

# Coloração em peixes: de sua importância evolutiva ao seu valor comercial

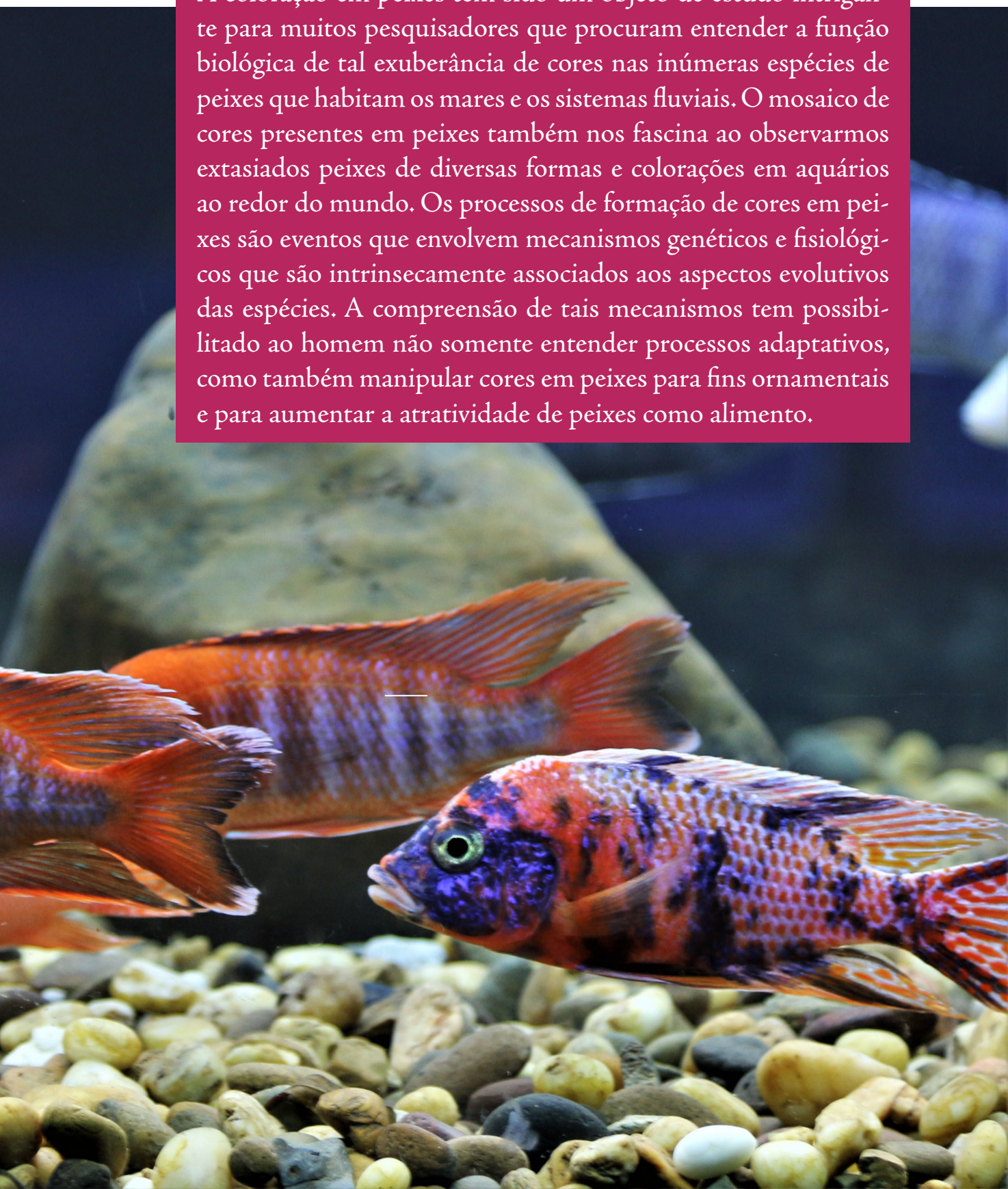
**Alexandre Wagner Silva Hilsdorf**

Universidade de Mogi das Cruzes, Núcleo Integrado de Biotecnologia,  
Laboratório de Genética de Organismos Aquáticos e Aqüicultura (LAGOAA)

Autor para correspondência - wagner@umc.br

**Palavras-chave:** pigmentação, cromatóforos, aquarismo, aqüicultura,  
peixes, genética

A coloração em peixes tem sido um objeto de estudo intrigante para muitos pesquisadores que procuram entender a função biológica de tal exuberância de cores nas inúmeras espécies de peixes que habitam os mares e os sistemas fluviais. O mosaico de cores presentes em peixes também nos fascina ao observarmos extasiados peixes de diversas formas e colorações em aquários ao redor do mundo. Os processos de formação de cores em peixes são eventos que envolvem mecanismos genéticos e fisiológicos que são intrinsecamente associados aos aspectos evolutivos das espécies. A compreensão de tais mecanismos tem possibilitado ao homem não somente entender processos adaptativos, como também manipular cores em peixes para fins ornamentais e para aumentar a atratividade de peixes como alimento.



## O mundo colorido dos peixes

“O agulhão vela é negro, mas quando ele salta torna-se azul-prateado... As mudanças de coloração nos agulhões e seu comportamento mudou a maneira como eu os represento em minha obra, como uma arte mais realista e autêntica...”

