que ele era aplicado. Os animais foram estressados em apenas um período do dia e apenas por um método de estresse em cada dia.

No estresse de confinamento por restrição de espaço, o peixe foi deslocado gradualmente para um dos cantos do aquário, limitando sua movimentação, por meio de uma placa de acrílico opaca e vazada, no qual permaneceu por 15 minutos. Já o estresse por hipóxia foi realizado pela retirada da tilápia do aquário, com o auxílio de uma rede, por um período de 3 minutos e posteriormente o peixe foi reintroduzido ao respectivo aquário. Por fim no estresse por perseguição com rede os peixes foram individualmente perseguidos em seus próprios aquários, com o auxílio de uma rede, por um período de 15 minutos.

O estresse agudo, foi aplicado por um período curto de tempo e após o início do condicionamento (Figura 4), no meio da aprendizagem, ou seja, um estresse agudo pós-condicionamento. Enquanto o estresse crônico foi aplicado a partir do primeiro dia de teste até o último dia (Figura 3), porém os dias iniciais do estresse crônico foram considerados como estresse agudo (três primeiros dias), ou seja, um estresse agudo pré-condicionamento.

Considerando que estresse crônico é definido como uma dificuldade constante enfrentada por um indivíduo e o estresse agudo como uma ocorrência recente e transitória de um único estressor (Shields *et al.*, 2016), a forma aguda aplicada durante o estudo foi considerada de 3 dias. Enquanto a forma crônica foi aplicada em um período de 60 dias, (adaptado de Lankford *et al.*, 2005).

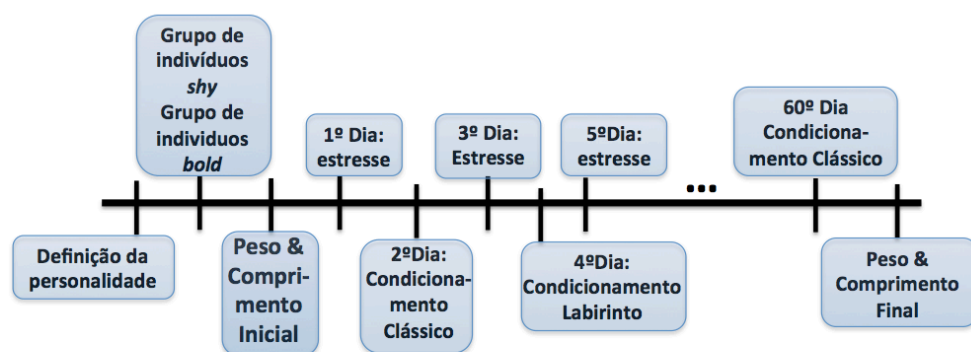
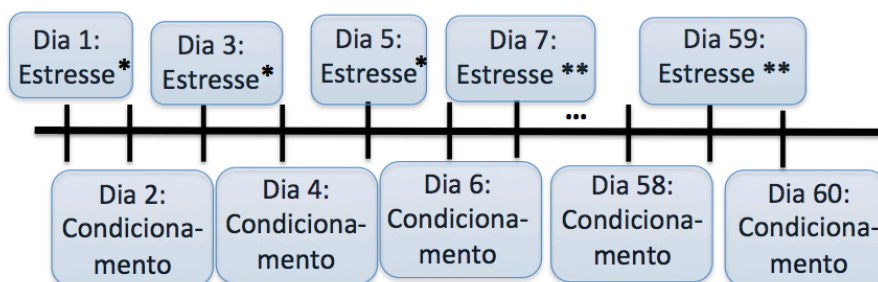


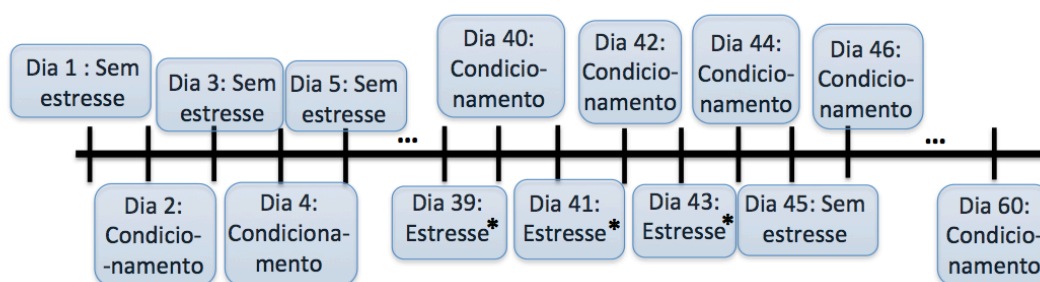
Figura 2: Linha do tempo, mostrando a ordem cronológica como o estudo foi realizado e como os procedimentos experimentais foram distribuídos. Sendo que a aplicação do estresse foi alternada dia sim, dia não com o condicionamento. Além disso os diferentes tipos de estresse foram aplicados de forma aleatória e os dois tipos de condicionamentos foram alternados.



*Estresse pré-condicionamento

** Estresse Crônico

Figura 3: Linha do tempo mostrando de forma cronológica como o estresse crônico foi aplicado a partir do primeiro dia de teste até o último, sendo que os primeiros dias (três primeiros dias) ele foi considerado como estresse agudo pré-condicionamento e após esse período sendo considerado como estresse crônico.



* Estresse pós-condicionamento

Figura 4: Linha do tempo mostrando, de forma cronológica, como o estresse agudo, ou seja, o estresse agudo pós-condicionamento, foi aplicado no meio do processo de condicionamento nos diferentes grupos de personalidades.

c4) Análise Dos Dados

Para avaliar se as técnicas de estresse aplicadas nos grupos foram suficientes para promover estresse crônico nos animais ao longo do tempo, avaliamos se houve diferença de crescimento (peso e/ou comprimento) entre o início e o final do período experimental, pois animais submetidos ao estresse crônico podem apresentar medidas reduzidas de peso e comprimento (Wendelaar-Bonga, 1997). Primeiramente, testamos a normalidade (teste de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) e a homocedasticidade (teste de Levene, $p > 0,05$) de todos os dados de peso e comprimento e, tais dados foram normais e homocedásticos. Assim utilizamos o teste T-dependente para comparar as medidas iniciais com as finais de peso ou comprimento para cada grupo de peixes *shy* ou *bold*. Além disso, usamos o teste de T-independente para comparar os dados de peso ou comprimento entre os grupos *shy* e *bold* e por último utilizamos o teste t-independente para comparar os dados de peso ou comprimento dos grupos de estresse crônico com o de estresse agudo.

No condicionamento com jato d'água, foi testada a normalidade dos dados (teste de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$) e a sua homocedasticidade (teste de Levene, $p > 0,05$). Os dados resultaram em não normais e não heteroscedásticos. Usamos uma ANOVA mista (personalidade x tempo) seguida pelo pós-teste de Tukey e consideramos $p > 0,01$ para significância estatística. Realizamos esses testes para averiguar se houve influência do estresse ou do estresse relacionado com a personalidade, no processo de aprendizagem.

Já no condicionamento com labirinto com os dados da variável de latência para sair da área neutra, que chamamos de latência de saída, testamos a normalidade dos dados (Kolmogorov-smirnov $p > 0,05$) e sua homocedasticidade (Levene $p > 0,05$). Como obtivemos dados normais e homocedásticos, realizamos uma ANOVA Mista (tratamentos x dias), seguida pelo teste de Tukey como pós-teste, sendo que considerando a significância de $p > 0,05$. Além disso, realizamos o teste de proporção de Goodman (1964; comparação entre multinomiais) e (1965; comparação dentro de multinomiais) ($p < 0,05$), para comparar a frequência com o que os indivíduos responderam o teste com a frequência daqueles que não responderam.

Para os dados das variáveis de latência para encontrar o alimento e o número de tentativas para achar o compartimento com o alimento, foi realizado apenas o

teste de proporção de Goodman, em que comparamos a frequência dos indivíduos que responderam com a frequência dos indivíduos que não responderam. Como no capítulo II, não houve uma constância nas respostas dos indivíduos durante o período de testes, ou seja, alguns deles não responderam em um ou mais dias, mas responderam em outros, dessa forma impossibilitando a análise que comparava os valores centrais entre os grupos.

Resultados

a) Peso e comprimento

Em relação às medidas de peso e comprimento, comparamos as medidas de peso ou comprimento inicial contra as medidas de peso ou comprimento final de ambos os grupos de personalidade, houve diferença significativa (Tabela 1), nos mostrando que a causa dessa diferença poderia ser o crescimento natural dos peixes ou a ação do estresse aplicado.

Tabela 3: Valores de p, t, médias e desvio padrão da comparação das medidas de peso ou comprimento iniciais com aqueles finais, em ambas as personalidades (*shy* e *bold*), tanto para dados dos grupos de estresse crônico quanto para os grupos de estresse agudo pós-condicionamento. Todos os valores de p sendo significativos.

