

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP
CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**Avaliação de oponentes em confrontos de
tilápia-do-Nilo: interação entre sinais químicos
e visuais.**

Cândido Ferreira Pinho Neto

Orientadora: Dra. Percília Cardoso Giaquinto

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-graduação em Aquicultura do
Centro de Aquicultura da UNESP -
CAUNESP, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre.

Jaboticabal, São Paulo

2014

Sumário

Agradecimentos	2
Resumo	3
Abstract	4
1. Introdução	5
2. Materiais e Métodos	8
2.1. Animais e condição de estoque	8
2.2. Delineamento experimental	8
2.2.1. Sinais visuais e químicos	8
2.2.2. Procedimentos específicos	9
2.2.3. Análise comportamental	10
2.3 - Análises estatísticas	10
3. Resultados	11
4. Discussão	14
5. Referências bibliográficas	20

Agradecimentos

Agradeço aos meus pais, Edison e Irani, pelo apoio e todo esforço na minha formação pessoal e profissional, ensinando os melhores valores e motivando sempre que me faltavam forças. Sempre buscando a formação de um caráter idôneo para a vida social. Aos meus irmãos, Edison Jr. e Vinícius, que sempre estiveram do meu lado, prestativos, divertidos, companheiros!

À professora e mentora Percília por aceitar um risco ao decidir que eu poderia ser orientado dela. E ao aceitar tal aposta, trabalhou da melhor maneira possível para transmitir os ensinamentos necessários para a formação do meu caráter científico. Não poderia deixar de fora o professor Rodrigo Barreto que foi o responsável pela minha iniciação no estudo do comportamento animal e fator determinante para minha continuidade na área e ingresso no mestrado.

Agradeço aos meus grandes companheiros de laboratório, Fábio Sanches e Caio Miyai, por todo apoio braçal e intelectual na elaboração e confecção dos experimentos, discussão dos dados e pelos diversos conhecimentos que eles me mostraram por serem os pesquisadores e amigos fantásticos que são. Também aos momentos de descontração, risadas, discussões acaloradas e muito papo fútil e construtivo oferecido pelas parceiras de laboratório Graziela, Mônica, Patrícia e Carol.

Esses dois anos de mestrado em Botucatu também não seriam o mesmo sem o apoio de alguns poucos e importantes amigos, sendo eles: Paulo Eduardo Budri, Jorge Portinho, Adriana Del Ben, Thaís Alves, Ana Caroline Colombo, Yuri Messas, Rebeca Olivetto, Guilherme Gama e Helder Alencar. Um ambiente pessoal harmonioso ajuda muito na estabilidade pessoal dentro do ambiente de trabalho científico, por isso, tais amigos foram indispensáveis!

E por último, agradeço à instituição de incentivo à pesquisa Capes, pelo apoio financeiro em caráter de doação que tornou toda a realização do trabalho possível e minha estadia em Botucatu sem problemas de ordem monetária.

Resumo

Durante o estabelecimento de confrontos entre indivíduos da mesma espécie, os fatores usualmente descritos como mediadores para o acesso a informações do oponente são sinais visuais, tais como tamanho, padrões de coloração e comportamentos ritualizados. Apesar da importância dos sinais visuais para comunicação em peixes, outros sinais são importantes neste complexo sistema. Considerando o meio aquático e a dispersão facilitada de substâncias químicas liberadas pelos indivíduos, espera-se que a sinalização química participe na avaliação de oponentes e na tomada de decisões antes e/ou durante um confronto. Assim, este estudo testou os efeitos de sinais químicos e sua integração com sinais visuais (tamanho do oponente) no comportamento agressivo em confrontos entre indivíduos da espécie *Oreochromis niloticus* (Tilápia-do-Nilo). Para testar esta hipótese, duplas eram pareadas em uma condição em que os indivíduos podiam se ver, mas não havia contato mecânico ou químico entre eles. Durante os confrontos, o peixe focal da dupla era estimulado com sinais visuais e químicos de co-específicos, compondo as seguintes condições: estímulos químicos 1) água condicionada por um co-específico menor, 2) do mesmo tamanho 3) maior ou 4) água; e estímulos visuais 1) oponente do menor, 2) do mesmo tamanho ou 3) maior. Nos grupos que visualizaram um adversário menor, os diferentes tratamentos químicos não alteraram o comportamento agressivo do peixe focal. Ao visualizar um adversário do mesmo tamanho, os indivíduos que recebiam sinais químicos de co-específicos do mesmo tamanho e maiores apresentaram uma redução na expressão de ataques quando comparado ao grupo controle. Já ao visualizar um adversário maior, o tempo de exibição reduziu independentemente do estímulo químico e o número de ataques aumentou no grupo que recebia sinais químicos de co-específicos maiores quando comparados ao controle e menor. Nossos resultados mostram que a tilápia-do-Nilo é capaz de usar sinais químicos para avaliar aspectos dos oponentes de forma a complementar a das informações visuais preponderantes no processo de avaliação.