Dr. Guy Harvey, biólogo marinho, cujo trabalho sobre a vida marinha é reconhecido internacionalmente (1955-)

No mundo animal, o padrão de pigmentação das espécies é um capítulo fascinante da biologia evolutiva. Em particular em peixes, a miríade de coloração encontrada em espécies marinhas e de água doce também desperta o encantamento das pessoas que embevecidas, as observam em mergulhos ou em aquários ao redor do mundo. A conquista e a adaptação a novos ambientes dependem da variabilidade genética presente na população para que as **variantes nucleotídicas** presentes no genoma possibilitem que os processos de seleção e adaptação a um novo ambiente atuem. Aliado a isso, a **plasticidade fenotípica** permite que uma dada espécie tenha uma resposta rápida às mudanças ambientais em um restrito espaço de tempo. Um exemplo perceptível de plasticidade fenotípica é a coloração em animais. Em peixes tal plasticidade é particularmente fascinante no que se refere à miríade de colorações presentes nesse grupo dos vertebrados, como também as implicações dessas colorações para o processo evolutivo.

Um exemplo da importância da coloração em peixes no processo de especiação é o representado pelos ciclídeos do lago Niassa (Malawi, como é conhecido mundialmente). O lago Niassa compõe o conjunto dos chamados grandes lagos africanos que está localizado no Vale do Rift, ocupando os territórios da Tanzânia, Moçambique e Malawi. O Niassa é um lago de proporções expressivas com uma área de 31 km<sup>2</sup> e uma profundidade média de 700 m. Esta imensa massa de água doce abriga uma pletera de espécies de peixes, particularmente aquelas espécies que

habitam locais com rochas (*rock-dwelling*) representadas pelos **ciclídeos haplocromíneos**. Os vários estudos no lago Niassa estimam a presença de 500 a 1.000 espécies da haplocromíneos, muitas ainda para serem propriamente descritas e que foram possivelmente formadas a partir de um ancestral comum há 1-2 milhões de anos (verificar referências em *Para saber mais*).

A diversidade exuberante de espécies de ciclídeos com diferentes colorações (Figura 1a) vem, ao longo do tempo, desafiando pesquisadores sobre como tal diversidade se originou. A **especiação simpátrica** parece ser o que ocorre com os ciclídeos do Lago Niassa, onde aparentemente não há barreiras nítidas que impeçam as espécies de compartilharem o mesmo ambiente. Contudo, qual a razão de diferentes espécies de ciclídeos, que habitam o mesmo ecossistema e compartilham alimentos, não se reproduzirem aleatoriamente e, ao invés disso, procurarem indivíduos da mesma espécie para produzir a próxima geração de sua espécie? Vários têm sido os grupos de investigação que tentam entender os processos biológicos por detrás dessa estupenda especiação. Trabalhos qualitativos do início dos anos 1980 até os estudos atuais com **abordagens genômicas** têm levado a um entendimento de que a diversidade ecológica e morfológica dos ciclídeos do Lago Niassa parece estar ligada à coloração nupcial dos machos.

Em realidade, formas similares de ciclídeos frequentemente diferem na coloração dos machos, sendo que as fêmeas são muitas vezes de difícil distinção com algumas poucas diferenças em comportamento e preferência por determinados ambientes. Por exemplo, em um cardume de ciclídeos uma fêmea de uma dada espécie, muitas vezes sem uma coloração ostensível, procura machos com algum padrão de coloração específica. Como exemplo, fêmeas da espécie *Labeotropheus strewavasae*, quando no período de acasalamento, procuram machos azuis com nadadeira dorsal vermelha. Essas fêmeas não hibridizam com machos da espécie *Labeotropheus fuelleborni* que são similares aos da espécie *L. strewavasae*, exceto pela nadadeira dorsal que são azuis. (Figura 1b).

### Ciclídeos haplocromíneos

**(Cichlidae)** - é uma família de peixes teleosteos de água doce da ordem Perciformes que inclui pelo menos 1.650 espécies formalmente descritas, sendo que a estimativa é da existência de, pelo menos, 3.000 espécies. Os haplocromíneos, por sua vez, se referem à tribo de ciclídeos da subfamília Pseudocrenilabrinae chamada Haplochromini. Os ciclídeos são encontrados em praticamente todos os continentes, já os ciclídeos haplocromíneos são endêmicos da África.

### Especiação simpátrica

- aquela que ocorre sem que haja barreiras geográficas nítidas no processo de formação de novas espécies.

### Variantes nucleotídicas

- são variações no genoma representadas por mutações de ponto do tipo SNPs (*Single Nucleotide Polymorphism* - Polimorfismo de Nucleotídeo Único) e por variações de número de cópias (*Copy Number Variation* - CNVs).

### Abordagens genômicas

- conjunto de técnicas moleculares atualmente disponíveis a partir do sequenciamento de nova geração que permite estudos mais aprofundados do genoma de uma espécie desde a elucidação de sua sequência integral até a expressão de seus genes.

### Plasticidade fenotípica

- habilidade de um genótipo gerar mais de um fenótipo quando exposto a diferentes ambientes.

