Produção de sons em Doradídeos e Auchenopterídeos (Siluriformes, Pisces)

Gerald Kastberger (*)

Resumo

Este trabalho apresenta os diferentes modos da produção de sons em **Doradidae** e **Auchenopteridae** (Siluriformes, Pisces). Isso está estreitamente relacionado aos resultados das observações no campo e das investigações eletrofisiológicas realizadas no INPA, Manaus (agosto 1975 — fevereiro 1976). 1. O aparelho tamborilador nos Doradideos: **Doras, Megalodoras** (Bacu) e **Oxydoras** (Cuiú-Cuiú) consiste em uma mola óssea (**Ramus Mülleri** ou Springfeder), dos músculos tamboriladores e da exomembrana. Um ponto interessante destes gêneros é o fato da mola óssea e a exomembrana estarem firmemente ligados por um tendão muito forte. Estas partes formam um sistema oscilatório composto. 2. **Acanthodoras** (Rabeca) e **Trachycorystes** (Cangati) não têm estes tendões entre a mola óssea e a exomembrana. 3. Os sons tamborilados de **Doras** e **Oxydoras** têm a freqüência fundamental de 60-90 Hz. Esta cota corresponde com a freqüência dos miogramas dos músculos tamboriladores durante a estimulação elétrica. Um som tamborilado geralmente dura ca. 40-70 mseg. 4. Os sons tamborilados de **Acanthodoras** (Rabeca) têm uma freqüência fundamental que pode exceder 250 Hz. Nas experiências eletrofisiológicas a freqüência dos miogramas não excede 170 Hz durante a estimulação elétrica. As durações dos sons tamborilados (ao serem segurados pela mão) correspondem às durações dos sons tamborilados causados sob estimulação elétrica da medula (100-200 mseg). 5 Os sons tamborilados de **Trachycorystes** (Cangati) têm a freqüência fundamental de mais ou menos 120 Hz que podem durar alguns segundos.

Introdução

Muitas espécies de peixes Siluriformes amazônicos têm dois tipos de mecanismos de som: um aparelho estridente e um aparelho de bater como tambor (aparelho tamborilador). Todos os Siluriformes que são conhecidos como produtores de sons estridentes, apresentam um mecanismo estridulatório similar, que é diferenciado na articulação do primeiro raio da nadadeira peitoral (Pfeiffer & Eisenberg, 1965). No mecanismo tamborilador, estão envolvidos os músculos de ação rápida. Entre os Siluriformes, há pelo menos dois tipos de mecanismo de tamborilar:

— Tipo Pimelodídeo: neste, os músculos tamboriladores se inserem no lado ventral da bexiga natatória. Sua contração causa uma diminuição do volume da mesma;

— Tipo Doradídeo: este sistema é chamado de "springfederapparat" (Müller, 1842, Bridge & Haddon, 1894, Tavolga, 1962, Kastberger, 1977). Neste, a contração dos músculos tamboriladores causa um aumento do volume da bexiga natatória.

O presente trabalho se refere a duas modificações do aparelho tamborilador que foram encontradas entre os Doradidae e Auchenopteridae. Há diferenças nítidas, não somente quanto a aspectos morfológicos mas, também, relativas ao modo como as diferentes espécies de peixes podem ativar seus sistemas produtores de sons.

Métodos

Os peixes dos gêneros *Doras* (Santos, 1962; igual a *Hoplodoras* Eigenmann, 1925) e *Megalodoras* (Eigenmann, 1925) (comumente chamados de "Bacu", na Amazônia), *Oxydoras* (Kner, 1855), ("Cuiu-Cuiú"), *Astrodoras* (Heckel, 1855) e *Acanthodoras* (Eigenmann, 1888), ("Rabeca") e *Trachycorystes* (Steindachner, 1878) ("Cangati") foram coletados no lago Janauari, próximo de Manaus. Foram mantidos em tanques "Brasilit" de 1.000 L., no INPA, de novembro de 1975 a fevereiro de 1976.

A seguinte lista dos peixes, que foram usados nos experimentos, contém o número e o comprimento dos indivíduos de cada espécie. Este material foi classificado com auxílio

(*) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
Endereço permanente: Zoological Institute, University of Graz, A 8010 Graz, Universitätsplatz 2, Austria.

da literatura sistemática (Sterba, 1974; Fowler, 1951; Eigenmann, 1922; Santos, 1962) a partir de informações gerais dadas pelos especialistas do INPA :

— *Doras* (Santos, 1962), que é igual a *Hoplodoras* (Fowler, 1951): 20 exemplares; 40-50cm.

— *Megalodoras* (Fowler, 1951): 1 exemplar; 45cm.

— *Oxydoras* (Santos, 1962; Fowler, 1951): 10 exemplares; 40-45cm.

— *Astrodoras* (Sterba, 1974): 8 exemplares; 8-11cm.

— *Acanthodoras* (Sterba, 1974): 4 exemplares; 10-12cm.

— *Trachycorystes* (Santos, 1962; Fowler, 1951; Sterba, 1974): 7 exemplares; 12-18cm.

Vários exemplares de cada gênero acima mencionado foram fixados em formol e acham-se à disposição para futuros trabalhos de sistemática no Zoological Institute da Universidade de Graz, Áustria.

O autor prefere usar somente os nomes científicos dos gêneros, e está convicto de que uma classificação dos Doradídeos que foram aqui estudados seria de grande ajuda, especialmente se os nomes dados aos gêneros e subgêneros fossem fiéis à realidade filogenética. Tanto quanto o autor saiba, tais pormenores não foram obtidos ou publicados, para os Doradidae, até o momento. Ou seja, no momento, apenas é possível aplicar a cada espécie um dos muitos sinônimos existentes, o que não traria maiores informações no caso deste trabalho.

Os sons foram gravados por um hidrofone (Bruel e Kjaer 8100), um sincronizador de impedância e um gravador (UHER 4000 Report-IC). Todas as gravações, exceto as dos *Trachycorystes*, foram feitas sob condições de manuseio, no campo: Os peixes foram segurados pela mão embaixo d'água, no centro do lago, e estimulados a produzir sons pelo aumento de pressão das mãos. A distância entre o hidrofone e o peixe foi geralmente de 10cm., com o hidrofone colocado em frente do peixe.

Os sonogramas foram feitos na "Kommission für Schallforschung", Viena, e no "Institut für Allgemeine und Angewandte Sprachwissenschaft", Graz, por um Analisador de Espectros da "Kay Eletric Inc". O expositor de contornos gradua a intensidade em intervalos de 6db.

Todos os experimentos eletrofisiológicos foram realizados no INPA, à temperatura ambiente de 30°C, que é igual à temperatura média da água do lago Janauarí. Os peixes foram mantidos presos numa mesa de operação e sob respiração artificial, sendo estimulados geralmente nas regiões medulares por um gerador de ondas quadradas acionado à bateria.

Os miogramas foram deduzidos extra-celularmente por dois electrodos bipolares (agulhas de aço, isoladas, com um terminal livre de cerca de 50 um) da barriga do músculo tamborilador, ampliados por um Amplificador Diferencial FET e observados na tela de um ociloscópio Tectronix 214. Mais pormenores são encontrados em Kastberger (1977).

Resultados

Morfologia do aparelho tamborilador de Doradidae e Auchenopteridae.

Os Doradidae e Auchenopteridae têm dois mecanismos sonoros diferentes :

a) um aparelho estridente (Pfeiffer & Eisenberg, 1965), no qual a articulação do primeiro raio da nadadeira peitoral apresenta algumas partes adjacentes que servem como reforço. Quando estas se movem, são produzidos sons estridentes;

b) um aparelho tamborilador (Müller, 1842; Tavolga, 1962 e Kastberger, 1977), no qual os chamados músculos tamboriladores (extensores) provocam mudanças periódicas no volume da bexiga natatória, produzindo sons de percussão como tambor.

A parte central do aparelho tamborilador dos Doradidae e Auchenopteridae é uma mola óssea ("Ramus Mülleri" — Tavolga, 1962; "Springfeder" — Müller, 1842), na qual os extensores se inserem cranialmente. O *ramus Mülleri* representa uma modificação da parte craniana do processo transversal da quarta vértebra (Tavolga, 1962). Em sua placa distal, o *ramus Mülleri* está conectado caudalmente com a bexiga natatória.