Palavras-chave: avaliação mútua, habilidade de luta, interações agonísticas.

Abstract

During the establishment of contests between individuals of the same species, the factors usually described as mediators for access to information of the opponent are visual signals, such as size, coloration patterns and ritualized behaviors. Despite the importance of visual signals for communication in fish, other signals are important in this complex system. Considering the aquatic environment and the facilitated dispersion of chemicals released by individuals, it is presumed that chemical signaling may be involved in the assessment of opponents and the decision making before and / or during a contest. Thus, this study tested the effects of chemical signals and their integration with visual signals (size of the opponent) in aggressive behavior in contests between individuals of the species *Oreochromis niloticus* (Nile Tilapia). To test this hypothesis, pairs were matched in a condition in which individuals could see each other, but there was no mechanical or chemical contact between them. For the contest, the focal fish of the pair was stimulated with chemical and visual signals from conspecifics, comprising the following conditions: chemical stimuli 1) conditioned water by a smaller conspecific, 2) same-sized 3) larger or 4) water; and visual stimuli 1) smaller opponent, 2) same-sized, or 3) larger. In the groups that viewed a smaller opponent, the different treatments did not change the aggressive behavior of focal fish. When viewing an opponent of the same size, individuals receiving chemical signals from size-matched and larger conspecifics showed a reduction in the expression of attacks when compared to the control group. And, viewing a larger opponent, the display time reduced regardless of the chemical stimulus and the number of attacks increased in the group receiving chemical signals from larger conspecifics when compared to control and smaller. The results show that the Nile Tilapia is able to use chemical signals to evaluate aspects of the opponents in order to complement the prevailing visual information in the assessment process.

Key-words: agonistic interactions, fighting ability, mutual assessment.

1. Introdução

Confrontos ocorrem entre indivíduos da mesma espécie devido à competição por oportunidades que garantam o sucesso reprodutivo, além da disputa por recursos limitados como alimentos, território e abrigo (Parker 1974; Enquist & Leimar 1987; Huntingford & Turner 1987; Archer 1988; Arnott & Elwood 2008; Briffa & Sneddon 2010). O comportamento agonístico expresso pelos indivíduos na disputa varia em intensidade, desde exibições sem contato físico a interações físicas agressivas com alto risco para a ocorrência de injúrias ou até mesmo a morte de um dos indivíduos (Riechert 1998; Arnott & Elwood 2009a). Tal variação na expressão de interações agonística proporciona o interesse na pesquisa dos fatores e regras comuns que podem ditar e decidir as chances de sucesso na resolução dos confrontos entre co-específicos (Arnott & Elwood 2009a). A resolução de tais confrontos será diretamente influenciada por meio de assimetrias na energia ou capacidade do indivíduo manter o recurso em disputa, *Habilidade de luta* ou *Resource Holding Potential (RHP)* (Huntingford & Turner 1987; Andersson 1994; Briffa & Sneddon 2007), e do valor do recurso (Cross et al. 2006). Outros fatores como conhecimento prévio (Hsu et al. 2006), lesões (Taylor & Jackson 2003), fome (Giaquinto & Volpato 2001; Stocker & Huber 2001) e gastos/limites metabólicos (Briffa & Sneddon 2007) também irão influenciar o resultado. Assim, diante de inúmeros fatores que podem levar ao sucesso ou à derrota no confronto, é esperado que ocorra o favorecimento de indivíduos com a capacidade de avaliar com precisão a relação custo-benefício (Parker 1974; Maynard Smith & Parker 1976; Parker & Rubenstein 1981) e a sua própria habilidade e a do oponente para combate (Briffa & Elwood 2009).