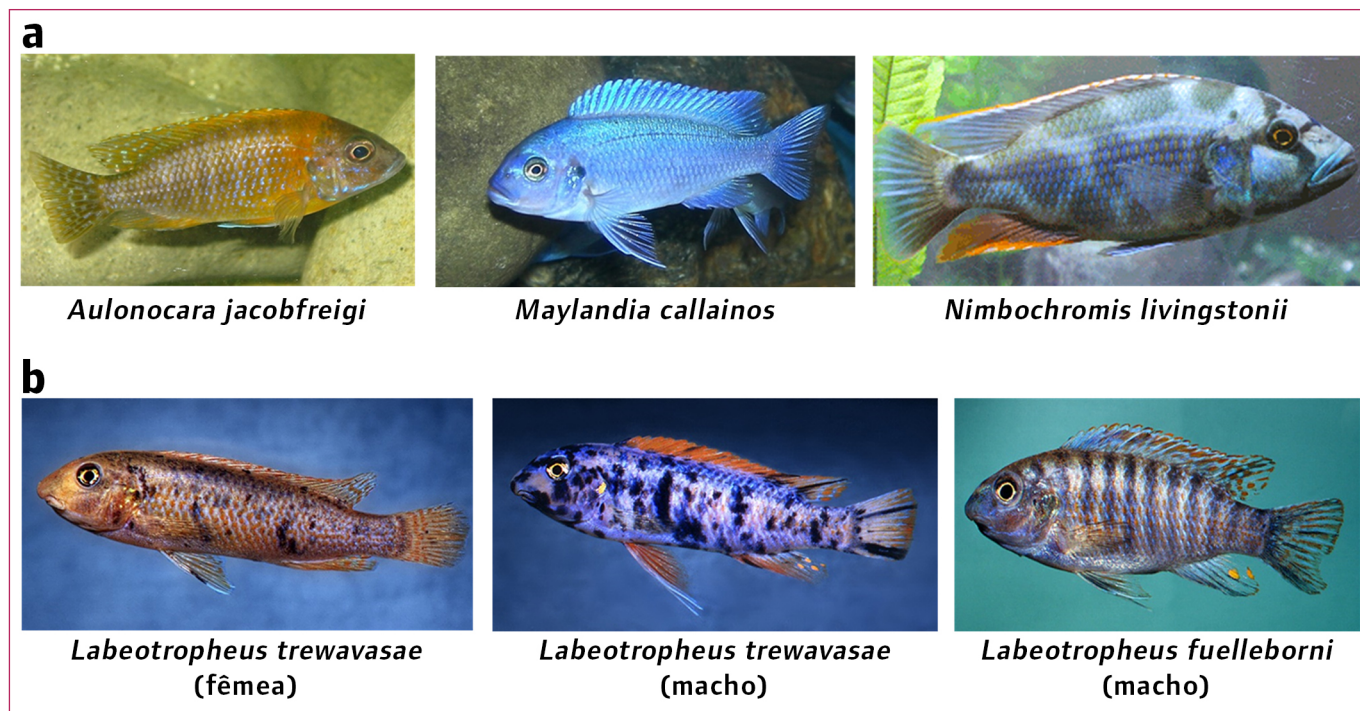
**Seleção Sexual** - seleção entre indivíduos de um sexo que é determinada pela competição por parceiros que possuam características morfológicas e/ou comportamentais que resultem em cruzamentos bem sucedidos.

**Divergência nos ambientes** - separação e distinção que ocorrem de modo progressivo e continuado entre ambientes em um mesmo ecossistema.

Este processo incomum de especiação, cuja escolha do parceiro é determinada pelo fenótipo externo do parceiro foi há tempos observado por Darwin que chamou tal fenômeno de **Seleção Sexual**. Darwin descreveu que fêmeas possuem um “gosto pela beleza” uma atração por características estéticas que aparentemente não conferem aos seus portadores vantagens adaptativas, mas se supõe que tais colorações exóticas podem revelar boa saúde que, por sua vez, resultará em uma progênie viável. Em resumo, a **radiação adaptativa** dos ciclídeos haplocromíneos no Lago Niassa pode ser possivelmente descrita em três etapas: (i) **divergência nos ambientes** que resultou na evolução de distintos **clados**, **exclusivo de habitantes de rochas e fundo arenoso**; (ii) formação de gêneros morfologicamente distintos, o que no caso dos haplocromíneos é caracterizado pelas diferentes formas de adaptação bucal para alimentação engendrada pela seleção natural; e (iii) mais recentemente, as espécies se diferiram por padrões de coloração que sugere seleção por atração sexual.

**Radiação adaptativa ou irradiação adaptativa** - fenômeno evolutivo que explica a formação de diferentes espécies a partir de um ancestral comum em um curto período de tempo. Os distintos grupos formados a partir desse ancestral ocupam concomitantemente nichos ecológicos livres, resultando em diversas espécies.

**Clado** - do grego *klados*, ramo - é um grupo de organismos originados de um único ancestral comum.



**Figura 1.** (a) exemplos de alguns ciclídeos haplocromíneos e suas cores exuberantes (Fonte: Riftree/Wikipedia, Flickr/Wikipedia e Wem2li3/Wikipedia). (b) fêmea e machos de duas espécies do gênero *Labeotropheus*. Note a diferença dos machos que determina a escolha da fêmea pelo macho de sua espécie. (Fonte: The Cichlid Fishes of Lake Malawi, Africa, Dr. Michael K. Oliver, <https://malawicichlids.com>).