Entre alguns Doradidae, por exemplo, em todas as espécies que são conhecidas na Amazônia como Bacu *(Doras* sp., *Megalodoras* sp.) e Cuiu-Cuiu *(Oxydoras* sp.), a mola óssea está ligada não só caudalmente à bexiga natatória mas também lateralmente à pele óssea, através de um forte tendão ("Fenstersehne" — Kastberger, 1977). Este tendão se insere na chamada "Fenster" (Kastberger, 1977), uma membrana elástica que fica exatamente atrás do opérculo (Fig. 1). Tal modificação do aparelho tamborilador não é conhecida em outros Siluriformes (Tavolga, 1962), e torna evidente que mesmo os Doradídeos não são um grupo uniforme quanto à diferenciação desse aparelho. Algumas espécies de Doradidae (por exemplo, *Acanthodoras* sp.) e os Auchenopteridae não têm tendões entre a exomembrana e o *ramus Mülleri.*

Esse tendão tem pelo menos duas funções: transferir as vibrações do *ramus Mülleri* diretamente ao meio ambiente e manter a mola óssea e a exomembrana em uma tensão considerável. Conseqüentemente, é formado um sistema de oscilação composta que consiste do *ramus Mülleri,* da exomembrana, dos músculos tamboriladores e da parte frontal da bexiga natatória.

Quando os músculos tamboriladores se contraem, a mola óssea se desloca na direção do crânio e o volume da bexiga natatória aumente. Normalmente o *ramus Mülleri* puxa a

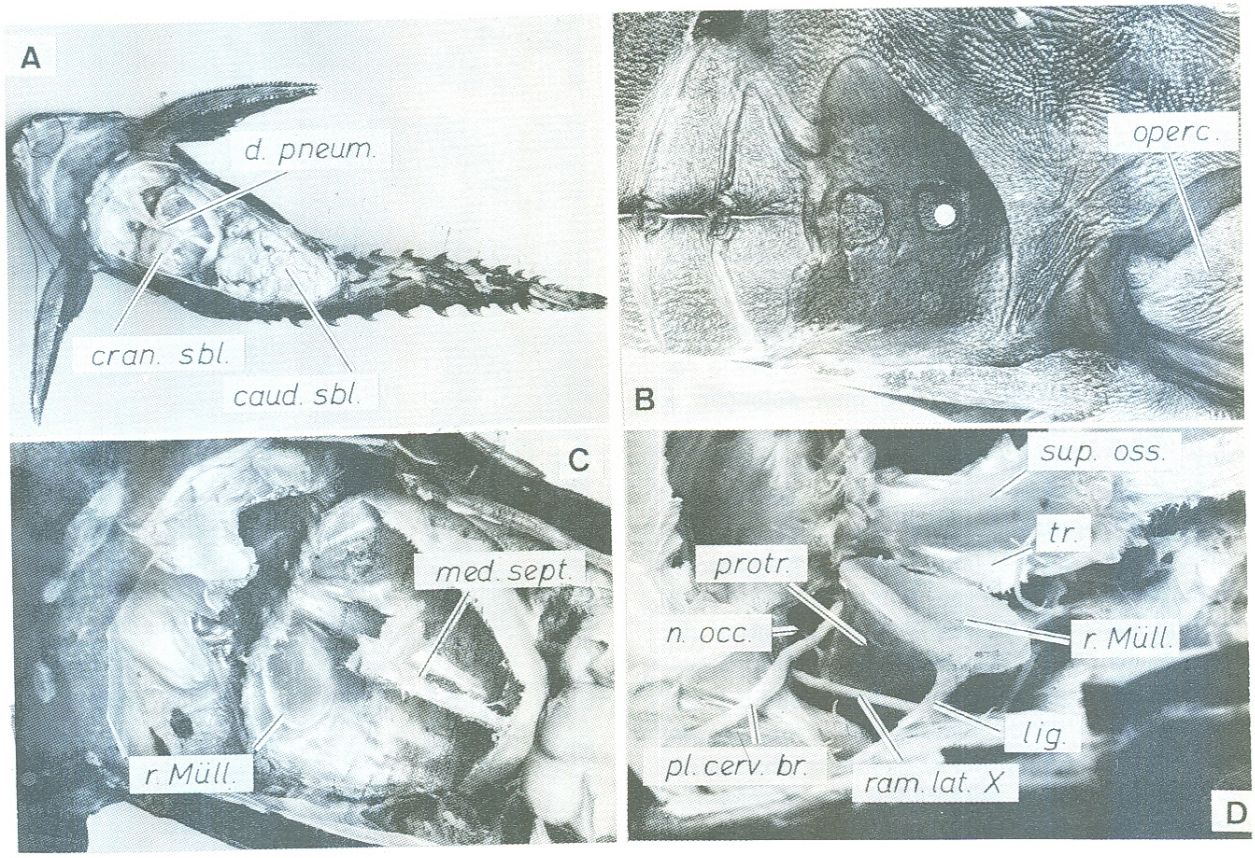

Fig. 1 — Aparelho tamborilador de **Megalodoras** sp.: A — Vista ventral total. Os intestinos foram retirados, a parte cranial (cran. sbl.) e a parte caudal (caud. sbl.) da bexiga natatória podem ser vistas. d. pneum. = **ductus neumonaticus;** B — a "Fenster", o ponto branco marca o lugar onde a "Fenstersehne" se insere. operc. = **operculum;** C — vista ventral da parte cranial da bexiga natatória; sua membrana ventral foi retirada de modo que o **septum mediano** (med. spt.) e os contornos da placa distal do **ramus Mülleri** (r. Müll) podem ser vistas; D — vista pormenorizada do Aparelho de mola n. occ. = **nervus occipitalis,** que se liga aos extensores (prot.), ram. lat. X **ramus lateralis** do **nervus vagus,** pl. cerv. br. **plexus cervico-brachialis,** sup. oss. ossificação superficial de algumas vértebras, tr. **tripus** do aparelho Welberiano.

exomembrana para dentro, através do tendão. Durante uma contração a força de tração do *ramus Mülleri* sobre a exomembrana é reduzida. Então, a própria força elástica da exomembrana faz com que esta se mova para fora. Quando os músculos tamboriladores se relaxam, a força elástica do *ramus Mülleri* traz o sistema de volta à posição normal e até ultrapassa esses limites, comprimindo a bexiga natatória. Entre as espécies de Doradideos e Auchenopterideos que não têm tendão, as vibrações da bexiga natatória e do *ramus Mülleri* são transmitidas ao meio ambiente somente através dos tecidos ósseo e lipídeo, entre a bexiga natatória e a pele.

ANÁLISE DAS GRAVAÇÕES DE HIDROFONE

Foram gravados os sons de percussão (tambor) e estridulatórios dos Doradidae e Auchenopteridae. Enquanto que os sons estridentes podem ser facilmente caracterizados, os sons de percussão são complexos, havendo certa dificuldade quanto à terminologia desses sons. Neste trabalho, foi usada a terminologia de Watkins (1967) e Tavolga (1971).

Um som tamborilado (de percussão) consiste de uma rajada de "pulsações". Como regra geral, pode ser dito que uma pulsação é produzida por um ciclo de contração e relaxamento dos músculos tamboriladores. Essa pulsação apresenta um certo padrão; por exemplo, pode representar uma oscilação e, portanto, apresentar uma certa freqüência, chamada "freqüência de pulsação". A "taxa de repetição das pulsações" pode variar de diversos hz até 300Hz, sendo igual à freqüência fundamental do som tamborilado. Uma rajada pode durar de 40mseg até vários segundos. Rajadas curtas são comumente chamadas de roncos; roncos demorados são freqüentemente conhecidos como zumbidos (Cohen & Winn, 1967; Tavolga, 1971). Algumas vezes, as rajadas curtas ocorrem em séries.