Crônico	P	T	Média (Inicial ±SD)	Média (Final ±SD)
<i>Bold PI x PF</i>	0,0040	-4,19	9,55±1,89	12,51±1,75
<i>Bold CI x CF</i>	0,0009	-5,48	6,82±0,49	7,85±0,49
<i>Shy PI x PF</i>	0,0185	-3,20	10,36±1,19	12,72±1,65
<i>Shy CI x CF</i>	0,0064	-4,088	7,01±0,35	7,74±0,35

Agudo	P	T	Média (Inicial ±SD)	Média (Final ±SD)
<i>Bold PI x PF</i>	5,27365E-06	-9,54	11,96±2,01	15,48±2,39
<i>Bold CI x CF</i>	5,30297E-05	-7,16	7,3±0,64	8±0,53
<i>Shy PI x PF</i>	0,0009	-5,99	11,82±2,48	16,43±2,46
<i>Shy CI x CF</i>	0,0007	-6,29	7,24±0,56	8,24±0,34

Por fim, quando comparamos os dados dos grupos de estresse crônico com aqueles dos grupos de estresse agudo pós-condicionamento, independente da personalidade, o peso final dos indivíduos foi menor no grupo que sofreu estresse crônico do que naquele que sofreu estresse agudo pós-condicionamento. Entretanto, considerando o comprimento final dos indivíduos, tal diferença ocorreu apenas para os indivíduos *shy* (Figura 5).

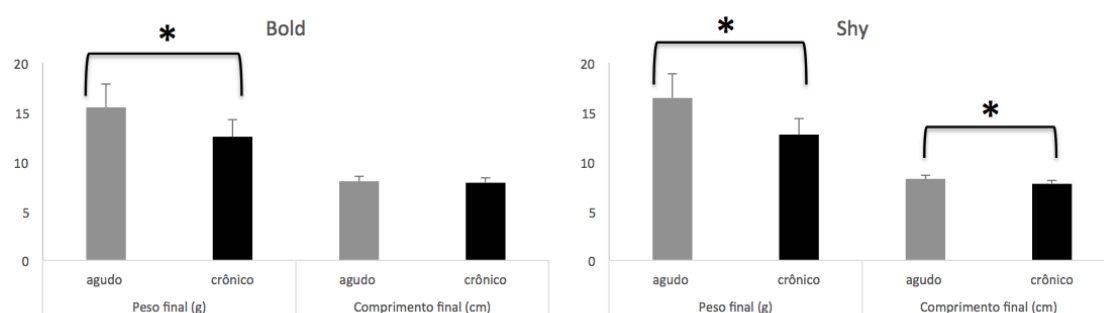


Figura 5: Comparação entre peso e comprimento finais dos indivíduos que passaram por estresse crônico com aqueles que passaram por estresse agudo pós-condicionamento, em ambas as personalidades. No grupo *bold* houve diferença significativa apenas quando comparados o peso dos indivíduos, enquanto no grupo *shy* houve diferença significativa em ambas as medidas, tanto de peso quanto de comprimento.

b) Condicionamento com água (condicionamento clássico)

Como resultado da ANOVA, obtivemos diferença significativa quando as variáveis tempo e personalidade estão relacionadas ($p = 0,000267$ e $F = 1,9536$) e não significativa quando consideramos cada uma delas de forma isolada.

No grupo com os indivíduos de personalidade *bold* observamos que os indivíduos que passaram por estresse agudo pré-condicionamento tiveram diferença significativa nos três primeiros dias, ou seja, responderam de forma mais devagar, o que pode ser um efeito do estresse relacionado com a personalidade (Figura 6). Enquanto nos indivíduos que passaram por estresse agudo pós-condicionamento, só obtivemos essa diferença significativa no primeiro dia (Figura 6), e não obtivemos diferença significativa quando o período em que o estresse aplicado.

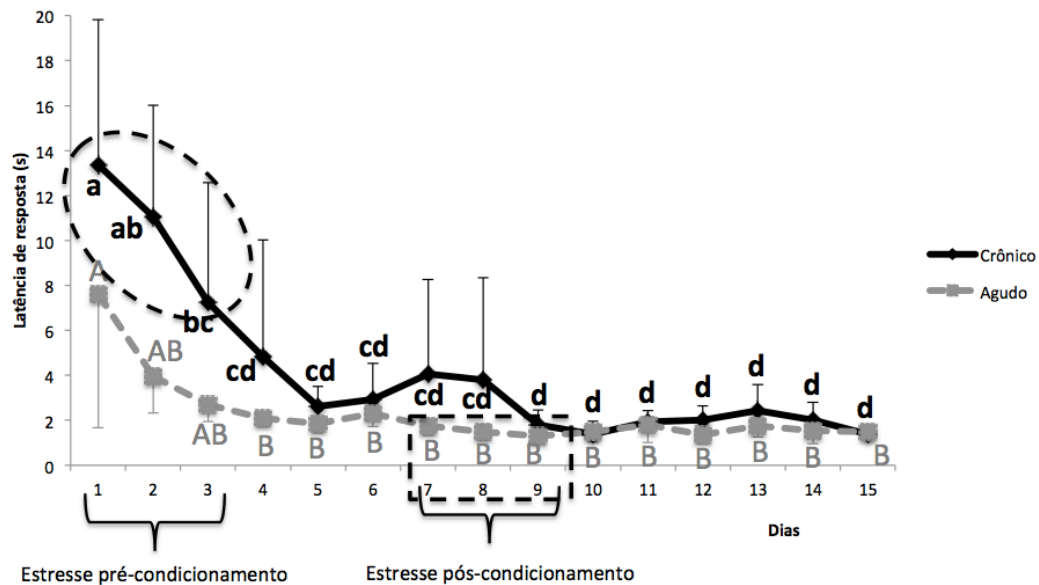


Figura 6: Curva de aprendizagem para o tempo de resposta (latência) ao movimento d'água dos indivíduos com personalidade **bold** que passaram por estresse crônico (n=8) ou agudo (n=10), feita através de uma ANOVA Mista com um pós teste de Tukey. Em que houve diferença significativa nos três primeiros dias para o grupo de estresse agudo pré-condicionamento, enquanto para o grupo de estresse agudo pós-condicionamento e o grupo de estresse crônico, não houve diferença significativa. Sendo o retângulo pontilhado destaca os dias em que o estresse foi aplicado no grupo de estresse agudo pós-condicionamento e o círculo pontilhado os dias em que o estresse agudo pré-condicionamento foi aplicado.

No grupo com os indivíduos de personalidade *shy*, indivíduos que passaram por estresse agudo pré-condicionamento diferiram significativamente nos dois primeiros dias, ou seja, responderam de forma mais lenta, enquanto no grupo que passou por estresse, agudo pós-condicionamento, a diferença significativa foi apenas no primeiro dia (Figura 7). Não houve diferença significativa no período em que o estresse agudo pós-condicionamento foi aplicado e no grupo de estresse crônico.

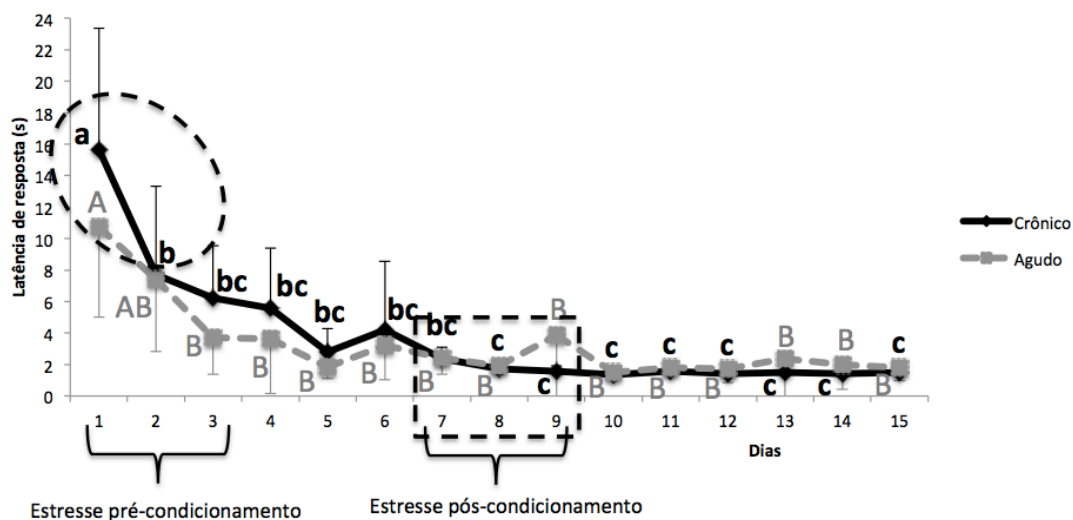


Figura 7: Curva de aprendizagem dos indivíduos com personalidade **shy** que passaram por estresse crônico (n=7) e agudo pós e pré-condicionamento (n=7) para o tempo de resposta (latência) ao movimento d'água, feita através de uma ANOVA mista com o pós teste de Tukey. Em que houve diferença significativa nos dois primeiros dias no grupo de estresse agudo pré-condicionamento, enquanto para o grupo de estresse agudo pós-condicionamento e estresse crônico, não houve diferença significativa. Sendo o retângulo pontilhado destacando os dias em que o estresse foi aplicado no grupo de estresse agudo pós-condicionamento e o círculo pontilhado os dias em que o estresse agudo pré-condicionamento foi aplicado.

c) Condicionamento em Labirinto (condicionamento espacial)

Quando comparamos os grupos com personalidades *shy* e *bold* não obtivemos nenhuma diferença significativa entre eles, em nenhum dos parâmetros avaliados (latência de saída da área neutra, latência para encontrar o alimento e número de tentativas para achar o compartimento com o alimento).