## Como se origina a coloração em peixes

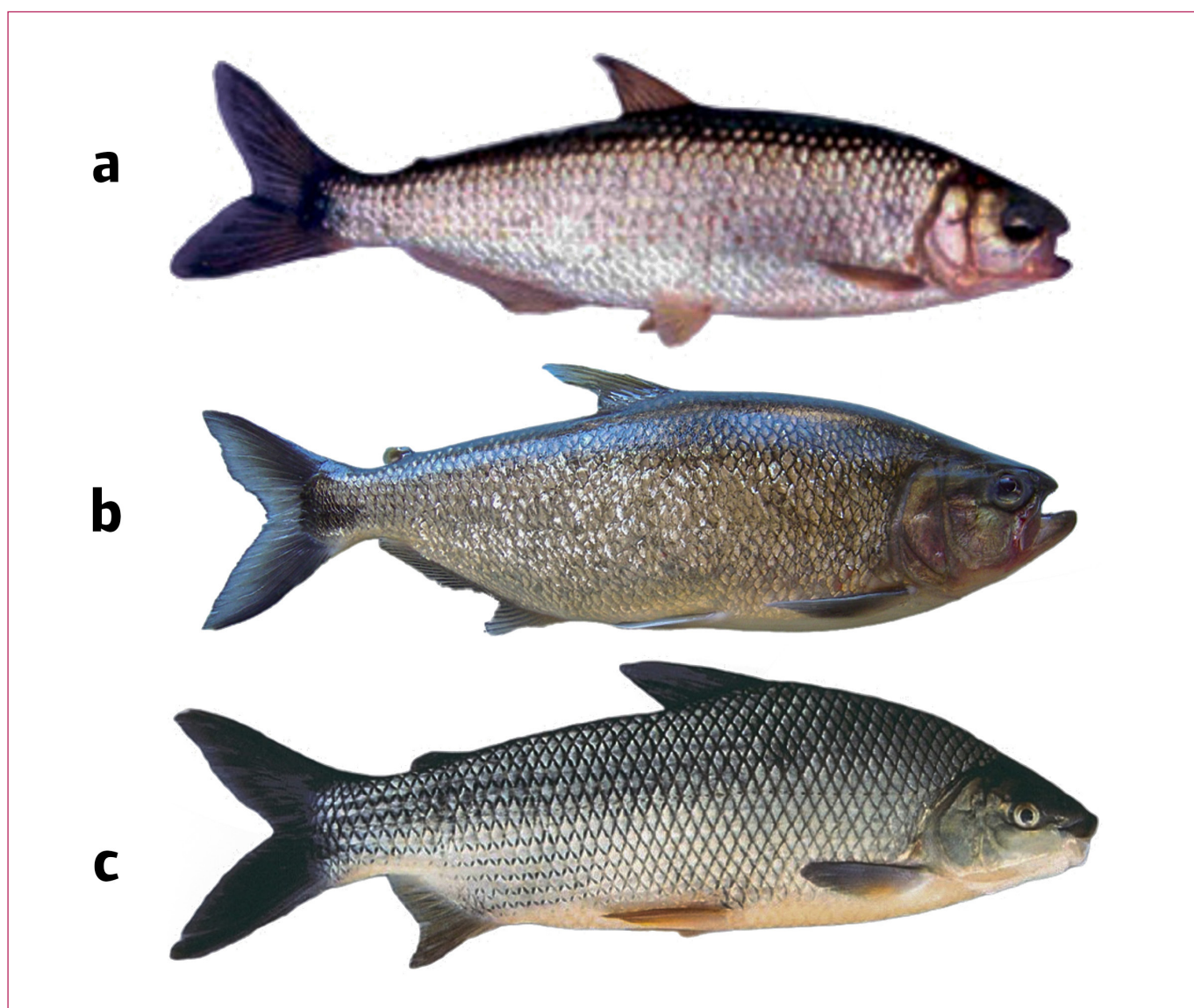
A coloração em animais e suas nuances é o resultado de células específicas conhecidas como cromatóforos, que contém diversos pigmentos. Cromatóforos são células de grande tamanho e com formato de estrela que são derivadas da **crista neural** durante o desenvolvimento embrionário. Em peixes, os cromatóforos são encontrados não somente na epiderme, como também nos olhos, internamente na parede da cavidade celomática e em vários órgãos. Ao contrário dos mamíferos, que possuem somente um tipo de células pigmentar, os

**Crista neural** - grupo temporário de células únicas em vertebrados que surgem do folheto embrionário da ectoderme a partir da qual derivam diversas linhagens celulares.

melanócitos, peixes carregam vários outros tipos de cromatóforos que, ao absorverem a luz branca, são classificados como: (i) xantóforos (pigmento amarelo – xantina); (ii) melanóforos (pigmentos marrom e preto – melanina); (iii) eritróforos (pigmento vermelho – eritrina), e em algumas poucas espécies (peixe mandarim, *Synchiropus splendidus* *Synchiropus picturatus*); (iv) cianóforos (pigmento azul – cianóforos). Os cromatóforos formados por células que refletem a luz branca, como os leucóforos são encontrados em algumas espécies dos gêneros *Fundulus*, *Oryziase* e *Lebistese*, os iridóforos, que também são formados por cristais de purina são

mais iridescentes refletindo cores em tons mais metálicos. Em muitas espécies de peixes, a posição dos **iridócitos** na epiderme dos peixes determina seu padrão de coloração. Quando tais células estiverem nas escamas, como aquelas do dorso de algumas espécies, a tonalidade será de escura a prateada; assim, quando presente nas camadas mais internas da epiderme, a coloração será de tonalidade branca, como na parte ventral de muitas espécies de peixes, o que confere a muitas espécies uma camuflagem extra, dependendo da posição em que o predador observa sua presa (Figura 2).