Os sons de Doras **sp.,** Megalodoras **sp. ("Bacu") e** Oxydoras **sp. ("Cuiu-Cuiu"):**

Os sons tamborilados normalmente apresentam uma taxa de repetição das pulsações entre 60 e 90 Hz (= roncos). Em *Doras e Megalodoras,* mas não em todos *Oxydoras,* há também outro tipo de som tamborilado que apresenta amplitudes e taxa de repetição de pulsação abaixo de 30Hz. Essas pulsações ocorrem antes e depois dos roncos (Fig. 3A, 4A). Se os sons estridentes são produzidos, em geral, vêm imediatamente após os roncos (Fig. 3, 4). Em parte, eles apresentam um caráter harmônico, com a freqüência funda-

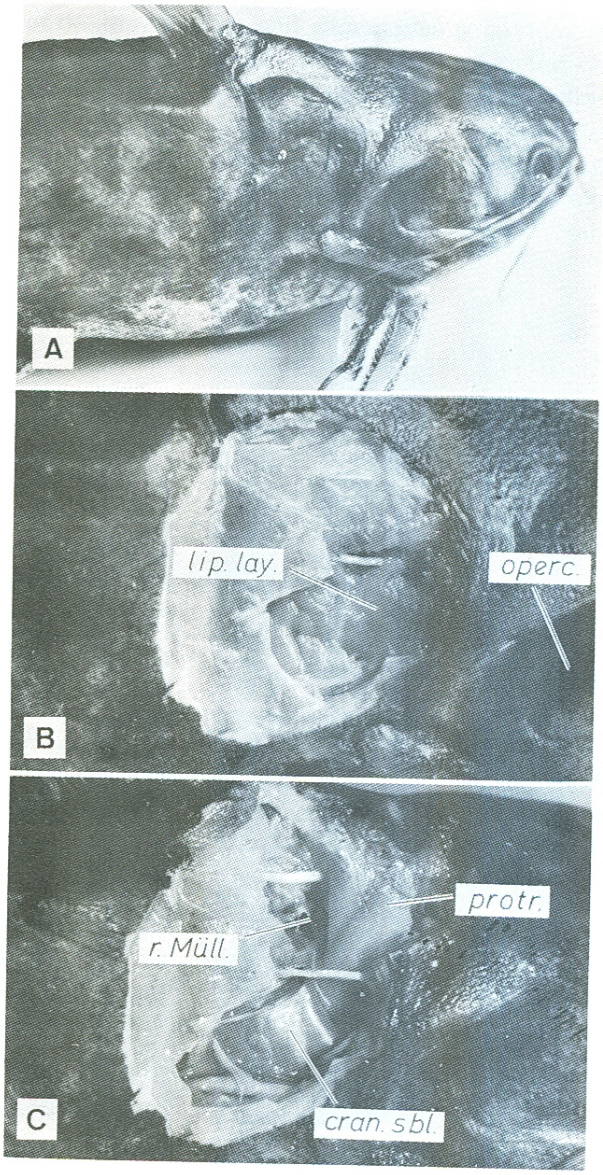

Fig. 2 — O aparelho tamborilador de **Trachycorystes** sp.: A — **Trachycorystes** sp., a "Fenster" é caudal a partir do opérculo; B — A exomembrana ("Fenstermembran") é retirada; lip. lay. camada lipídica entre a exomembrana, a bexiga nantatória e os extensores; C — Vista do "Springfederapparat"; cran. sbl. bexiga natatória cranial; protr. extensores, r. Müll. ramo Mülleriano.

mental quase sempre acima de 200Hz. Os sons estridentes duram de 40 a 70 mseg., assim como os roncos. A seqüência de sons deve-se à mudança nas condições de pressão (condições de manuseio). Se a intensidade do estímulo (a pressão as mãos sobre o peixe) aumenta violentamente, a seqüência característica de sons estridentes e tamborilantes pode ser documentada (Fig. 3A). Se a pressão manual diminui, são produzidos roncos periodicamente, a uma razão de aproximadamente 6 por minuto (Fig. 3B). Se a pressão manual aumenta, novamente um pouco, a taxa também aumenta. Os sons estridentes, em geral, são produzidos quando a intensidade do estímulo aumenta consideravelmente.

Os sons de Astrodoras **sp. e** Acanthodoras **sp. ("Rabeca") :**

Os sons tamborilados duram geralmente acima de 100 mseg. Esses roncos apresentam

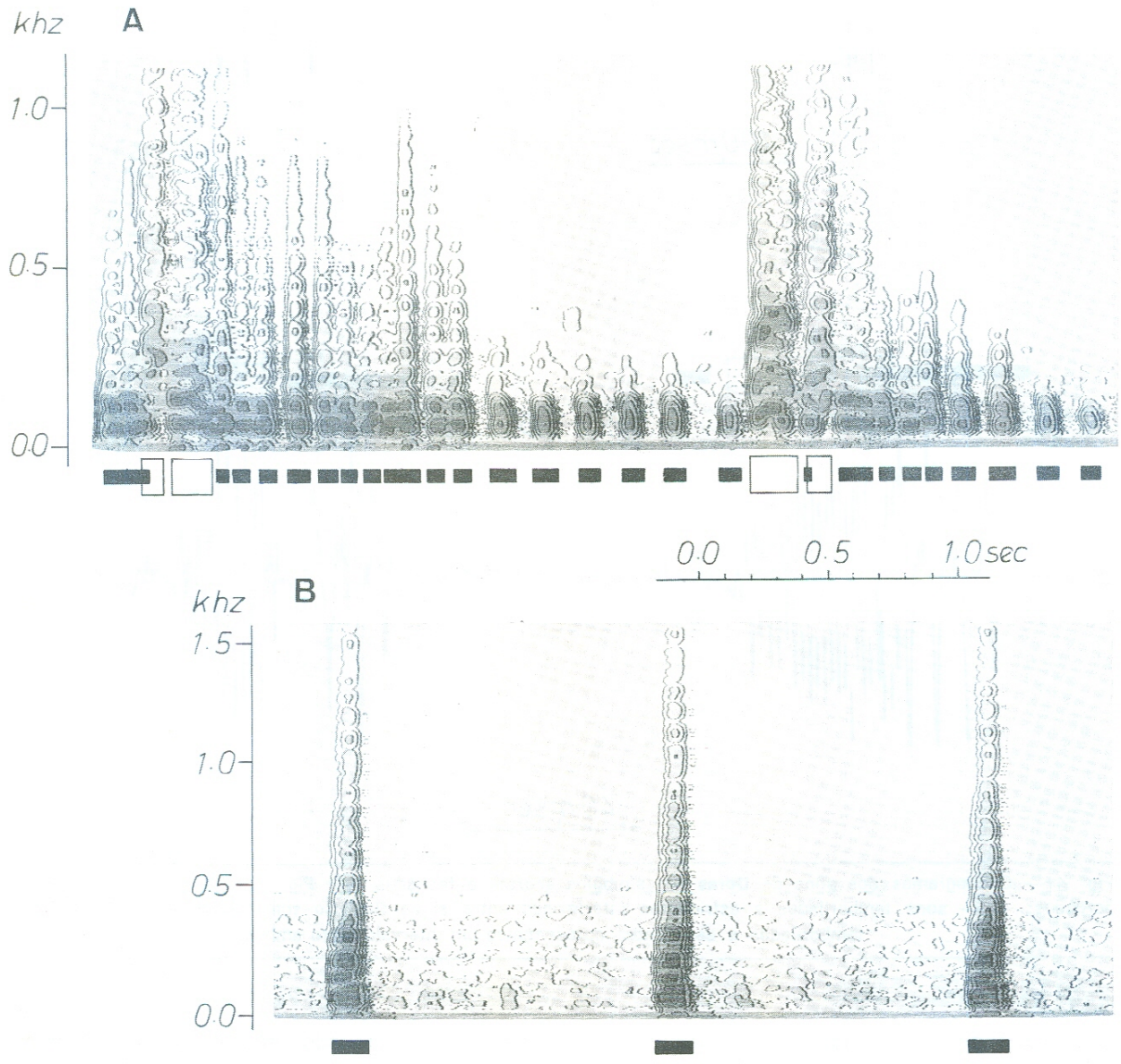

Fig. 3 — Sonogramas dos sons de **Doras** sp.: símbolos abertos (abaixo dos sonogramas): sons estridentes, símbolos fechados: sons tamborilados, gravados sob esforço, segurado pela mão, amplitude da faixa de ondas do filtro: 22.5 Hz, sonograma de exibição de contorno. A — Seqüência de sons no início do esforço segurado pela mão; B — Depois de vários minutos, a pressão da mão sobre o peixe permaneceu constante.