Já quando essa comparação foi dentro dos próprios grupos, para a variável latência de saída da área neutra, nos indivíduos *bold*, houve diferença significativa todos os dias ($p < 0,05$), ou seja, mais indivíduos saíram da área neutra do que aqueles que não saíram, tanto para o estresse crônico como para o agudo, pré e pós-condicionamento (Figura 8). Quando observamos o grupo dos indivíduos *shy* houve diferença significativa a partir do segundo dia ($p < 0,05$), em que mais indivíduos saíram da área neutra do que os que não saíram, para os indivíduos que passaram pelo estresse crônico, enquanto para os indivíduos do estresse agudo pós-

condicionamento a diferença significativa iniciou apenas no terceiro dia ($p < 0,05$) (Figura 9).

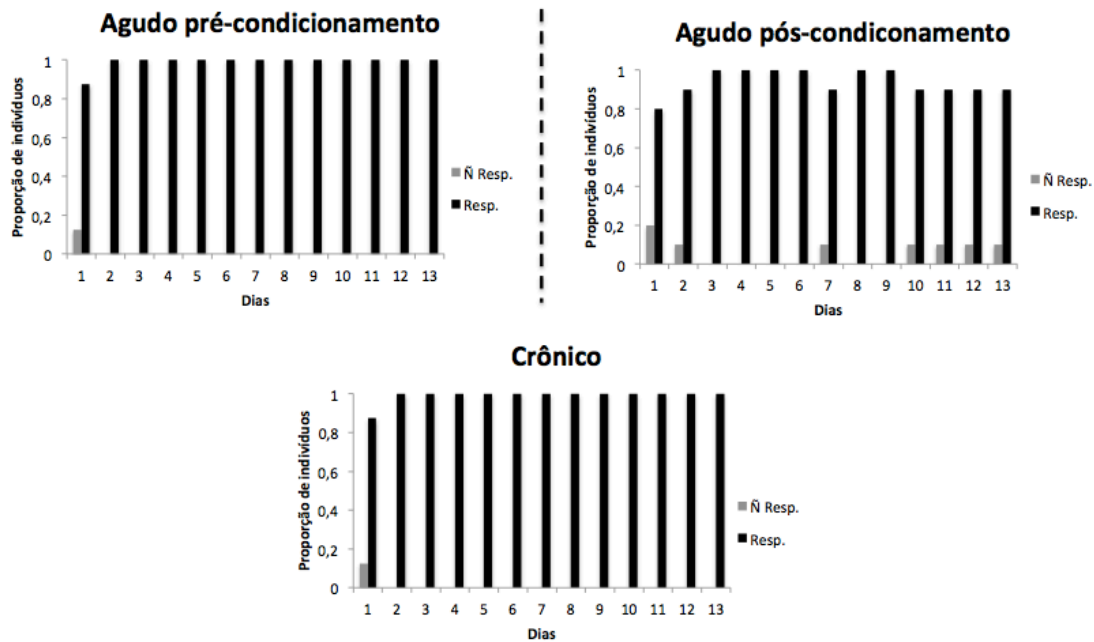


Figura 8: Comparação entre a proporção de indivíduos **bold** ($n = 18$) que saíram da área neutra e daqueles que não saíram da área neutra, feita através do teste de proporção de Goodman (1965; comparação dentro de multinomiais), tanto que passaram por estresse agudo pós-condicionamento como pelo estresse agudo pré-condicionamento e pelo estresse crônico. Em todos houve diferença significativa desde o primeiro dia de condicionamento ($p < 0,05$).

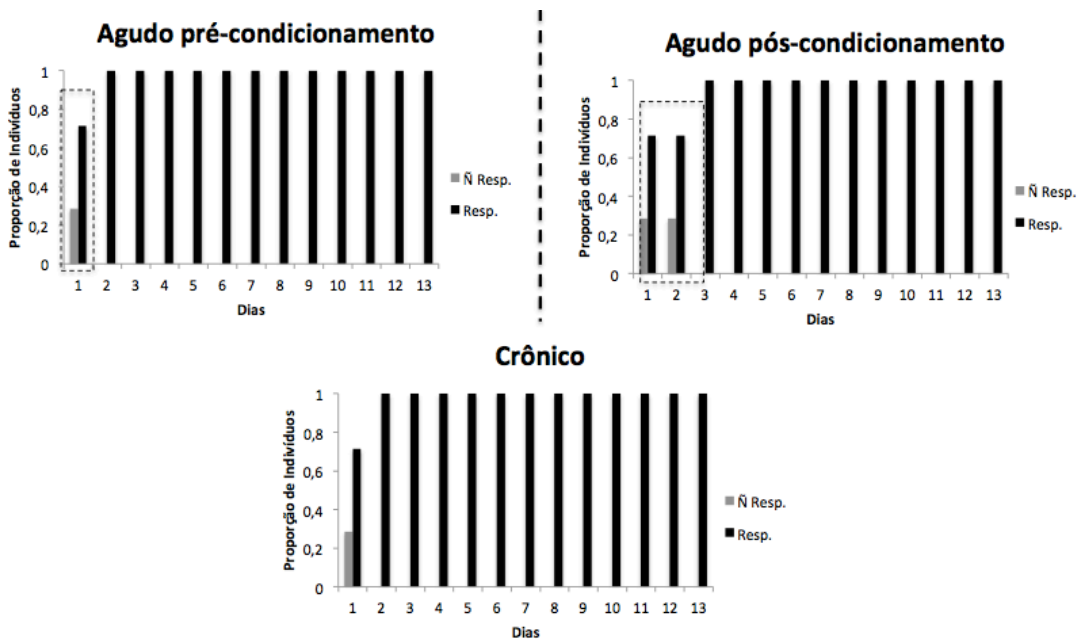


Figura 9: Comparação entre a proporção de indivíduos *shy* ($n= 14$) que saíram da área neutra e daqueles que não saíram da área neutra, feita através do teste de proporção de Goodman (dentro de multinomiais), tanto para os que passaram por estresse agudo pós-condicionamento como pelo estresse agudo pré-condicionamento e pelo estresse crônico. Sendo que para o estresse agudo pré-condicionamento não houve diferença significativa apenas no primeiro dia ($p > 0,05$), enquanto para os indivíduos do estresse agudo pós-condicionamento não houve diferença significativa dos dois primeiros dias ($p > 0,05$) e no resto houve. Em ambos o retângulo pontilhado representa igualdade entre os indivíduos que responderam saindo da área neutra com aqueles que responderam não saindo da área.

No grupo de indivíduos *bold*, quando analisamos a variável de latência para encontrar o alimento, observamos que tanto para o grupo que sofreu estresse agudo pré-condicionamento como para aquele que sofreu estresse agudo pós-condicionamento, a diferença significativa entre indivíduos que encontraram o alimento e aqueles que não encontraram, ocorreu a partir do segundo dia ($p < 0,05$), em que o número de indivíduos que encontraram o alimento foi maior do que aqueles que não encontraram (Figura 10). Porém, no grupo com estresse agudo pré-condicionamento essa resposta foi ligeiramente menos estável, pois apenas no quarto dia não ocorreu novamente diferença significativa ($p > 0,05$), sendo que a partir do quinto dia houve novamente diferença em todos os dias seguintes ($p < 0,05$). Mas sempre houve mais número de indivíduos que responderam do que aqueles que não responderam, desde o início.

Para o grupo de personalidade *shy* que passou pelo estresse agudo pós-condicionamento, ocorreu diferença significativa entre aqueles que responderam e aqueles que não responderam apenas a partir do quarto dia, ou seja, antes do estresse agudo ser aplicado ($p < 0,05$) (Figura 9). Enquanto que no grupo que passou por estresse agudo pré-condicionamento a diferença significativa ocorreu a partir do segundo dia em diante ($p < 0,05$) (Figura 11).

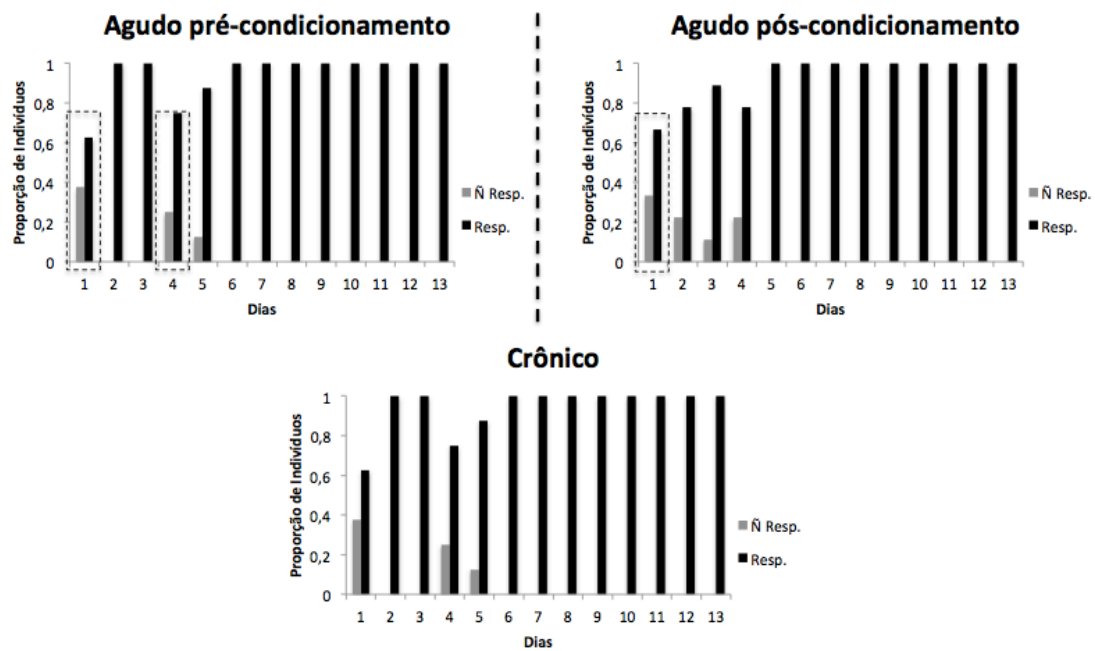


Figura 10: Comparação da proporção de indivíduos com personalidade **bold** (n=18) que encontraram o alimento versus indivíduos que não encontraram, feita através do teste de proporção de Goodman (dentro de multinomiais) No grupo de estresse agudo pré-condicionamento não houve diferença significativa no primeiro e quarto dia ($p > 0,05$), enquanto houve no restante dos dias ($p < 0,05$). Já no grupo de estresse agudo pós-condicionamento, não houve diferença significativa apenas no primeiro dia ($p > 0,05$). O retângulo em ambos os gráficos representa igualdade entre os indivíduos que responderam encontrando o alimento com aqueles que não encontraram.