**Iridócitos** - células que ocorrem especialmente nas escamas de peixes e de alguns cefalópodes e apresentam iridescência por conter cristais de guanina.

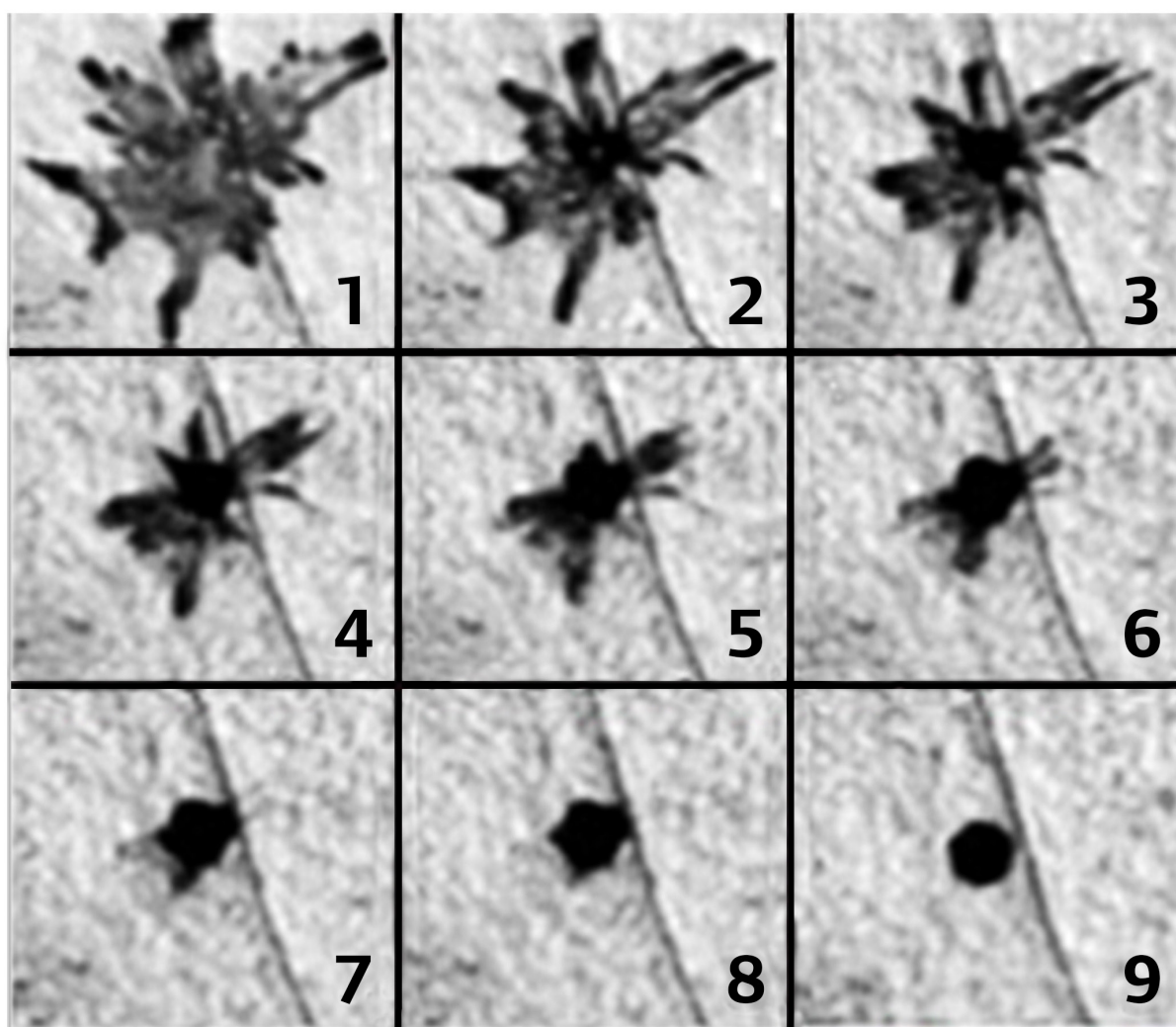


**Figura 2.** Algumas espécies de peixes da ictiofauna brasileira mostrando a distribuição dos iridócitos na região dorsal e ventral. (a) *Brycon opalinus* (pirapitinga do sul). (b) *Brycon insignis* (piabanha) e (c) *Prochilodus lineatus* (curimatã). (Foto: Alexandre W. S. Hilsdorf).

**Esqueleto de microtúbulos** - é o citoesqueleto celular que é formado por microtúbulos, filamento de actina e filamentos intermediários. O citoesqueleto é formado por proteínas que têm a função direta no formato da célula, regulam o movimento das organelas, auxiliam no movimento da célula no ambiente e participam da formação do fuso mitótico e meiótico durante a divisão celular.