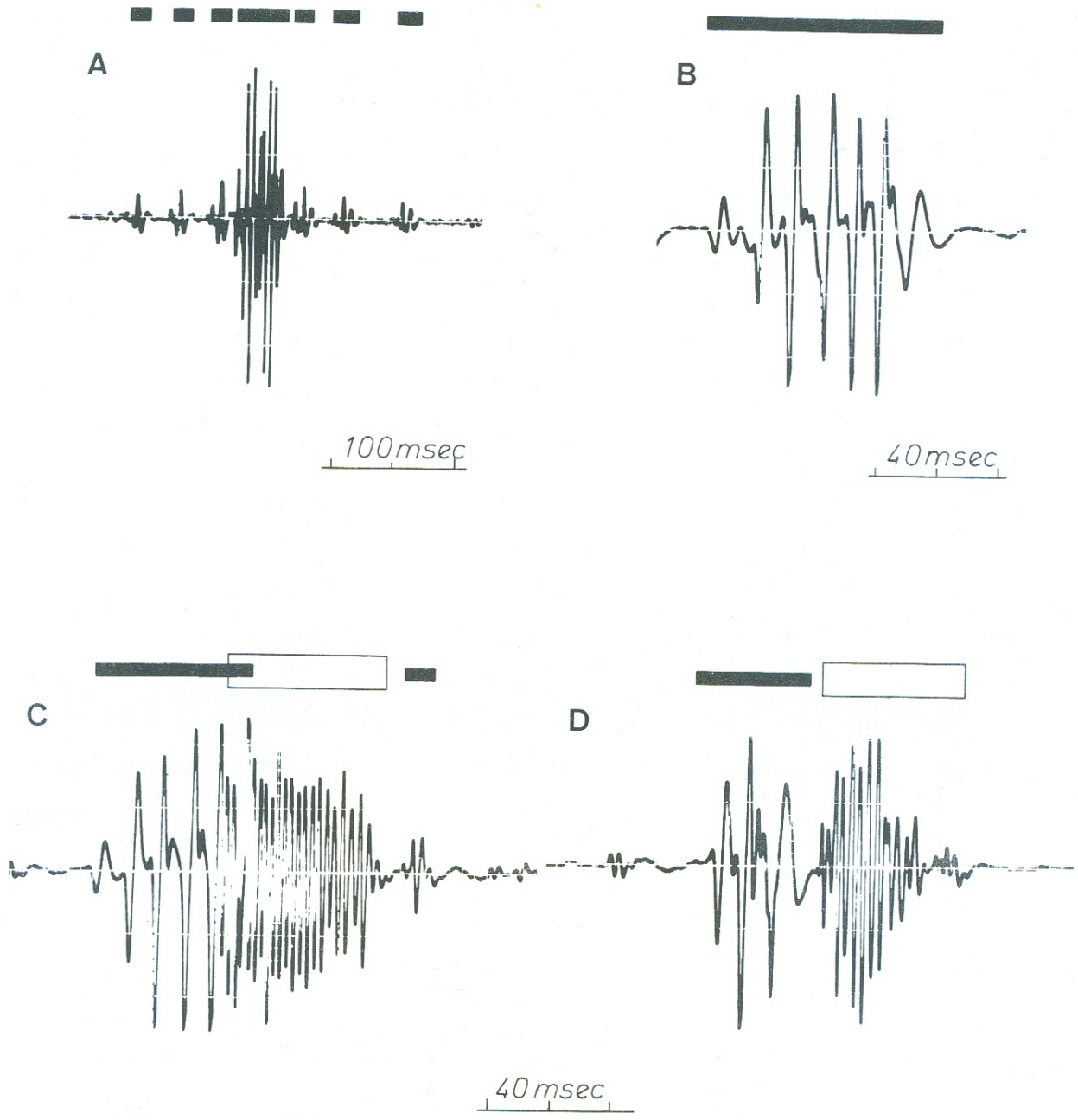

Fig. 4 — Oscilogramas dos sons de **Doras** sp; símbolos abertos e fechados (ver Fig. 3): A e B — sons tamborilados; C — sons tamborilados e estridentes interferindo entre si ao final do som tamborilado; D — Sons tamborilados e estridentes apresentando um intervalo entre ambos.

um caráter altamente harmônico, e sua freqüência fundamental varia de 270 a 130Hz, mesmo durante o ronco. O som estridente é um ruído autêntico, contendo todos os componentes de freqüência acima de diversos kHz. Sob condições de extrema pressão, quase todos os sons gravados são estridentes, com raras documentações de sons tamborilados (Fig. 5A, 6). Sob condições de pouca pressão manual, foram gravados somente roncos (Fig. 5B). Sob condições de manuseio essas de *Doradidae* se adaptam muito rapidamente — no

espaço de 1 minuto — a produção de sons cessa, embora as condições de pressão, permaneçam constantes.

Os sons de Trachycorystes **sp. ("Cangati"):**

Os roncos tamborilados podem durar por vários segundos (zumbidos). Eles soam como um rádio mal sintonizado. Os zumbidos apresentam características harmônicas, com a taxa de repetição de pulsação a 120 Hz. Não foi possível estimular esse peixe a rufar e estridular no campo. Somente no laboratório, foi possível gravar diversos sons, quando o peixe foi estimulado em um pequeno tanque. Sons tamborilados são raramente produzidos por

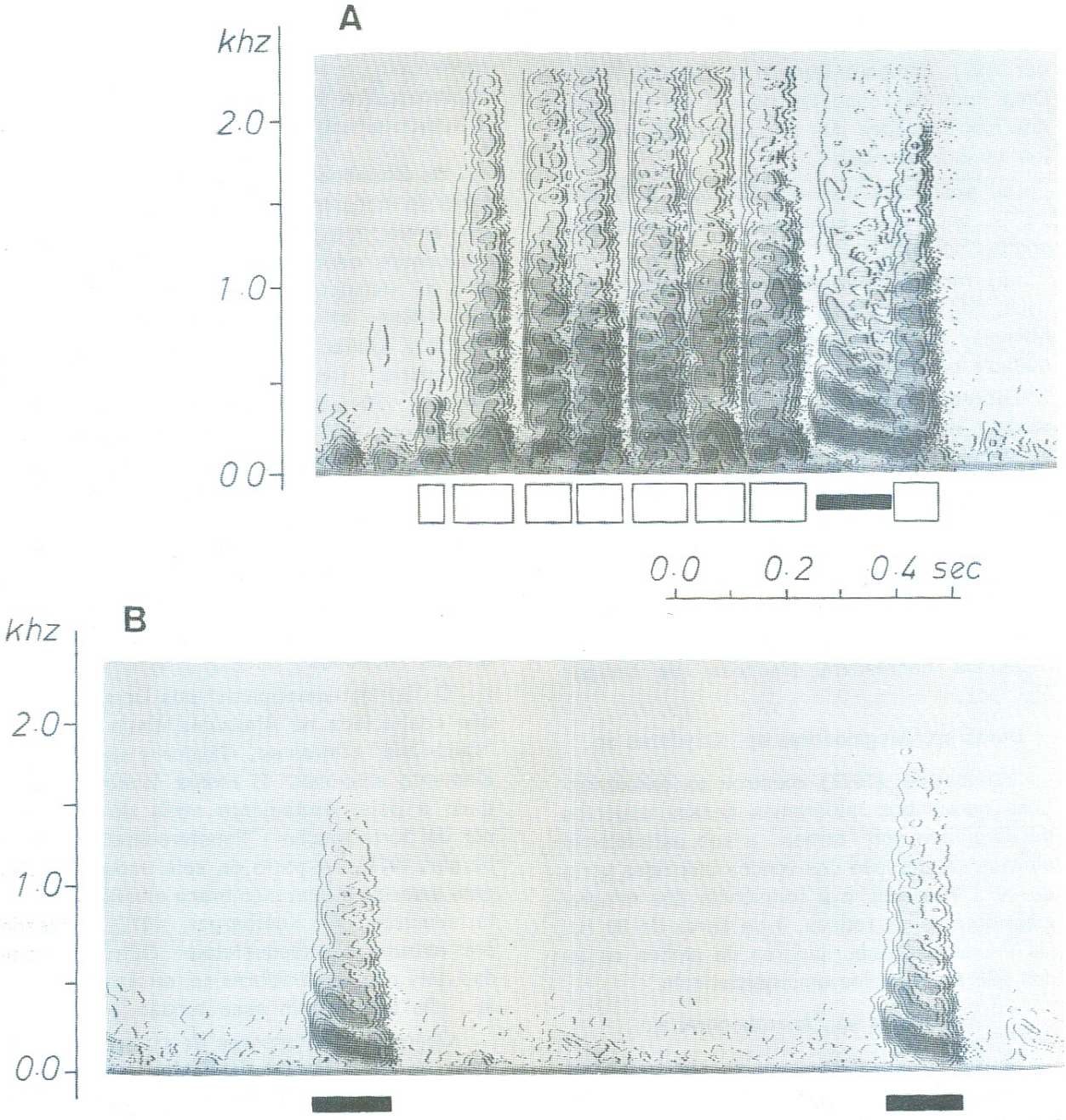

Fig. 5 — Sonogramas de sons de **Acanthodoras** sp., símbolos abertos e fechados (ver Fig. 3), em condição em que está sendo segurado pela mão; amplitude da faixa de ondas do filtro 22.5 Hz, sonograma de exibição de contorno: A — seqüência de sons no início do esforço (segurado pela mão); B — depois de 30 mseg, a pressão manual sobre o peixe permaneceu constante.

esse peixe, e mais raros ainda são os sons estridentes. É interessante que os sons estridentes são produzidos enquanto ocorrem os zumbidos (Fig. 7, 8).