O processo de tomada de decisões em um confronto pode ser cognitivamente simples, como no modelo do Falcão/Pombo, no qual os indivíduos não apresentam assimetrias, variando apenas a estratégia de luta com as possibilidades de escolha sendo limitadas pelo custo de injúrias infligidas e recebidas, o valor do recurso e as vantagens de exibição sem contato físico (Maynard Smith 1982), resultando em uma distribuição consistente de escolhas que está relacionada à seleção natural, sem a necessidade da avaliação entre oponentes. Porém, outros modelos que consideram a capacidade dos indivíduos de avaliar qualidades e habilidades, mostram que o

mais eficiente processo de decisão em persistir em um confronto e qual o nível de intensidade das interações agressivas é determinado pela aptidão do indivíduo em decidir de acordo com sua própria capacidade e habilidade para luta (Parker 1974; Maynard Smith 1982). O processo de tomada de decisões do indivíduo pode ser baseado apenas no seu conhecimento sobre suas próprias habilidades para luta, conhecido como “Auto Avaliação” (Taylor & Elwood 2003), no qual a duração da luta se dará quando um dos oponentes alcança o limite de seu RHP, esgotando-o e desistindo do confronto. Outra forma possível é a análise dos atributos e recursos morfológicos e energéticos do oponente e compará-los ao seu próprio, conhecido como “Avaliação Mútua” (Taylor & Elwood 2003), tornando a tomada de decisões mais complexa. Inúmeros estudos sobre a capacidade de avaliação entre oponentes em disputas agressivas foram realizadas (Briffa & Elwood 2002; Jennings et al. 2004; Kelly 2006) e nem sempre é evidente a qual processo o padrão de decisões comportamentais faz parte devido ao uso da correlação entre RHP do perdedor ou vencedor com a duração da luta (Taylor & Elwood 2003) sem ser complementado por outras informações do confronto como persistência, intensidade e padrões agonísticos para diferenciar as regras de avaliação em um confronto (Briffa & Elwood 2009).

Quanto aos fatores e atributos que influenciam no processo de avaliação, o sinal mais evidente é o aspecto visual, no qual atributos como tamanho do corpo (Wells 1988; Adams & Caldwell 1990; Lindstrom 1992; Stamps & Krishnan 1994; Draud & Lynch 2002), estruturas do corpo (quelas - Sneddon et al. 1997; mandíbulas - Kelly 2006; quelíceras - Barki et al. 1997; chifres - Pomfret & Knell 2005) e padrões comportamentais ritualizados (movimentos específicos) (Smallegange et al. 2007; Briffa 2008; Elias et al. 2008; Hsu et al. 2008) são utilizados para a inferência de qualidades entre adversários. O uso de sinais químicos para a avaliação da qualidade de potenciais oponentes e competidores também apresenta função importante, como demonstrado em estudos com mamíferos (Arakawa et al. 2008; Tinnesand 2013), aves (Amo et al. 2012) e répteis (López & Martín 2002; Mason & Parker 2010). Porém, estudos sobre o uso de sinais químicos no processo de avaliação da habilidade de luta em peixes são escassos.

Sabe-se que a sinalização química apresenta importante papel na comunicação intra e interespecífica, desempenhando diversas funções como