O formato de estrela dos cromatóforos faz com que suas projeções permitam com que os grânulos de pigmentos armazenados em vesículas se movam sobre um **esqueleto de microtúbulos**, o que resulta em duas condições de coloração. Os pigmentos se espalham por toda célula pigmentar fazendo com que a célula fique com a cor do pigmento ou o pigmento fica agregado no centro da célula tornando o peixe mais claro (Figura 3). Os mecanismos de disparo de tais modificações

têm sido estudados ao longo das últimas décadas e envolve entre outros: fatores fisiológicos e hormonais, qualidade da água, coloração de fundo no ambiente, onde o peixe se encontra e alimentação. Contudo, os mecanismos genéticos que controlam a coloração são os determinantes que definem como o padrão de coloração se estabelece em cada espécie e como tais padrões são herdados pelas gerações seguintes.



**Figura 3.** Cromatóforos com aspecto dendrítico representado por melanóforos na camada da derme com melanossomos do peixe paulistinha (*Danio rerio*). Observa-se em **7, 8 e 9** melanossomos agregados no centro da célula. De **6 a 1** pode ser visto o processo de dispersão dos melanossomos na célula dendrítica. Em **1, 2 e 3** verifica-se o processo de espalhamento dos melanossomos e a diferença morfológica do processo dendrítico com os melanóforos da derme. (Fonte: Wikipedia).

## A coloração de peixes e sua importância econômica

A **aquariofilia** é hoje uma indústria multimilionária espalhada globalmente. Por exemplo, o mercado de peixes ornamentais marinhos comercializa anualmente de 20 a 30 milhões de peixes recifais, que movimentam mais de 300 milhões de dólares. Naturalmente, toda a atração dos humanos por observar peixes confinados em aquários tem como uma das razões, a extrema variedade de cores apresentadas pela maioria dos peixes ornamentais. Esse fenômeno foi observado após 2003 com crescimento do interesse, principalmente das crianças, pelo peixe palhaço (*Amphiprion ocellaris*) e pelo peixe cirurgião patela (*Paracanthurus hepatus*), o Nemo e a Dory do filme “Procurando Nemo”, produção dos estúdios Disney e Pixar. No Brasil, este mercado é abastecido principalmente por pescadores da bacia amazônica, onde a atividade do comércio de peixes ornamentais é sustentada pelo extrativismo. São espécies como o cardinal tetra (*Paracheirodon axelrodi*); o néon verde (*Paracheirodon dorsi*); o rodóstomo (*Hemigrammus bleheri*, *Petitella georgiae*); o

rosacéu (*Hyphessobrycon* spp.; 5 spp.); borboleta (*Carnegiella* spp.; 2 spp.) entre outras milhares de espécies capturadas anualmente e comercializadas mundo afora.

Este comércio extrativista, apesar de manter o sustento de muitas famílias ribeirinhas, traz em seu bojo consequências ambientais com o aumento da captura das espécies alvos do comércio mundial de peixes ornamentais. Entretanto, há espécies ornamentais que têm seu ciclo totalmente empreendido em cativeiro com a produção de alevinos com base tecnológica e muita genética. Um exemplo de criação de peixe ornamental de longa tradição é a criação de carpas (*Cyprinus carpio*) *nishikigoi* mais conhecida como *koi*, que faz parte da cultura japonesa como símbolo de amor e amizade. A criação de *koi* remonta ao século 18 no Japão e atualmente é um mercado de comercialização de reprodutores a preços que se equiparam à venda de touros e cavalos de alto valor genético. Há três variantes de coloração de *koi* a *asagi* (multicolor), *yamato* (avermelhada), *emagoi* (enegrecido). A partir de cruzamentos dirigidos, outras **variedades** com padrões e distribuição de cores foram obtidas por criadores. Atualmente, três variedades são as mais populares com padrões bi e tricolor de branco, preto e vermelho, são elas as variedades: *Kohaku*, *Sankee Showa* (Figura 4).

**Aquariofilia** - a atividade de criação de peixes, plantas ou outros organismos aquáticos em aquários para fim ornamental.

**Variedades** - o termo variedade assim como raças, linhagens e cultivares é usado em genética para classificar indivíduos de uma mesma espécie que diferem de outros por um conjunto de características semelhantes. São geralmente resultados de processo de seleção genética por intervenção humana. Em peixes, o termo raça não é comumente aplicado, sendo usado, neste caso, variedades genéticas.





**Figura 4.** Diversos padrões de coloração da carpa *koi*: (1) *Platinum*, (2) *Tantyo*, (3) *Kohaku*, (4) *Sanke*, (5) *Koromo*, (6) *Hikarimoyomono*, (7) *Asagui/Shusui*, (8) *Kinguinrin*, (9) *Yamabuki Hariwake*, (10) *Ogon*, (11) *Kawarimono*, (12) *Karasugoi*, (13) *Hi-Utsuri*, (14) *Showa*, (15) *Shiro-Utsuri* e (16) *Bekko*. (Fonte: Ecosys - <http://ecosys.com.br>).

**Micro RNAs** - são moléculas pequenas (22 nucleotídeos) de RNA não codificante encontrados em plantas, animais e alguns microrganismos que têm a função de controle pós-transcricional de expressão gênica.