RESULTADOS ELETROFISIOLÓGICOS

Entre *Doradidae* e *Auchenopteridae*, os músculos tamboriladores podem ser ativados por estimulação elétrica na medula (Kastberger, 1977, compare Demski, & Gerald, 1972). Dois tipos de respostas podem ser encontrados nas deduções dos miogramas dos músculos tamboriladores:

a) respostas um-a-um (Demski & Gerald, 1972), onde cada estímulo provoca uma resposta (Fig. 9);

b) roncos induzidos por estimulação elétrica, que são rajadas de respostas cujas freqüências são totalmente independentes da freqüência do estímulo (Fig. 9A, B).

Durante repetida estimulação elétrica da medula, dois períodos podem ser distintos na seqüência de miogramas:

a) No primeiro período, ocorrem respostas um-a-um e roncos;

b) No segundo período, ocorrem somente respostas um-a-um.

Se a estimulação continua, tanto as amplitudes dos miogramas como a freqüência das respostas decrescem (resposta de fadiga: Fig. 9c).

Doras sp., **Megalodoras** sp., **Oxydoras** sp.

Kastberger (1977) mostrou as características gerais dos miogramas dessas espécies de doradideo sob "stress" e sob estimulação elétrica. A duração dos roncos induzidos varia de 40 a 70 mseg. e a freqüência dos miogramas, durante os roncos, é de cerca de 80 Hz. Os músculos tamboriladores de ambos os lados são estimulados sincronicamente.

Astrodoras sp., **Acanthodoras** sp.

Entre estas espécies, os roncos induzidos duram até 200 mseg. As freqüências de respostas, durante os roncos, variam de 90 a 170 Hz (Fig. 9A,B, 10). No segundo período de repetida estimulação, as freqüências das respostas caem de f_{st} a $f_{st}/2$ a $f_{st}/3$... (respostas de fadiga — Fig. 9C, 10).

Trachycorystes sp.

Miogramas deduzidos durante roncos induzidos mostram uma freqüência de aproximadamente 120 Hz; as durações dos roncos apresentam uma ampla variação, até diversas centenas de mseg.

DISCUSSÃO

MORFOLOGIA E FUNÇÃO DO APARELHO TAMBORILADOR DOS DORADIDAE E AUCHENOPTERIDAE

Os Doradidae e Auchenopteridae têm dois tipos de mecanismos sonoros: a) um aparelho estridente, que consiste de elementos ósseos adjacentes, dentro da articulação do primeiro raio da nadadeira peitoral (Pfeiffer & Einsenber, 1965). b) um aparelho tamborilador do tipo que Müller (1842) chamou de "Springfederapparat" (aparelho de mola) (Bridge & Haddon, 1894; Sörensen, 1894; Tavolga, 1962; Kastberger, 1977). Em ambos os lados, os extensores se inserem na chamada "Springfeder" (mola) (Müller, 1842), que Tavolga (1962) define como *"ramus Mülleri"*. Este ramo é uma mola óssea e representa uma parte modificada da parapófise da quarta vértebra dos Siluriformes. Sua placa distal é ligada à parte anterodorsal da bexiga natatória cranial por tecidos conetivos.

O "Springfederapparat" dos Doradidae que são conhecidos na Amazônia como "Bacu" e "Cuiú-Cuiú" (*Doras* sp., *Oxydoras* sp.) tem um elemento adicional: O *ramus Mülleri* está ligado à pele, exatamente atrás do opérculo, por um forte tendão ("Fenstersehne" — Kastberger, 1977). A parte da pele onde o tendão está inserido é uma membrana elástica ("Fenstermembran" — Kastberger, 1977), rodeada por estruturas exosqueletais. Outros Doradidae, tais como *Astrodoras* sp. ou *Acanthodoras* sp., não apresentam esse tendão.

Quando os extensores se contraem, o volume da parte frontal da bexiga natatória geralmente aumenta. Durante o período de relaxamento dos músculos, o *ramus Mülleri* é empurrado para dentro da bexiga natatória por sua própria força. Este ciclo provoca uma pulsação tamborilada que pode ser gravada pelo hidrofone.

Mais complexa é a função do sistema oscilatório composto, o qual apresenta o tendão adicional entre o *ramus Mülleri* e a pele. Geralmente, considera-se que tal construção pode ser uma vantagem, especialmente para espécies grandes, na medida que essa estrutura adicional facilita a transmissão das vibrações do *ramus Mülleri* ao meio ambiente. Na maioria dos casos, (Tavolga, 1962) a bexiga natatória atua como um instrumento de sincronização impedância e é mui eficiente para aumentar o som produzido, o qual é geralmente transmitido ao meio ambiente pelos tecidos do peixe.

GRAVAÇÕES COM HIDROFONE E RESULTADOS ELETROFISIOLÓGICOS

As espécies de Doradidae e Auchenopteridae descritas neste trabalho produzem sons diferentes quando são estimuladas sob condições de manuseio. As diferenças se referem a três ítens :

a) à tendência geral desses peixes de produzirem sons: "Bacu" e "Cuiú-Cuiú" produzem sons tamborilados durante horas, a uma proporção de 5 a 7 sons por minuto, quando são manuseados ou amarrados a uma mesa cirúrgica sem mudanças nas condições de estímulo. Quando a intensidade da estimulação aumenta, a taxa de sons tamborilados também aumenta. O aparelho estridente só é adicionalmente ativado em situações extremas. "Rabeca" se adapta rapidamente, parando de produzir sons 30 seg. depois da estimulação (apertar e sacudir). O peixe tem que ser estimulado pelo aumento de pressão das mãos ou por violenta sacudida para produzir sons novamente. É muito difícil estimular o "Cangati" a produzir sons. Somente em laboratório, num tanque de plástico, foi possível fazê-lo produzir uns poucos sons, os quais foram gravados;

b) à seqüêcnia de ativação dos aparelhos tamboriladores e estridente.

Enquanto o ítem a se refere aos aspectos comportamentais gerais, o ítem b se relaciona com os diferentes modos pelos quais os referidos aparelhos podem ser ativados por centros nervosos superiores. O modo de ativação geralmente depende de parâmetros do estímulo, embora as principais características de cada espécie de Doradidae e Auchenopteridae possam ser descritas.

"Bacu" e "Cuiú-Cuiú" quase sempre estridulam logo depois de um ronco. Quando se aumenta a intensidade do estímulo são produzidos diversos roncos. A seqüência total pode durar de 1 a 2 segundos (Fig. 3A). "Rabeca", ao contrário, ativa mais o aparelho estridente quando pressionada fortemente (Fig. 5A). Tanto "Bacu" quanto "Rabeca" só produzem roncos quando pressionados levemente ou quando estão adaptados à intensidade do estí-