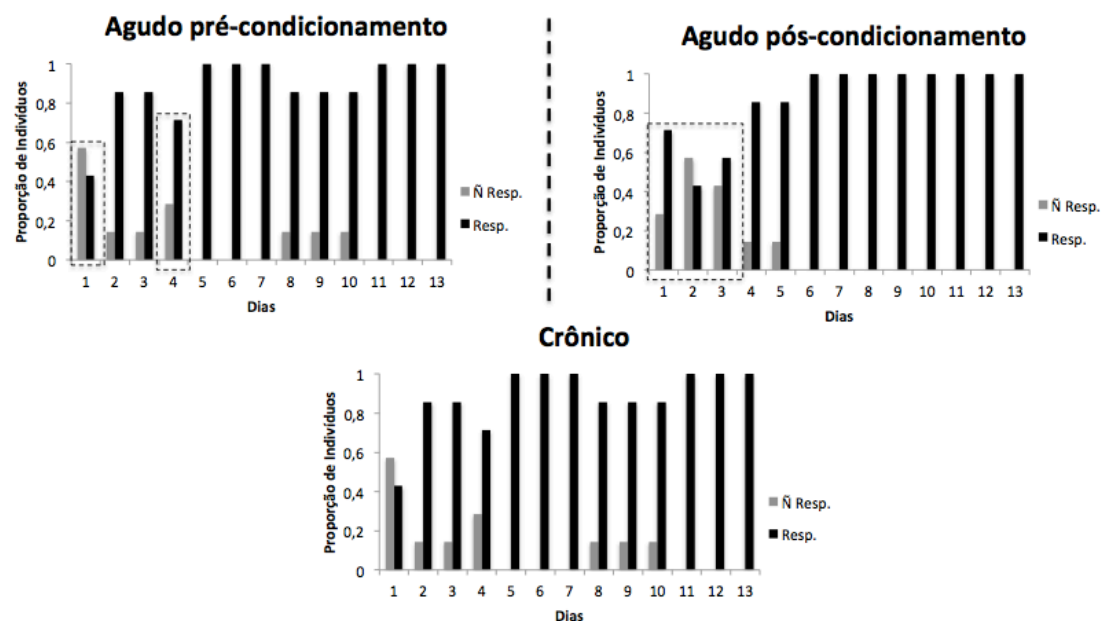


Figura 11: Comparação da proporção de indivíduos *shy* (n=14) que encontraram o alimento e daqueles que não encontraram o alimento, feita através do teste de proporção de Goodman (1965; comparação dentro de multinomiais). O grupo que sofreu estresse agudo pós-condicionamento houve diferença significativa a partir do quarto dia ($p < 0,05$), enquanto no grupo que sofreu estresse agudo pré-condicionamento não houve diferença significativa no primeiro e quarto dia ($p > 0,05$). Sendo que o retângulo pontilhado em ambos os gráficos representa igualdade entre os indivíduos que encontraram o alimento com aqueles que não encontraram.

Por fim, quando analisamos os dados da variável de número de tentativas para achar o compartimento com o alimento, tanto para o grupo *bold* quanto para o grupo *shy*, no estresse agudo pós-condicionamento e pré-condicionamento, obtivemos diferença significativa ($p < 0,05$) entre os grupos que responderam e que não responderam a partir do quinto dia, quando a resposta dos indivíduos de cada grupo estabilizou (Figura 12 e 13). Entretanto o grupo de indivíduos *shy* que passou por estresse agudo pós-condicionamento, começou a responder a partir do quarto dia ($p < 0,05$).

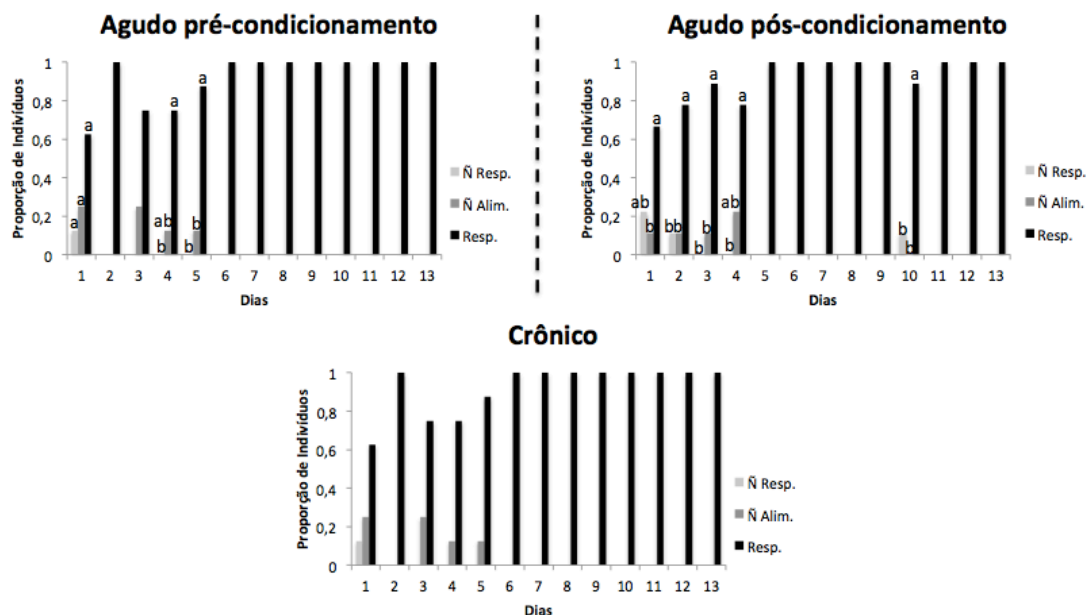


Figura 12: Comparação da proporção de indivíduos *bold* (n=18), que responderam em relação àqueles que não responderam e aqueles que responderam, mas não acharam o alimento, feita através do teste de proporção de Goodman (dentro de multinomiais). Em ambos os tipos de estresse agudo, pré-condicionamento e pós-condicionamento, houve diferença significativa a partir do quinto dia. Enquanto no grupo de estresse crônico não houve diferença significativa ($p > 0,05$). Sendo que as letras iguais representam onde houve igualdade e as letras diferentes onde houve diferença.

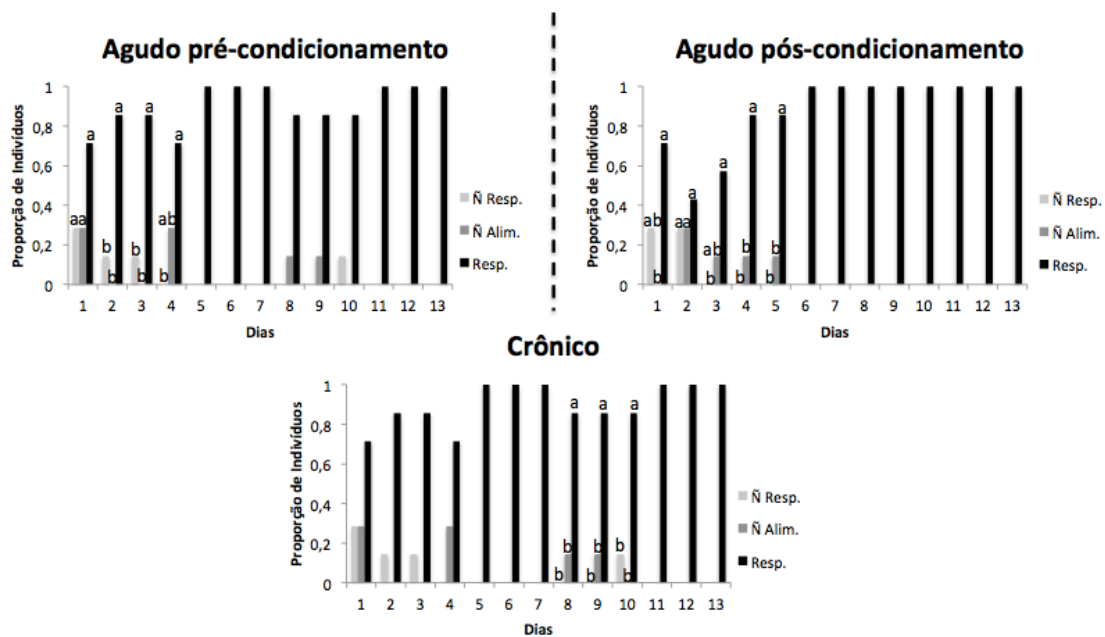


Figura 13: Comparação da proporção de indivíduos *shy* (n=14), que responderam em relação àqueles que não responderam e aqueles que responderam, mas não acharam o alimento, feita através do teste de proporção de Goodman (1965; comparação dentro de multinomiais). No grupo que sofreu estresse agudo pré-condicionamento houve diferença significativa a partir do quinto dia ($p < 0,05$), enquanto no grupo que sofreu estresse agudo pós-condicionamento (dias 7,8 e 9) houve diferença significativa a partir do quarto dia ($p < 0,05$). Enquanto o grupo que sofre estresse crônico não houve diferença significativa. Sendo que letras iguais representam igualdade enquanto letras diferentes representam diferença.