Todas as variedades genéticas produzidas tiveram como base os estudos de herança mendeliana por cruzamentos entre diferentes reprodutores. Características genéticas tais como: conformação do corpo, beleza ao nadar e principalmente distribuição, durabilidade e qualidade do padrão de coloração são utilizadas no processo de seleção. Os primeiros trabalhos sobre padrões de herança da coloração em *koi* foram realizados no Instituto de Pesquisa em Aquicultura de Peixes de Água Doce na localizado na Rússia, nos anos de 1960 pelo Dr. V. Kasanov. Os trabalhos do Dr. Kasanov e os posteriores mostraram que a expressão da coloração em

*koi* é controlada por 2 a 3 genes em duplicata com ação similar. A presença de um alelo dominante em qualquer um dos genes resulta no aparecimento do chamado tipo selvagem. A obtenção da geração F<sub>2</sub>, a partir do tipo selvagem F<sub>1</sub>, resulta em uma proporção 15 (selvagens):1 (*koi*), proporção essa que representa um típico caso de ação de genes duplicados. Os avanços da genômica estão possibilitando entender melhor a caixa preta da interação gênica na expressão de genes ligados ao padrão de coloração, bem como a importância de **micro RNAs** na formação dos cromatóforos e pigmentos responsáveis pelos belos padrões de cores na carpa *koi*.



## A coloração em peixes para alimentação humana

O homem, desde o início da agricultura, vem selecionando características favoráveis em plantas e animais para alimentação. Ganho de peso, conversão alimentar, resistência a doenças, qualidade nutricional são algumas dessas. Contudo, a forma e a aparência dos alimentos também têm sido alvos de programas de seleção genética devido ao seu valor agregado na escolha dos alimentos por parte dos consumidores. Atualmente, encontramos em qualquer mercado de alimentos: o tomate cereja, a banana sem sementes, legumes com colorações mais atrativas, o filé do salmão com cores mais ou menos acentuadas, entre outras. Na piscicultura, a aplicação das metodologias de melhoramento genético também busca incluir fenótipos considerados de mais apelo ao mercado para valorizar o produto final. Um exemplo disso foi a descoberta de um mutante de tilápia sem a coloração escura típica da espécie (Figura 5a). Em 1968, mutantes de tilápia sem melanóforos foram descobertos por piscicultores em Taiwan (antiga Ilha de Formosa), que as levaram para o Instituto de Investigações Pesqueiras de Taiwan. Estes mutantes foram chamados de tilápias vermelhas. Não que os animais tivessem uma coloração típica vermelha produzida por uma quantidade grande de eritróforos, mas sim pela ausência de melanóforos que os faziam apresentar uma coloração em tonalidades de rosa. Esse mutante foi posteriormente verificado ser um híbrido do cruzamento da espécie *Oreochromis mossambicus* com *O. niloticus*. A presença desta mutação, em tilápias em ambiente natural seria rapidamente eliminada por sua coloração aparente, no entanto, na piscicultura a coloração dessas tilápias foi alvo de programas de seleção genética para formar uma variedade genética de tilápia de coloração atrativa para o consumidor. A semelhança com espécies marinha fez com que a tilápia vermelha fosse comercializada com

nomes fantasias, tais como: *goldenperch* ou *redsnapper*. No Brasil, a tilápia vermelha foi disseminada nos anos 1990 e ficou conhecida como *Saint Peter* em razão de uma variedade híbrida israelense trazida por algumas empresas para ser criada por aqui (Figura 5b). Vários foram os trabalhos com tilápias vermelhas de diferentes espécies que mostraram basicamente que a ausência de melanóforos era controlada por uma herança mendeliana monogênica algumas vezes sendo o fenótipo vermelho recessivo e, outras vezes, dominante.