atração de parceiros sexuais, demarcação de territórios, reconhecimento de indivíduos com grau de parentesco, afugentar potenciais predadores, além de servir como indicador da qualidade ou habilidade de luta de co-específicos (Wyatt 2003; Müller-Schwarze 2006). Em sistemas aquáticos, a dispersão facilitada de substâncias químicas liberadas pelos indivíduos permite que tais substâncias atuem como mediadores na comunicação de diferentes informações como a escolha de alimentos, habitats e parceiros sexuais (Hay & Fenical 1988, 1996; Pawlik 1992; Breithaupt & Thiel 2008), além da estabilização de hierarquias de dominância (Breithaupt & Thiel 2008) e estratégias de forrageamento (Peacor & Werner 2001) em invertebrados e vertebrados. Tratando-se especificamente da sinalização química em peixes, exemplos são encontrados para as seguintes funções: alerta (Jordão 2000; Giaquinto & Hoffmann 2009), informação do tamanho (Giaquinto & Volpato 2005), risco de predação (Mirza & Chivers 2001), seleção de parceiros sexuais (Giaquinto et al. 2010), discriminação de indivíduos parentais e não parentais (Brown & Brown 1996), percepção do estado reprodutivo (Miranda et al. 2005) e posição social na hierarquia (Almeida et al. 2005). Assim, não há indícios de estudos sobre o uso da sinalização química para meios estratégicos de disputa relacionados à avaliação entre oponentes.

Ao analisar as espécies de peixes utilizadas como modelos experimentais, a tilápia-do-nylo apresenta-se com um forte potencial para o estudo da comunicação química no processo de avaliação entre oponentes. Tal espécie apresenta uma hierarquia de dominância estabelecida por disputas agressivas e conquista de territórios (Baerends & Baerends van Roon 1950) e um estudo recente observou que a tilápia utiliza a sinalização química de forma complementar aos indicadores visuais (Falter 1987) (corpo escuro para subordinados e corpo mais claro para dominantes) para o estabelecimento da posição social na hierarquia (Giaquinto & Volpato 1997).

Portanto, o presente estudo investigou a influência da sinalização química e sua potencial interação com sinais visuais na mediação do processo de avaliação entre oponentes durante um confronto. Ao trabalhar com diferentes informações (químicas e visuais), buscamos saber como o indivíduo focal interpretaria as potenciais assimetrias e como tal conhecimento afetaria a tomada de decisões em relação ao comportamento a ser usado em um confronto.

2. Materiais e métodos

2.1 - Animais e condição de estoque

Juvenis de tilápia-do-Nilo foram obtidas de piscicultura e depois mantidas em três tanques plásticos para um período de aclimação por no mínimo 30 dias. Os tanques tinham capacidade para o volume de 350 litros, preenchidos com água descloificada, mantida em temperaturas próximas a 25 °C e pH próximo de 7. Cada tanque era equipado com filtros físicos e biológicos, aeração contínua e renovação constante da água, proporcionando as condições de qualidade da água [níveis de amônia (<0.5 ppm) e nitrito (<0.05 ppm)] ideais para a espécie. Os peixes eram expostos a um fotoperíodo de 12h de luz e 12 de escuro e alimentados *ad libitum* uma vez ao dia com ração comercial (32% de proteína).

2.2 - Delineamento experimental

A estratégia do nosso estudo foi submeter um indivíduo focal (Peixe Focal - PF - $8,07 \pm 0,6$ cm) à presença de diferentes sinais químicos (água condicionada por um co-específico) e visuais (tamanho do oponente) combinados e avaliar a expressão do comportamento agonístico resultante.

2.2.1 - Sinais visuais e químicos

Com relação às diferentes informações trabalhadas, disponibilizamos três sinais visuais e quatro sinais químicos, sendo eles:

- Sinal Visual:
 - Co-específico menor (70% do PF - $5,69 \pm 0,41$ cm);
 - Co-específico do mesmo tamanho (100% do PF - $8,22 \pm 0,69$ cm);
 - Co-específico maior (130% do PF - $10,11 \pm 0,37$ cm).

- Sinal Químico
 - Água (Ausência de co-específico - Controle);
 - Água condicionada por co-específico menor (70% do PF - $5,64 \pm 0,28$ cm);
 - Água condicionada por co-específico do mesmo tamanho (100% do PF - $7,98 \pm 0,6$ cm);
 - Água condicionada por co-específico maior (130% do PF - $10,32 \pm 0,76$ cm).

Ao realizarmos todas as combinações possíveis, obtivemos doze grupos experimentais (n=10).