Para todas as variáveis, não houve diferença significativa no grupo de estresse agudo pós-condicionamento, no período em que o estresse foi aplicado nesses indivíduos (dias 7,8 e 9).

Discussão

Neste estudo observamos que o estresse agudo influencia significativamente a aprendizagem em indivíduos *shy* e *bold*, enquanto o estresse crônico não influencia nesse processo de aprendizagem. Ainda, o estresse agudo influencia de forma diferente o aprendizado, dependendo do momento em que é aplicado em relação ao condicionamento: se aplicado nos dias iniciais do condicionamento acarreta um atraso maior na aprendizagem para se estabilizar o condicionamento,

em ambas as personalidades, mas de forma mais intensa nos indivíduos com personalidade *bold* (figuras 4 e 5), enquanto que o estresse agudo pós-condicionamento não influencia a consolidação do conhecimento.

Em relação ao efeito do estresse na aprendizagem espacial dos peixes, medida através de desempenho no labirinto, observamos que houve um desempenho melhor nos peixes de personalidade *shy* que sofreram o estresse agudo pré-condicionamento quando comparado aos indivíduos *shy* que sofreram estresse agudo pós-condicionamento. Já a motivação dos peixes *bold* em relação ao estímulo do labirinto se deu independente do estresse aplicado. Enquanto para os peixes *shy* o estresse agudo inicial aumentou sua motivação. Sendo que a motivação é tipicamente medida como uma condição corporal, ou como fome ou como a latência para abordar um aparato (Grifn e Guez, 2014; van Horik et al., 2017). Aqui consideramos motivação sendo a latência para abordar um aparato.

Sabe-se que as respostas fisiológicas de um organismo ao estresse é a primeira forma deste reagir às pressões causadas pelas mudanças ambientais as quais estão sujeitos. A exposição aos agentes estressores de curta duração (estresse agudo) pode gerar uma resposta adaptativa do organismo, ou seja, ocorre uma mobilização dos recursos metabólicos utilizados para as funções vitais do indivíduo que são essências para sua sobrevivência (Moberg, 1985; Wendelaar-Bonga, 1997) para outras funções, pois o organismo está tentando reestabelecer sua homeostase. Quando a exposição aos agentes estressores é de longa duração e mais severas (estresse crônico) ela pode causar uma resposta mal-adaptativa do organismo, o custo da manutenção da homeostase é muito grande fazendo com que ele então diminua sua atividade metabólica, o que está de acordo com o que foi encontrado em nossos dados, onde peixes que passaram por estresse crônico apresentaram déficit de crescimento e peso em relação aos peixes que passaram por estresse agudo, indicando assim um prejuízo maior na atividade metabólica dos indivíduos cronicamente estressados.

Além disso, observamos que peixes *bold*, que são caracterizados por arriscarem-se mais, explorarem novos ambientes e objetos, possuem uma taxa de alimentação e crescimento maior (Biro & Stamps, 2008), maior sobrevivência (Smith & Blumstein, 2008), melhor condição física (Pellegrini et al, 2010) e geralmente são

indivíduos dominantes (Sundström et al., 2004). Enquanto indivíduos *shy*, caracterizados por não correrem risco, ficarem em freezing, são mais susceptíveis a infecções parasitárias (Wilson et al., 1993), desta forma sendo mais afetados pelo estresse, como reafirmamos neste trabalho.

Entretanto, apesar de ambos os estresses influenciarem fisiologicamente os peixes, observamos que durante a situação de estresse agudo, aplicado pós-condicionamento, não houve influencia do estresse no processo de aprendizagem em nenhuma das duas personalidades, ou seja, o estresse agudo não influenciou no processo cognitivo desses indivíduos. Esses achados estão contra ao descrito na literatura, como Laird e colaboradores (1972) que demonstraram que peixes-dourados (*Carassius auratus*) submetidos ao estresse agudo quando estes já haviam iniciado o condicionamento, o estresse estimulou essa aprendizagem. Provavelmente estes resultados se devem ao período do processo de aprendizagem em que o estresse agudo foi impingido. Todavia, devemos levar em conta que o estágio do processo de aprendizagem em que ocorre o evento estressor é importante e que a influência do estresse no indivíduo vai variar de acordo com o estágio em que ele ocorre. Experiências estressantes tendem a melhorar processos relacionados a aquisição de conhecimentos, mas geralmente prejudicam os processos relacionados à recordação (Roosendaal, 2002, 2003).

Por outro lado, quando o estresse agudo ocorreu de forma inicial no condicionamento clássico, o que chamamos de estresse pré-condicionamento, em ambas as personalidades, houve um prejuízo no desempenho inicial desses indivíduos, porém de forma mais acentuada para indivíduos *bold*, o que vai contra o descrito na literatura, em estudos com ratos, em que também foi utilizado o estresse agudo pré-condicionamento, houve a facilitação consistentemente do condicionamento clássico (Shors et al. 1992; Servatius & Shors 1994; Shors & Servatius 1995, 1997) e esse tipo de condicionamento pode ser menos suscetível aos efeitos do estresse (Beylin & Shors 1998; Shors 2001).

Já no condicionamento espacial (labirinto), as repostas ao estresse agudo pré-condicionamento foram distintas em relação às personalidades. O estresse agudo aplicado antes do condicionamento no labirinto em peixes com personalidade *shy* melhorou o desempenho, que vai de acordo com o que é encontrado na

literatura, em que estudos realizados com ratos no labirinto aquático de Morris mostram que o estresse agudo fez com que eles aprendessem de forma igual aos indivíduos não estressados (Kim et al., 2005) ou até que eles aprendessem de forma mais rápida (Buwalda et al., 2005). No entanto, este tipo de estresse agudo pré-condicionamento no labirinto não melhorou o aprendizado em indivíduos *bold* (figura 10). Assim, nossos dados apontam para uma parcimônia em relação à interpretação do papel do estresse na aprendizagem, pois este depende do momento em que ocorre no processo de aquisição do conhecimento e também da resposta de diferentes personalidades ao estresse. Por exemplo, Sandi & Pinelo-Nava (2007), demonstraram que o estresse agudo influencia de forma negativa o condicionamento em labirinto.

De modo geral, a literatura mostra que não existe um consenso em relação ao papel do estresse agudo na a cognição dos animais, hora afetando de forma positiva e em outros estudos, de forma negativa. Em aves da espécie *Coturnix japônica*, por exemplo, o estresse melhorou o desempenho cognitivo dos animais (Calandreau et al., 2011). Já em um estudo com zebrafish (*Danio rerio*) o estresse agudo afetou de forma negativa a memória desses indivíduos (Gaikwad et al., 2011), enquanto em outro estudo foi observado que o estresse aumentou a ansiedade em zebrafish (*Danio rerio*) mas não prejudicou sua cognição (Piato et al., 2011a). Desta forma a influencia do estresse agudo na cognição ainda não é bem definida, mas nossos dados salientam que depende da fase do condicionamento em que tal estresse é aplicado, bem como da personalidade dos indivíduos testados.

Em relação ao estresse crônico, sabemos que ele prejudica o processo de aprendizagem e memória (De Kloet et al., 1999; Joëls et al., 2006; Shors, 2006; Lindqvist & Jensen, 2009) e que animais que passam por um longo período de estresse sofrem mudanças neurobiológicas como inibição da neurogênese, atrofia de dendritos e prejuízos na plasticidade sináptica hipocampal (Kozorovitskiy e Gould, 2004; Margarinos et al., 1996). Porém, em oposição ao que é encontrado na literatura, no presente trabalho nós não obtivemos influência do estresse crônico. Sabe-se que quando um organismo é estressado por um longo período de tempo e não consegue reestabelecer sua homeostase pode ocorrer consequências prejudiciais, mas o que observamos no presente trabalho é que a aprendizagem foi

conservada durante o período de estresse crônico, enquanto houve um prejuízo no crescimento e peso dos peixes. Por tanto, no presente estudo, recursos metabólicos podem ter sido utilizados para proteger e preservar as funções cognitivas dos indivíduos, mas prejudicando seu desenvolvimento corporal, tais como peso e comprimento.