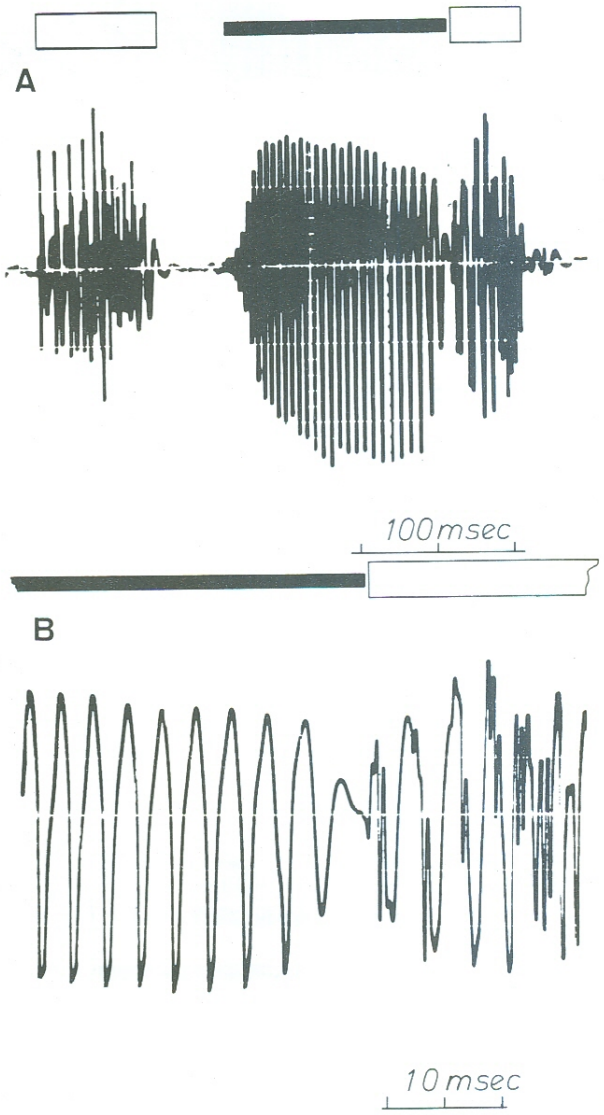

Fig. 6 — Oscilogramas dos sons de **Acanthodoras** sp.: símbolos abertos e fechados (ver Fig. 3). B é uma vista minunciosa de A.

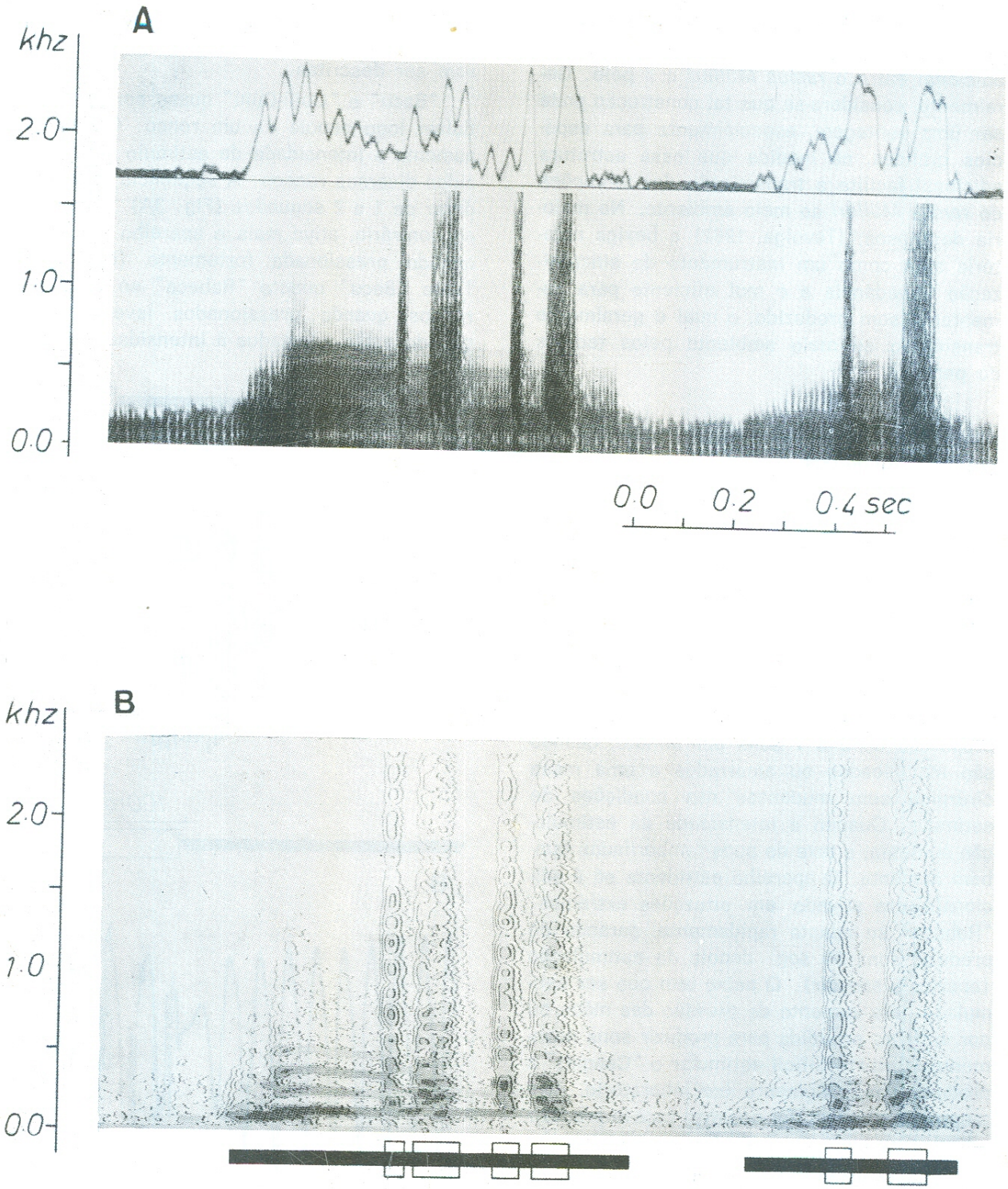

Fig. 7 — Sonogramas de sons de **Trachycorystes** sp., símbolos abertos e fechados (ver Fig. 3): A — amplitude da faixa de ondas do filtro: 150 Hz, a curva superior representa a intensidade integrada acima de todos os componentes de freqüência; B — a mesma seqüência de sons, (sonograma de exibição de contorno).

mulo. Enquanto que "Bacu", "Cuiú-Cuiú" e "Rabeca" produzem sons tamborilados e estridentes em seqüência, o "Cangati" emite sons estridentes mesmo durante um longo zumbido tamborilado (Fig. 7);

c) às características dos sons tamborilados.

Os sons tamborilados das diferentes espécies de Doradidae e Auchenopteridae estudadas diferem entre si principalmente quanto à duração (em contraste com os sons estridentes, que geralmente duram cerca de 50 a 100 mseg.; este é o tempo que o peixe precisa para mover uma vez a nadadeira peitoral) e ao caráter espectral.

Esse aspecto enfatiza a idéia de que centros nervosos próprios do aparelho tamborilador. Três unidades de controle são discutidas (Demski & Gerald, 1972; Markl, 1971; Kastberger, 1977): uma de controle da duração de uma pulsação, outra de controle da freqüência de uma pulsação (oscilador neural, marca-passos neural), e uma outra de controle da amplitude de uma pulsação (motoneurônios dos extensores).

Um ronco de "Bacu" e "Cuiú-Cuiú" dura até 70 mseg., e de "Rabeca" dura entre 120 e 200 mseg. O som tamborilado do "Cangati" pode durar de 2 a 3 segundos. A duração dos sons tamborilados depende não só da atividade do controle de duração da pulsação, como também das características de amortecimento do sistema de ressonância. Mas esse efeito pode prolongar o sinal não mais que 2 a 3 períodos de oscilações.

Considera-se que a unidade de controle da duração da pulsação dispara o controle de sua freqüência (Demski & Gerald, 1972). A freqüência característica desse oscilador neural difere amplamente e caracteriza os sons tamborilados de diferentes peixes.

No presente trabalho, são descritos dois modos indiretos de definir a freqüência do oscilador neural durante sons tamborilados:

1) Análise de gravações feitas com hidrofone, através de oscilogramas e sonogramas;

2) Análise de miogramas que foram deduzidos dos músculos tamboriladores durante os roncos. Tais roncos foram provocados principalmente por estimulação elétrica em regiões medulares.