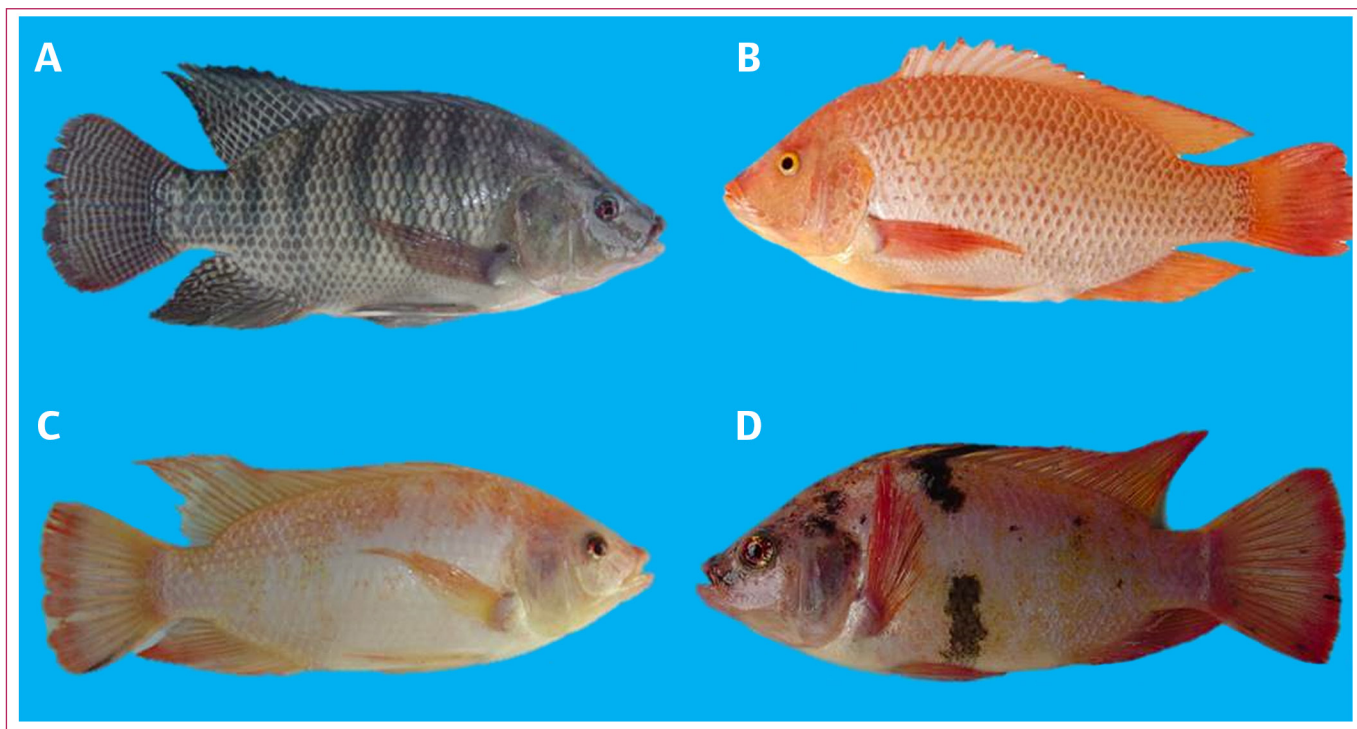
No início dos anos 2000, uma variedade de tilápia vermelha da espécie *Oreochromis niloticus* desenvolvida no Instituto de Aquicultura da Universidade de Stirling na Escócia foi trazida para o Brasil (Figura 5cd). Esta variedade tem sido alvo de diversos estudos na área de melhoramento genético pelo grupo de pesquisa do Laboratório de Genética de Organismos Aquáticos e Aquicultura (LAGOAA) da Universidade de Mogi das Cruzes (UMC). (verificar referências em *Para saber mais*). Essa variedade vermelha não é originada de um processo de hibridação interespecífica, mas sim um mutante da espécie *O. niloticus*, conhecida como tilápia nilótica. Ao longo dos anos com trabalhos sucessivos, a herança de dominância desta característica corroborou os trabalhos do grupo do Prof. Brendan Mac Andrew da Universidade de Stirling. Os diversos cruzamentos realizados com outras variedades de tilápia nilótica selvagem demonstraram que o padrão de coloração escuro da tilápia e as listras verticais são controlados por mecanismos genéticos independentes (Figura 5a). O conhecimento desses mecanismos genéticos possibilitou a **introgressão** dessa característica em programas de melhoramento genético para combinar a coloração atrativa vermelha com o ganho de peso de outras variedades como a GIFT.

O conhecimento dos mecanismos genéticos que controlam a coloração em peixes foi e tem sido um grande desafio. Dos experimentos mendelianos de cruzamentos com a contagem das proporções fenotípicas aos trabalhos de sequenciamento de genomas, observa-se uma extensa avenida de opor-

**Introgressão (hibridização introgressiva)** - é um termo usado na genética para descrever o cruzamento entre raças ou espécies, no qual um conjunto de fenótipos (genes) é passado de uma espécie ou raça para outra por meio de retrocruzamentos entre o híbrido e sua geração progenitora.

tunidades para novas descobertas. Vislumbra-se, com isso, um convite para os futuros e curiosos cientistas para desvendar os

segredos que controlam o desenvolvimento da multiplicidade de cores e matizes encontradas nos peixes.



**Figura 5.**

Variedades de tilápia nilótica (*Oreochromis niloticus*). (a) tilápia variedade GIFT (coloração selvagem), note a coloração escura de fundo conferida pelos melanóforos e as listras verticais ao longo do corpo, (b) tilápia vermelha variedade israelense ND-56 (proveniente de hibridizações interespecíficas), (c) tilápia vermelha nilótica sem mancha variedade Red-Stirling e (d) tilápia vermelha resultado do cruzamento com uma variedade selvagem (note o padrão de manchas escuras no corpo). (Fotos: Alexandre W. S. Hilsdorf).

## Para saber mais

- ALPHEN, J.V. Evolution of colour patterns in East African cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology*, v.12, p. 514-534, 1999.
- LAGO, A. A.; REZENDE, T. T.; DIAS, M. A. D.; DE FREITAS, R. T. F.; HILSDORE, A. W. S. The development of genetically improved red tilapia lines through the backcross breeding of two *Oreochromis niloticus* strains. *Aquaculture*, v. 472, p. 17-22, 2017.
- BURTON, D. The Skin: Coloration and Chromatophores in Fishes. In: FARREL, A. P. (Org.), *Encyclopedia of Fish Physiology*. Elsevier Inc., 2011. p.489-496.
- DE KOCK, S.; GOMELSKY, B. Japanese ornamental koi carp: origin, variation and genetics. In: PIETSCH C.; HIRSCH, P.E. (Org.). *Biology and ecology of carp*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 2015. p.27-53.
- HILSDORE, A. W. S. Genética e cultivo de tilápias vermelhas: uma revisão. *Boletim do Instituto de Pesca*, v.22, p. 73-84, 1995.
- KOCHER, T.D. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics*, v.5, p. 288-298, 2004.