Os resultados deste estudo mostrando que o estresse crônico não influenciou no processo de aprendizagem também podem ser explicados pelas características de neurogênese dos peixes. Em peixes teleósteos, a neurogênese é intensa e ocorre continuamente durante a vida adulta do animal, sendo que várias células cerebrais aumentam com a idade e o tamanho do corpo (Zupanc e Horschke, 1995; Zupanc, 2006). Este crescimento é possível graças a uma atividade proliferativa pronunciada que ocorre em zonas proliferativas discretas situadas em todas as regiões do cérebro dos peixes (Grandel et al., 2006; Maruska et al., 2012; Teles et al., 2012; Zupanc et al., 2005). Entre elas estão as áreas homólogas às zonas neurogênicas encontradas nos mamíferos; o bulbo olfatório e a área lateral do telencéfalo dorsal. Sendo assim, os peixes teleósteos têm uma taxa notavelmente alta de proliferação de células cerebrais adultas em comparação com mamíferos (Cameron e McKay, 2001; Herculano-Houzel e Lent, 2005; Hinsch e Zupanc 2007; Zupanc, 2008; Zupanc e Horschke, 1995). Os neurônios adultos contribuem também para a incrível capacidade de regeneração do cérebro dos peixes após a lesão. A proliferação celular aumenta após uma lesão no cérebro, e os neurônios recém-nascidos são guiados para a área lesionada, onde amadurecem em neurônios adultos (Clint e Zupanc, 2001; Zupanc e Ott, 1999).

Portanto, uma característica importante da neurogênese adulta em peixes é que ela pode ser regulada por diversos fatores, entre eles o estresse e que esta pode influenciar no comportamento e na cognição. Sendo assim, podemos considerar que a neurogênese é parte de uma resposta adaptativa de enfrentamento ao estresse (agudo e crônico), já que o cérebro do peixe é um órgão notavelmente plástico, e essa plasticidade provavelmente é importante para a plasticidade comportamental, incluindo as respostas comportamentais vitais envolvidas no enfrentamento do estresse (Sørensen, C. et al., 2013).

Por fim, observamos diferença de resposta comportamental nas distintas personalidades aqui estudadas. De modo geral, indivíduos com personalidade *bold* quando exposto à situações estressantes tiveram seu processo de aprendizado mais prejudicados do que peixes com personalidade *shy*. Isso provavelmente se deve ao fato de que indivíduos tímidos apresentam um comportamento mais flexível que pode lhes permitir adaptar-se a um ambiente mais estocástico (Benus et al., 1991; Koolhaas et al., 1999), enquanto indivíduos ousados seriam menos flexíveis, possuindo a capacidade de formar rotinas mais facilmente (Koolhaas et al., 1999; Sih et al., 2004), e portanto beneficiando-se em ambientes mais constantes. Assim, indivíduos com personalidade *shy* podem ser considerados mais plásticos e, portanto possuem comportamentos mais flexíveis que permitem adaptar-se a situações mais imprevisíveis. Sendo essa plasticidade um aspecto já descrito em relação aos traços da própria personalidade (Sih & Bell, 2008; Dziewieczynski et al., 2010).

Assim, observamos que os processos de aprendizagem e memória têm se mostrado altamente suscetíveis à modulação pelo estresse (Henckens et al., 2009; Luksys & Sandi, 2011; Shors, 2006), sendo que em algumas situações o estresse pode prejudicar o aprendizado, enquanto em outras aumenta a capacidade de aprender e lembrar (Salehi et al., 2010). Embora a natureza exata dos efeitos do estresse na aprendizagem ainda não esteja clara, nossos resultados apontam que há de se considerar o tipo de estresse, agudo ou crônico, em que fase do processo de aprendizagem o estresse ocorre, bem como a personalidade dos indivíduos.

Conclusões

De modo geral podemos perceber que a influência do estresse no processo de aprendizagem depende de diversos fatores tais como: a duração desse estresse (agudo ou crônico), sua intensidade, a fase no processo de aprendizado e aquisição da memória em que o estresse é aplicado, se o estresse é intrínseco (se devido a elementos relacionados à tarefa cognitiva) ou extrínseco (se devido a condições não relacionadas à tarefa cognitiva, ou seja, temporalmente dissociado da tarefa) e o sistema de aprendizado empregado (Sandi & Pinelo-Nava, 2007; Navarro-Francés & Arenas, 2014), gerando assim influências positivas ou negativas nesse processo.

Além disso, como observamos no capítulo II as diferentes personalidades possuem um padrão de aprendizagem distinto e que variações individuais podem influenciar em processos cognitivos importantes dos indivíduos e que provavelmente a diferença entre os indivíduos *shy* e *bold* esteja ligada a tomada de decisão desses indivíduos e não na aprendizagem propriamente dita. Além disso, a influência do estresse agudo em relação aos traços de personalidade pode beneficiar o processo de aprendizagem, tal como demonstramos aqui em indivíduos *shy*.

Portanto, nossos achados apontam que devemos levar em consideração vários fatores que podem influenciar a ação do estresse no processo de aprendizagem, dentre estes, traço de personalidade, intensidade de estresse e período em que o estresse é infringido no processo de aprendizagem. E que, não necessariamente, o processo de aprendizagem seja diferente entre as personalidades e sim que o estilo de enfrentamento a novas situações é diferente entre indivíduos *shy* e *bold*.

Assim, embora existam muitos estudos em animais relacionando aprendizado, memória e o papel do estresse agindo sobre estes, os estudos em peixes ainda são incipientes e aqui reforçamos que estes podem ser excelentes modelos para o entendimento da aquisição do conhecimento e processos cognitivos em geral.

Referências

- Angelidis, P., Baudin-Laurencin, F., Youinou, P. (1987). Stress in rainbow trout, *Salmo gairdneri*: effects upon phagocyte chemiluminescence, circulating leucocytes and susceptibility to *Aeromonas salmonicida*. *Journal of Fish Biology*, 31(sa), pp.113-122.
- Barton, B. A. (2002) Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology*, v.42, pp. 517-525.
- Bauer, M., Vedhara, K., Perks, P., Wilcock, G., Lightman, S. and Shanks, N. (2000). Chronic stress in caregivers of dementia patients is associated with reduced lymphocyte sensitivity to glucocorticoids. *Journal of Neuroimmunology*, 103(1), pp.84-92.
- Bell, A. M. (2005). Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, v.18, pp.464–473. doi:10.1111/j.1420-9101.2004.00817.x
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M., Vanoortmerssen, G. A. (1991). Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, v.47, pp.1008–1019. (doi:10.1007/BF01923336)
- Beylin , A. V and Shors, T. J. Shors (1998). Stress enhances excitatory trace eyeblink conditioning and opposes acquisition of inhibitory conditioning. *Behavioral Neuroscience*, v.112, n.6, pp.1327–1338.
- Biro, P. A., Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity?. *Trends in Ecology & Evolution*, v.23, pp. 361–368.
- Braithwaite, V. A. (1998). Spatial memory, landmark use and orientation in fish. In “Spatial Representation in Animals” (Healy, S. D., Ed.), pp. 86–102. Oxford University Press, Oxford.
- Braithwaite, V.A. (2006). Cognitive ability in fish. *Fish Physiology*, v.24, pp.1–37.

- Braithwaite, V.A., Salvanes, A.G.V. (2008). Cognition: learning and memory. In: Magnhagen, C., Braithwaite, V.A., Forsgren, E., Kapoor, B.G. (Eds.), *Fish Behaviour*. Science Publisher, Inc., USA, pp. 33–60.
- Brandão, M.L. (1995). *Psicofisiologia*. São Paulo, Editora Atheneu.
- Brick, O., Jakobsson, S. (2002). Individual variation in risk taking: the effect of a predatory threat on fighting behavior in *Nannacara anomala*. *Behavioral Ecology*, v.13, n.4, pp.439-442.
- Brown, C., Jones, F., Braithwaite, V. (2005). In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopa*. *Animal Behaviour*, v.70, pp.1003- 1009.
- Brown, C., Laland, K. (2003) Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, v.4, pp.280 –288.
- Budaev, S. V. (1997). Personality" in the guppy (*Poecilia reticulata*): A correlational study of exploratory behavior and social tendency. *Journal of Comparative Psychology*, v.111, pp.399-411.
- Burt de Perera, T. (2004) Fish can encode order in their spatial map. *Proceedings of the Royal Society*, v.271, pp.2131—2134.
- Buwalda, B., Koolhaas, J. M. (2005). Long- term effects of social stress on brain and behavior: a focus on hippocampal functioning. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, v.29, pp.83–97.
- Calandreau, L., Bertin, A., Boissy, A., Arnould, C., Constantin, P., Desmedt, A., Guémené, D., Nowak, R., Leterrier, C. (2011). Effect of one week of stress on emotional reactivity and learning and memory performances in Japanese quail. *Behavioural Brain Research*, 217(1), pp.104-110.
- Cameron, H. A., McKay, R. D. (2001). Adult neurogenesis produces a large pool of new granule cells in the dentate gyrus. *Journal of Comparative Neurology*, v.435, pp.406–417.

- Campbell, P., Pottinger, T., Sumpter, J. (1994). Preliminary evidence that chronic confinement stress reduces the quality of gametes produced by brown and rainbow trout. *Aquaculture*, 120(1-2), pp.151-169.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., Groothuis, T. G. G. (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, v.70, pp.795–805. (doi:10.1016/j.anbehav.2005.01.003)
- Carmichael, G., Tomasso, J., Simco, B. and Davis, K. (1984). Confinement and water quality-induced stress in largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113(6), pp.767-777.
- Carpenter, R. E., Summers, C. H. (2009). Learning strategies during fear conditioning. *Neurobiology of Learning and Memory*, v.91, pp.415-4123.
- Castanheira, M., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L., Martins, C. (2013). Can We Predict Personality in Fish? Searching for Consistency over Time and across Contexts. *PLoS ONE*, 8(4), p.e62037.
- Chakravarty, S., Reddy, B., Sudhakar, S., Saxena, S., Das, T., Meghah, V., Brahmendra Swamy, C., Kumar, A. and Idris, M. (2013). Chronic unpredictable stress (CUS)-induced anxiety and related mood disorders in a zebrafish model: altered brain proteome profile implicates mitochondrial dysfunction. *PLoS ONE*, 8(5), p.e63302.
- Chittka, L., Skorupski, P. and Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, v.24, pp.400-407.
- Clint, S. C., Zupanc, G. K. H. (2001) Neuronal regeneration in the cerebellum of adult teleost fish, *Apteronotus leptorhynchus*: guidance of migrating young cells by radial glia. *Developmental Brain Research*, v.130, pp.15–23.
- Croston, R., Kozlovsky, D. Y., Branch, C. L., Parchman, T. L., Bridge, E. S. and Pravosudov, V. V. (2016). Individual variation in spatial memory performance in wild mountain chickadees from different elevations. *Animal Behaviour*,

v.111, pp.225-234.