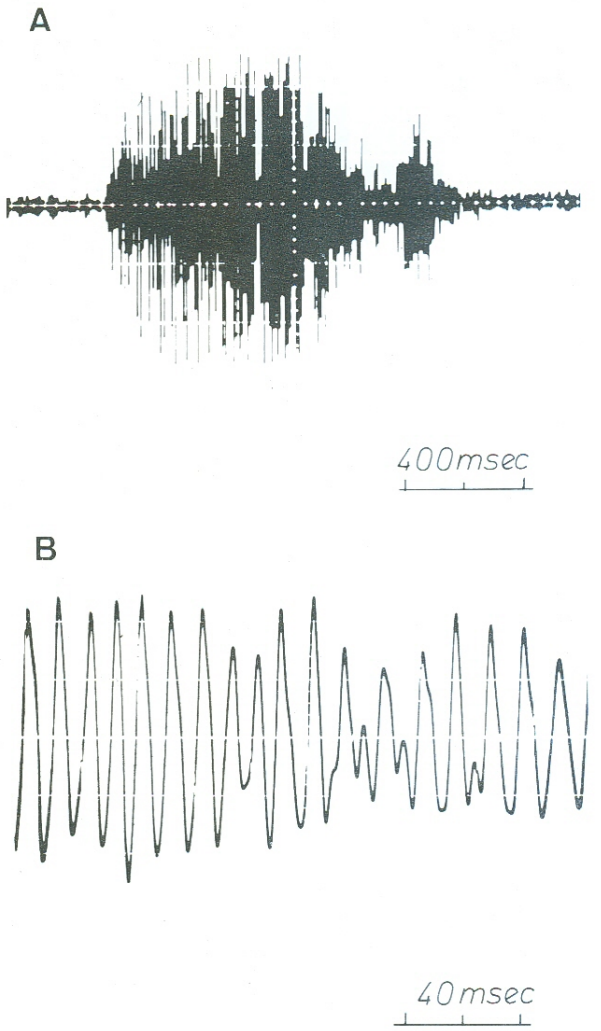

Fig. 8 — Oscilogramas dos sons de **Trachycorystes** sp.: B — é uma vista pormenorizada de A.

Pode ser observado que a freqüência dos miogramas durante roncos induzidos (Fig. 9, 10) coincide grosseiramente com a taxa de repetição da pulsação dos mesmos. Essa taxa é representada em sonogramas pela freqüência fundamental.

A freqüência de miogramas durante os roncos de "Bacu" e "Cuiú-Cuiú" fica entre 60 e 90 Hz, que corresponde perfeitamente à taxa de repetição da pulsação em gravações de hidrofone. Somente "Bacu" (e não "Cuiú-Cuiú") apresenta pulsação de baixa amplitude, de 30 Hz ou menos. Essas pulsações poderiam ser causadas por ativações consecutivas do controle de duração da pulsação, o qual libera

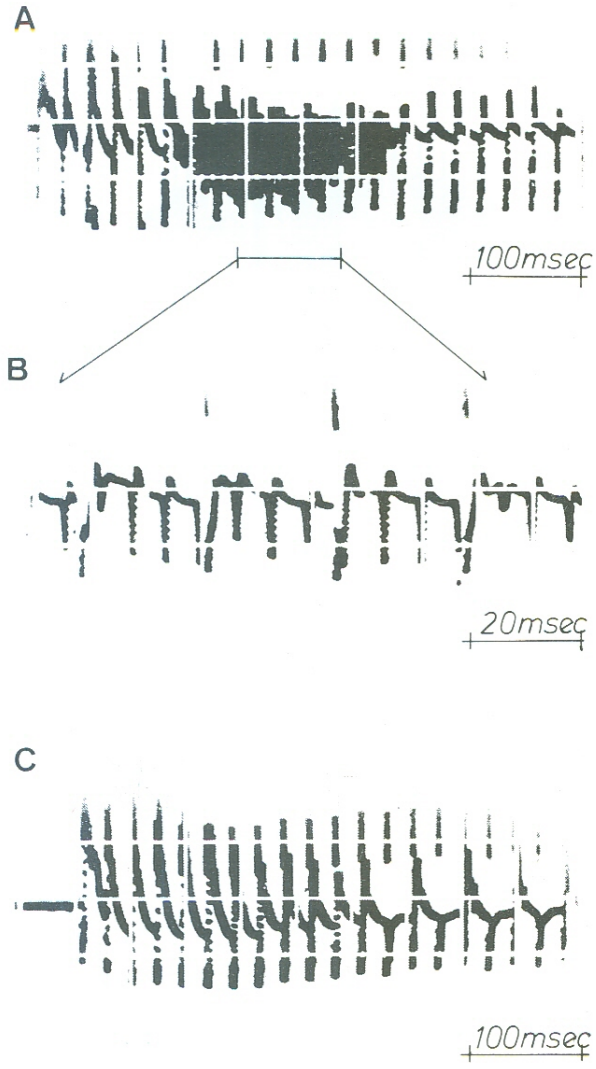

Fig. 9 — Seqüências de respostas (miogramas) do músculo tamborilante de um lado, durante estimulação repetitiva (**Acanthodoras** sp.): A — respostas 1 a 1, roncos estímulo-induzidos; B — vista minunciosa do ronco estímulo-induzido; C — somente respostas 1 a 1, depois de 200 mseg ocorrem respostas de fadiga. As linhas abaixo dos miogramas representam artefatos estimulantes, freqüência de estimulação: 44 Hz.

apenas uma contração por vez. De acordo com tais interpretações, o marca-passos neural não seria disparado.

"Bacu" e "Cuiú-Cuiú" apresentam componentes harmônicos característicos em oscilogramas e sonogramas dos roncos, que podem ser causados pela pequena diferença existente entre a freqüência de contrações dos músculos tamboriladores e a do *ramus Mülleri*, da exomembrana e do corpo de ressonância. Isto pode ser exemplificado com alguns roncos de "Cuiú-Cuiú" (Kastberger, 1977), para o qual a seqüência de miogramas apresenta um comportamento característico: uma rajada quase sempre consiste em dois grupos de pulsações que estão separados por um intervalo de 25 a 60 mseg. Este intervalo será "preenchido" por uma ou mais oscilações passivas que ocorrem dentro da freqüência própria do sistema de oscilação mecânica (aparelho de mola, bexiga natatória, membrana receptora).

Os roncos de "Rabeca" apresentam uma freqüência fundamental que se inicia a mais de 200Hz (até 250 Hz), decrescendo até 120-160Hz. A freqüência dos miogramas dos roncos que foram eliciados por estimulação elétrica fica entre 100 e 180 Hz, nunca mais alta. A duração do potencial de ação de um músculo, entretanto, é bem curta: A uma taxa de estimulação de 260 Hz foram documentadas respostas um-a-um, sem apresentação de qualquer fenômeno refratório ou efeito de somação. Como as propriedades mecânicas dos músculos tamboriladores (por exemplo, freqüência de fusão mecânica) ainda não foram estudadas, pode ser dito somente que as qualidades elétricas dos músculos tamboriladores talvez permitam uma alta taxa de concentração, de mais de 220 Hz.

Teoricamente, é possível que um ciclo de contração-relaxamento dos músculos tamboriladores de "Rabeca" cause diversas oscilações no sistema de ressonância. Um efeito similar pode ser observado nos roncos da "Pescada", *Plagioscion squamosissimum* (não publicado), do "Jaraqui", *Prochilodus insignis* (Kastberger, em publicação). Mas, em todos esses casos, a freqüência de contração (igual à taxa de repetição da pulsação) pode ser traçada no sonograma, embora geralmente a amplitude desse componente de freqüência seja muito menor do que a amplitude do componente da freqüência de ressonância. No ronco de "Rabeca", não é possível traçar qualquer descontinuidade na seqüência dos harmônicos baixos, o que indicaria uma não-coincidência e um fenômeno de interferência entre as contrações musculares e as oscilações do sistema de ressonância.