DeGraaf, G., Galemoni, F. and Banzoussi, B. (1996). Recruitment control of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, by the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822), and the African snakehead, *Ophiocephalus obscurus*. I. A biological analysis. *Aquaculture*, 146(1-2), pp.85-100.

De Kloet, E., Oitzl, M. and Joëls, M. (1999). Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys?. *Trends in Neurosciences*, 22(10), pp.422-426.

Dugatkin, L. A., Alfieri, M. S. (2003). Boldness, behavioral inhibition and learning. *Ethology Ecology & Evolution*, v.15, pp.43–49.

Dyer, J. R. G., Croft, D. P., Morrell, L. J. and Krause, J. (2009). Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behavioral Ecology*, v.20, pp.165-171.

Dziewieczynski, T. L., Gill, C. E. and Walsh, M. M. (2010). The nest matters: reproductive state influences decision-making and behavioural consistency to conflicting stimuli in male Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Behaviour*, v.147, pp.805–823.

Dziewieczynski, T. L., Crovo, J. A. (2011). Shyness and boldness differences across contexts in juvenile three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* from an anadromous population. *Journal of Fish Biology*, v.79, pp.776–788.

Ebbesson, E. O. L., Braithwaite, A. V. (2012). Environmental effects on fish neural plasticity and cognition. *Journal of fish biology*, v.81, pp. 2151-2174.

Fernandes, M. and Volpato, G. (1993). Heterogeneous growth in the Nile tilapia: Social stress and carbohydrate metabolism. *Physiology & Behavior*, 54(2), pp.319-323.

Fitzpatrick, J.L., Desjardins, J.K., Stiver, K.A., Montgomerie, R. & Balshine, S. (2006) Male reproductive suppression in the cooperatively breeding fish *Neolamprologus pulcher*. *Behavioral Ecology*, v.17, pp.25–33.

- Frost, A., Winrow-Giffen, A., Ashley, P. and Sneddon, L. (2007). Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608), pp.333-339.
- FSBI Fish Welfare (Briefing Paper 2). Fisheries Society of the British Isles. Cambridge: Grant Information Systems, 2002.
<http://www.le.ac.uk/biology/fsbi/briefing.html>
- Gaikwad, S., Stewart, A., Hart, P., Wong, K., Piet, V., Cachat, J. and Kalueff, A. (2011). Acute stress disrupts performance of zebrafish in the cued and spatial memory tests: The utility of fish models to study stress–memory interplay. *Behavioural Processes*, 87(2), pp.224-230.
- Godin, J. G., Dugatkin, L. A. (1996). Female mating preference for bold males in the guppy *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.93, pp.10262–10267.
- Grandel, H., Kaslin, J., Ganz, J., Wenzel, I., Brand, M. (2006). Neural stem cells and neurogenesis in the adult zebrafish brain: origin, proliferation dynamics, migration and cell fate. *Developmental Biology*, v.295, pp.263–277.
- Gregory, T. R. and Wood, C. M. (1999). 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, pp.286–295.
- Griffin, A.S., Guez, D., 2014. Innovation and problem solving: a review of common mechanisms. *Behavioural Processes*, v.109, pp.121–134,
<http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.027> (Pt B).
- Griffin, A. S., Guillette, L. M. and Healy, S. D. (2015). Cognition and personality: an analysis of an emerging field. *Trends in Ecology & Evolution*, v.30, pp.207-214.
- Griffiths, S.W. (2003) Learned recognition of conspecifics by fishes. *Fish and Fisheries*, v.4, pp.256 –268.

- Guillette, L. M., Naguib, M. and Griffin, A. S. (2016). Individual differences in cognition and personality. *Behavioural Processes*, v.134, pp.1-3.
- Henckens, M.J., Hermans, E.J., Pu, Z., Joels, M., Fernandez, G. (2009). Stressed memories: how acute stress affects memory formation in humans. *J. Neuroscience*, v.29, pp.10111–10119, 10.1523/JNEUROSCI. 1184-09.2009.
- Herculano-Houzel, S., Lent, R. (2005). Isotropic fractionator: a simple, rapid method for the quantification of total cell and neuron numbers in the brain, *J. Neuroscience*, v.25, pp.2518–2521.
- Hinsch, K., Zupanc, G. K. H. (2007). Generation and long-term persistence of new neurons in the adult zebrafish brain: a quantitative analysis, *Neuroscience*, v.146, pp.679–696.
- Huntingford, F.A., Lazarus, J., Barrie, B.D. & Webb, S. (1994) A dynamic analysis of cooperative predator inspection in sticklebacks. *Animal Behaviour*, v.47, pp.413–423.
- Joëls, M., Pu, Z., Wiegert, O., Oitzl, M. and Krugers, H. (2006). Learning under stress: how does it work?. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(4), pp.152- 158.
- Johnstone, R.A. & Bshary, R. (2004) Evolution of spite through indirect reciprocity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B – Biological Sciences*, v.271, pp.1917–1922.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H. (1995). Principles of Neural Science. *Elsevier*, New York.
- Kareklas, K., Elwood, R. W., Holland, R. A. (2018). Fish learn collectively, but groups with differing personalities are slower to decide and more likely to split. *Biology Open*. doi:10.1242/bio.033613
- Kieffer, J. D., & Colgan, P. W. (1992). The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2(2), pp.125–143.
- Kim, J. J., Koo, J. W., Lee, H. J., Han, J. (2005). Amygdalar inactivation blocks stress-induced impairments in hippocampal longterm potentiation and spatial

memory. *Journal of Neuroscience*, v.25, pp.1532–39.

Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I. C., Ruis, M. A. W. & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, v.23, pp.925–935. (doi:10.1016/S0149-7634(99)00026-3)

Koolhaas, J. M., De Boer, S. F., Coppens, C. M., Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology*, v.31, pp.307–321.

Kozorovitskiy, E., Gould, J. J. (2004). Dominance hierarchy influences adult neurogenesis in the dentate gyrus. *Neuroscience*, v. 24, pp.6755- 6759.

Krause, J., Hart, P. J. B., Thomas, P., Ward, A. J. W. (2004). Correlates of boldness in tree-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, v.55, pp.561- 568.

Lankford, S. E., Adams, T. E., Miller, R. A., Cech Jr, J. J. (2005) The Cost of Chronic Stress: Impacts of a Nonhabituating Stress Response on Metabolic Variables and Swimming Performance in Sturgeon. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(4), pp.599-609.

Lindqvist, C. and Jensen, P. (2009). Domestication and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Behavioural Processes*, 81(1), pp.80-84.

Lopez, P., Hawlena, D., Polo, V., Amo, L. & Martin, J. (2005). Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, v.69, pp.1–9. doi:10.1016/j.anbehav.2004.05.010.

Luksys, G., Sandi, C. (2011). Neural mechanisms and computations underlying stress effects on learning and memory. *Current Opinion Neurobiology*, v.21, pp.502–508, <http://dx.doi.org/10.1016/j.conb.2011.03.003>.

Manuel, R., Gorissen, M., Piza Roca, C., Zethof, J., Vis, H., Flik, G. and Bos, R. (2014).

- Inhibitory avoidance learning in zebrafish (*Danio rerio*): Effects of shock intensity and unraveling differences in task performance. *Zebrafish*, 11(4), pp.341-352.
- Margarinos, A. M., McEwen, S.B., Flugge, G., Fuchs, E. (1996). Chronic psychosocial stress causes apical dendritic atrophy of hippocampal CA3 pyramidal neurons in subordinate tree shrews. *The Journal of Neuroscience*, v.16, pp.3534- 3540.
- Maruska, K. P., Carpenter, R. E., Fernald, R. D. (2012). Characterization of cell proliferation throughout the brain of the African cichlid fish *Astatotilapia burtoni* and its regulation by social status. *Journal of Comparative Neurology*, v.520, pp.3471– 3491.
- McEwen, S. B., Sapolsky, M.R. (1995). Stress and cognitive function. *Current Opinion in Neurobiology*, v.5, pp.205-216.
- McGregor, P.K. (1993). Signaling in territorial systems – a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences*, v.340, pp.237–244.
- Moberg, G. (1985). *Animal stress*. Baltimore: Waverly Press.
- Moretz, J., Martins, E. and Robison, B. (2007). Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology*, 18(3), pp.556-562.
- Navarro-Francés, C. I., Arenas, M. C. (2014). Influence of trait anxiety on the effects of acute stress on learning and retention of the passive avoidance task in male and female mice. *Behavioural Processes*, v.105, pp. 6-14.
- Odling-Smee, L. and Braithwaite, V. (2003). The influence of habitat stability on landmark use during spatial learning in the three-spined stickleback. *Animal Behaviour*, 65(4), pp.701-707.
- Piato, A., Rosemberg, D., Capiotti, K., Siebel, A., Herrmann, A., Ghisleni, G., Vianna, M., Bogo, M., Lara, D. and Bonan, C. (2011a). Acute restraint stress in zebrafish: Behavioral parameters and purinergic signaling. *Neurochemical*

Research, 36(10), pp.1876-1886.

- Piato, A., Capiotti, K., Tamborski, A., Oses, J., Barcellos, L., Bogo, M., Lara, D., Vianna, M. and Bonan, C. (2011b). Unpredictable chronic stress model in zebrafish (*Danio rerio*): Behavioral and physiological responses. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, 35(2), pp.561- 567.
- Pickering, A. and Pottinger, T. (1987). Lymphocytopenia and interrenal activity during sexual maturation in the brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, 30(1), pp.41-50.
- Pellegrini, A. A., Wisenden, B., Sorensen, P. (2010). Bold minnows consistently approach danger in the field and lab in response to either chemical or visual indicators of predation risk. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v.64, pp.381–387.
- Quervain, F. J. D., Roozendaal, B., McGaugh, L. J. (1998). Stress and glucocorticoids impair retrieval of long-term spatial memory. *Nature*, v. 394.
- Reale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, v.82, pp.291–318.
- Rehage, J. S., Sih, A. (2004). Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: A comparison of four *Gambusia* species. *Biological Invasions*, v.6, pp.379–391.
- Reid, S. D., and Perry, S. F. (1991). The effects and physiological consequences of raised levels of cortisol on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) erythrocyte beta-adrenoreceptors. *Journal of Experimental Biology*, v.158: pp.217-240.
- Rodríguez, F., Durán, E., Vargas, J. P., Torres, B., and Salas, C. (1994). Performance of goldfish trained in allocentric and egocentric maze procedures suggest the presence of a cognitive mapping system in fishes. *Animal & Learning Behavior*, v.22, pp.409–420.

- Roozendaal, B. (2002). Stress and memory: opposing effects of glucocorticoids on memory consolidation and memory retrieval. *Neurobiology of Learning and Memory*, v.78, pp.578-595.
- Roozendaal, B. (2003). Systems mediating acute glucocorticoid effects on memory consolidation and retrieval. *Progress in Neuro-Psychopharmacol & Biological Psychiatry*, 27 (8), pp.1213–1223.
- Salehi, B., Cordero, M.I., Sandi, C. (2010). Learning under stress: the inverted-U-shape function revisited. *Learning & Memory*, v.17, pp.522–530, <http://dx.doi.org/10.1101/lm.1914110>.
- Salvanes, A. G. V., Moberg, O., Ebbesson, L. O. E., Nilsen, T. O., Jensen, K. H., Braithwaite, V. A. (2013). Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. *Proceeding of the Royal Society*, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1331>
- Sandi, C., & Pinelo-Nava, M. T. (2007). Stress and memory: Behavioral effects and neurobiological mechanisms. *Neural Plasticity*.
- Schwabe, L; Joëls, M; Roozendaal, B; Wolf, T. O; Oitzl, S. M. (2012). Stress effects on memory: An update and integration. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, v. 36, pp. 1740-1749.
- Selye, H. (1950). Stress and the general adaptation syndrome. *British Medical Journal*, v.1, pp.1383-1392.
- Selye, H. (1965) *Stress: a tensão da vida*. 2.ed. Trad. Frederico Branco. São Paulo: Ibrasa.
- Servatius, R. J. and Shors, T. J. (1994). Exposure to inescapable stress persistently facilitates associative and nonassociative learning in rats. *Behavioral Neuroscience*, v.108, pp.1101–1106.
- Shields, G., Sazma, M. and Yonelinas, A. (2016). The effects of acute stress on core executive functions: A meta-analysis and comparison with cortisol. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, v.68, pp.651-668.

- Shors, T. J., Weiss, C., Thompson, R. F. (1992). Stress- induced facilitation of classical conditioning. *Science*, v.39, pp.257-537.
- Shors, T. J. and Servatius, R. J. (1995). Stress-induced sensitization and facilitated learning require NMDA receptor activation. *Neuroreport*.
- Shors, T. J., Servatius, R. J. (1997). The contribution of stressor intensity, duration, and context to the stress-induced facilitation of associative learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, v.67, pp.92– 96.
- Shors, T. J. (2001). Acute stress rapidly and persistently enhances memory formation in the male rat. *Neurobiology of Learning and Memory*, v.75, pp.10– 29.
- Shors, T. (2006). Stressful experience and learning across the Lifespan. *Annual Review of Psychology*, 57(1), pp.55-85.
- Sih, A., Bell, A., Chadwich, J. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, v.19, pp.372–378.
- Sih, A., Bell, A. M. (2008). Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior*, v.38, pp.227–281.
- Smith, B. R., Blumstein, D. T., (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, v.19, pp.448–455.
- Sneddon, L. U. (2003). The bold and the shy: individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, v.62, pp.971–975. ([doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00084.x](https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00084.x))
- Snieszko, S. (1974). The effects of environmental stress on outbreaks of infectious diseases of fishes. *Journal of Fish Biology*, 6(2), pp.197-208.
- Sørensen, C., Johansen, I. B., Øverli, Ø (2013). Neural plasticity and stress coping in teleost fishes, v.181, pp.25-34.
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, v.10, pp.355–363.

- Sundström, L. F., Petersson, E., Höjesjö, J., Johnsson, J. I., Järvi, T. (2004). Hatchery selection promotes boldness in newly hatched brown trout *Salmo trutta*: Implications for dominance. *Behavioral Ecology*, v.15, pp.192–198.
- Teles, M. C., Sirbulescu, R. F., Wellbrock, U. M., Oliveira, R. F., Zupanc, G. K. H. (2012). Adult neurogenesis in the brain of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Comparative Physiology A*, v.198, pp.427–449.
- Trompf, L. and Brown, C. (2014). Personality affects learning and trade-offs between private and social information in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, v.88, pp.99-106.
- Tulley, J. J., Huntingford, F. A. (1988). Additional information on the relationship between intraspecific aggression and antipredator behaviour in the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Ethology*, v.78, pp.219–222.
- Van Horik, J. O., Langley, E. J. G., Whiteside, M. A., Madden, J. R. (2017). Differential participation in cognitive tests is driven by personality, sex, body condition and experience. *Behavioural Processes*, v. 134, pp.22-30.
- Vargas, J. P., López, J. C., Salas, C., and Thinus-Blanc, C. (2004). Encoding of geometric and featural spatial information by goldfish (*Carassius auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, v.118, pp.206–216.
- Vindas, M., Johansen, I., Folkedal, O., Höglund, E., Gorissen, M., Flik, G., Kristiansen, T. and Overli, O. (2016). Brain serotonergic activation in growth-stunted farmed salmon: adaption versus pathology. *Royal Society Open Science*, 3(5), pp.160030.
- Yoshida, M., Nagamine, M. & Uematsu, K. (2005). Comparison of behavioral responses to a novel environment between three teleosts, bluegill *Lepomis macrochirus*, crucian carp *Carassius langsdorfii*, and goldfish *Carassius auratus*. *Fisheries Science*, v.71, pp.314–319. doi: 10.1111/j.1444-2906.2005.00966.x

- Warburton, K. (2003) Learning of foraging skills by fishes. *Fish and Fisheries*, v.4, pp.203-215.
- Wedemeyer, G. (1970). The role of stress in the disease resistance of fishes. *American Fisheries Society*, v.5, pp.30-35.
- Wendelaar-Bonga S. (1997). The stress response in fish. *Physiological Reviews*, 77(3), pp.591-625.
- White, S. L., Wagner, T., Gowan, C., Braithwaite, V. A. (2016). Can personality predict individual differences in brook trout spatial learning ability ?. *Behavioural Processes*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2016.08.009>
- Wilson, D. S., Coleman, K., Clark, A. B. & Biederman, L. (1993). Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): an ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology*, v.107, pp.250–260.
- Wilson, D. S., Clark, A. B., Coleman, K. & Dearstyne, T. (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, v.9, pp.442–446. (doi:10.1016/0169- 5347(94)90134-1)
- Wilson, D. S. (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v.353, pp.199–205. (doi:10.1098/rstb.1998.0202)
- Wilson, A. and Godin, J. (2009). Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behavioral Ecology*, 20(2), pp.231-237.
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O., Weissing, F. J. (2007). Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, v.447, pp.581–584.
- Zupanc, G. K. H. Adult neurogenesis in teleost fish, in: F.H. Gage, G. Kempermann, H. Song (Eds.), *Adult Neurogenesis*, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 2008, pp. 571–592.
- Zupanc, G. K. H., Hinsch, K., Gage, F. H. (2005). Proliferation, migration, neuronal differentiation, and long-term survival of new cells in the adult zebrafish brain, *Journal of Comparative Neurology*, v.488, pp.290–319.

- Zupanc, G. K. H., Ott, R. (1999). Cell proliferation after lesions in the cerebellum of adult teleost fish: time course, origin, and type of new cells produced. *Experimental Neurology*, v.160, pp.78–87.
- Zupanc, G.K.H., Horschke, I., (1995). Proliferation zones in the brain of adult gymnotiform fish — a quantitative mapping study. *Journal of Comparative Neurology*, v.353, pp.213–233.
- Zupanc, G.K.H., (2006). Neurogenesis and neuronal regeneration in the adult fish brain. *Journal of Comparative Physiology*, v.192, pp.649–670.