Os músculos tamboriladores de "Rabeca" estão entre os tipos mais rápidos de músculos

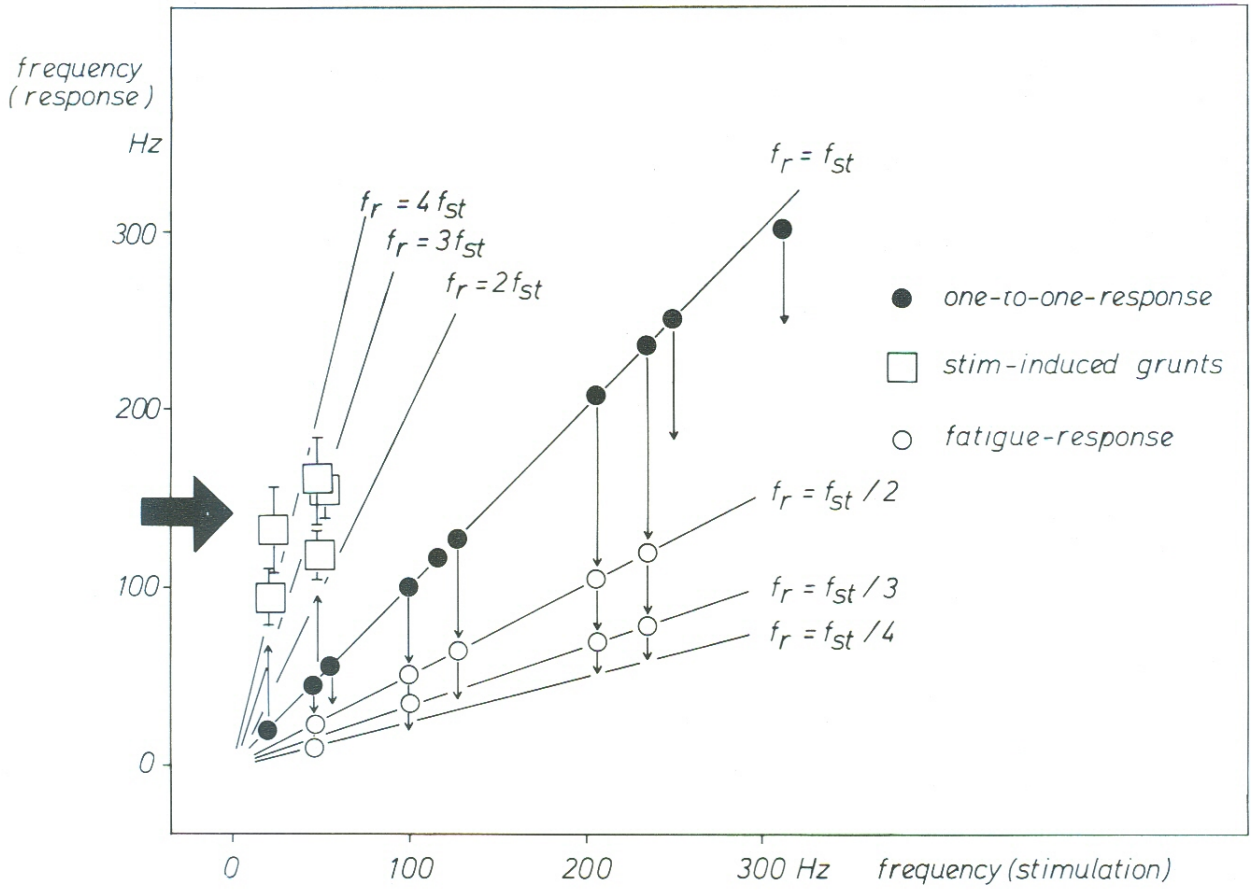

Fig. 10 — Relação entre a freqüência de estimulação (f_{st}) e a freqüência de respostas (f_r) dos músculos tamborilados de **Acanthodoras** sp. A seta marca a freqüência média dos roncos estímulo-induzidos.

tamboriladores que são atualmente conhecidos (Tavolga, 1971). É conhecido um músculo tamborilador igualmente rápido, o do *Opsanus tau*, o sapo-marinho, cujo canto em estilo de apito-de-navio pode atingir até 300 Hz em relação à sua freqüência fundamental (Tavolga, 1971). Um bagre marinho produz latidos cuja freqüência fundamental atinge mais de 250 Hz (Tavolga, 1971).

O "Cangati" emite longos zumbidos cuja freqüência fundamental é de 120 Hz. Os miogramas que foram deduzidos durante roncos estímulo-induzidos indicam uma taxa semelhante, na qual os músculos tamboriladores são atividade durante os zumbidos.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado pelo "Osterreichischer Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung" de Viena e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq, Brasília. Todos os experimentos foram realizados no INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), Manaus. Ficam aqui expressos sinceros agradecimentos ao Prof. W. E. Kerr pela sua ajuda e hospitalidade e aos Prof. Dr. H. Heran e Prof. Dr. F. Schaller, que possibilitaram a realização dessa pesquisa na Amazônia. Também à minha esposa, que me auxiliou em todas as excursões e experimentos.

Summary

This paper is concerned with sound production of Doradides and Auchenopterides (Siluriformes, Pisces). Field observations (hydrofone recordings) near Manaus, Amazonas and electrophysiological investigations in INPA, Manaus have been made.

1. The drumming apparatus of the Doradides **Doras**, **Megalodoras** (Bacu) and **Oxydoras** (Cuiú-Cuiú) consists of the ramus Mülleri (the elastic spring of the so-called "Springfederapparat), the drumming muscles and the exomembrane. A special quality of the drumming apparatus of these genera is the fact that the elastic spring and the exomembrane are firmly connected by a strong ligament. Thus they build up a compound oscillating system.

2. **Acanthodoras** (Rabeca) and **Trachycorystes** (Kangati) have no such ligaments between the elastic spring and the exomembrane.

3. The drumming sounds of **Doras** and **Oxydoras** show a pulse repetition rate of 60-90 Hz. This rate corresponds to the frequency of the myogram responses of the drumming muscles during the stimulus-induced grunts. A drumming sound generally lasts about 40-70 msec.

4. The drumming sounds of **Acanthodoras** (Rabeca) show a fundamental frequency which may range over 250 Hz. In the electrophysiological experiments the frequency of myograms did not exceed 170 Hz during stimulus-induced grunts. The duration of the grunts produced under hand-held-conditions corresponds very well to the duration of the stimulus-induced grunts (100-200 msec).

5. The drumming sounds of **Trachycorystes** (Kangati) show a fundamental frequency of about 120 Hz. They may last several seconds.

Bibliografia citada

Bridge, T.W. & Haddon, A.C.

1894 — Notes on the production of sounds by the airbladder of certain siluroid fishes. **Proc. Roy. Soc.**, 55:439-441.

Cohen, M.J. & Winn, H.E.

1967 — Electrophysiological observations on hearing and sound production in the fish, Porichthys notatus. **J. Exp. Zool.**, 165:355-370.

Demski, L.S. & Gerald, J.W.

1972 — Sound production evoked by electrical stimulation of brain in toadfish, Opsamus beta. **Anim. Bahv.**, 20:507-513.

Eigenmann, C.H.

1922 — The fishes of Western South America. **Mem. Carnegie Mus.**, 9.

Fowler, H.W.

1951 — Os peixes de agua doce do Brasil. **Arq. Zool. do Estado de S. Paulo, II.**

Kastberger, G.

1977 — Der Trommelapparat der Doradiden (Siluriformes, Pisces) **Zool. Jb. Physiol.**, 81:281-309.

— **Die Trommellaute der Jaraqui-Männchen (Prochilodus insignis-Pisces, Characiformes, Tetragonoperidae, Prochilodontinae)**. Mitt. Kommission f. Schallforschung. Verlag Österr. Akad. Wiss. (in print).

— **Hydrofone recordings of Amazonian fishes.** They a rebeing published in the Phonogrammarchiv der Akad. Wiss. Vienna.

Markl, H.

1971 — Schallerzeugung bei Piranhas (Serrasalminae, Characidae): **Vergl. Physiologie**, 74:39-56.

Müller, J.

1842 — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen. **Arch. Anat. Physiol.** p. 307-329.

Pfeiffer, W. & Eisenberg, J.F.

1965 — Die Lauterzeugung der Dornwelse (Doradidae) und der Fiederbartwelse (Mochokidae). **Z. Morph. Ökol. Tiere**, 54: 669-679.

Santos, E.

1962 — **Peixes da água doce.** Rio de Janeiro.

Sörensen, W.

1894 — Are the extrinsic muscles of the airbladder in some Siluroidea and the "elastic spring" apparatus of others subordinate to the voluntary production of sound? **J. Anat. Physiol.**, 29:1-39, 205-229, 399-423, 518-552.

Sterba, G.

1974 — **Subwasserfische aus aller Welt Melsungen.**

Tavolga, W.N.

1962 — Mechanisms of sound production in the ariid catfishes Galeichthys and Bagre. **Bull. Am. Museum Nat. Hist.**, 124:1-30.

1971 — Sound production and detection. In: **Fish Physiology**, New York, Academic press. v. 5.

Watkins, W.A.

1967 — The harmonic interval: Fact or artifact in spectral analysis of pulse trains. In: Tavolga, W.N. ed. — **Marine Bio-Acoustics.** Oxford, Pergamon press. v. 2, p. 15-43.

(Aceito para publicação em 11-01-78)