2.2.2 - Procedimentos específicos

Peixes foram selecionados para a realização de confrontos sem a seleção de gênero devido à semelhança na expressão do comportamento agressivo em ambos os sexos (Pinho-Neto et al. 2014) e de acordo com os tamanhos necessários para a combinação de cada um dos doze grupos experimentais. Durante o processo de seleção, os trios (Peixe focal, sinal visual e sinal químico) eram formados por peixes oriundos de tanques diferentes, para evitar o efeito da familiaridade (Giaquinto & Volpato 1997). Depois de selecionados, eram medidos, pesados e colocados em aquários para um período de isolamento (um por aquário) de 60h para aclimação às novas condições. O isolamento serviu também para reduzir alguns padrões comportamentais relacionados a experiências prévias de vitória ou derrota (Franck & Ribowski 1987).

O peixe focal e o peixe doador do sinal visual eram colocados em isolamento em aquários com o volume de 5 litros (24 x 14 x 16 cm) justapostos pelo menor lado dos aquários, porém separados por uma fina barreira opaca. A função da barreira era evitar o contato visual antes da realização do confronto. O peixe responsável pela doação do sinal químico era colocado em isolamento em um aquário com o volume de 25 litros (40 x 23 x 25 cm) situado em uma posição 40 cm acima do nível basal dos aquários do peixe focal e sinal visual. Todos os aquários eram equipados com mangueira de silicone e pedra porosa para aeração constante.

Após as 60h, o confronto era realizado. Simultaneamente, a barreira opaca era retirada para permitir a visualização do oponente por parte do peixe focal e a água condicionada por co-específicos (ou apenas água - controle) no aquário do sinal químico era transferida pela gravidade para o aquário do peixe focal através de uma mangueira de silicone (4,92 ml/s). A dispersão do sinal químico no aquário do peixe focal era rápida, 7,4 mm/s. O confronto era filmado por 40 min.

2.2.3 - Análise comportamental

As interações agonísticas foram registradas com base no etograma para tilápia-do-Nilo elaborado por Alvarenga & Volpato (1995), porém com modificações devido à ausência de contato físico entre os indivíduos do confronto. Assim, os comportamentos quantificados foram: ataques (Mordidas no vidro, direcionadas ao adversário.), exibição (Nadadeira dorsal completamente ereta.) e ondulações (Movimento no sentido anteroposterior em forma de S.). A latência (Tempo transcorrido da remoção da barreira opaca até a ocorrência do primeiro ataque) também foi observada.

2.3 - Análises estatísticas

Os dados foram transformados em raiz ($X+0,5$) antes das análises. Depois, os dados foram avaliados quanto à homocedasticidade usando o teste de Levene, no qual os dados referentes as “Ondulação” e “Exibição” eram homocedáticos, porém “Latência” e “Ataques” eram heterocedásticos. Nós aplicamos uma análise de variância (ANAVA) de dois fatores, na qual tivemos o estímulo visual [tamanho do oponente - Peixe maior (130% PP), menor (70% PP) e mesmo tamanho (100% PP)] e o estímulo químico [água condicionada oriunda de peixe maior (130% PP), menor (70% PP) e mesmo tamanho (100% PP) ou sem condicionamento pela presença de um peixe (controle)], complementado pelo teste de Fisher LSD. A análise foi aplicada para os dados homocedáticos e heterocedáticos devido à ausência de testes não-paramétricos robustos o suficiente para a análise de interferência entre duas variáveis independentes (veja Underwood, 1997). Diferenças significativas foram consideradas quando $p < 0,05$.

3. Resultados

A interação entre estímulo visual (tamanho do oponente) e estímulo químico apresentou diferença significativa apenas para o número total de “Ataques” ($F=2,67$, $p=0,019$; Fig. 1). Ao enfrentar um adversário de menor tamanho ($70\%*PF$), o estímulo químico não produziu efeitos. Contra adversários do mesmo tamanho ($100\%*PF$), os estímulos químicos de co-específicos do mesmo tamanho ($100\%*PF$) e maiores ($130\%*PF$) fizeram o número de ataques diminuir quando comparados ao grupo que recebia apenas água (controle). Já contra oponentes maiores, o estímulo químico de um co-específico maior ($130\%*PF$) fez o número de ataques aumentarem quando comparado com os grupos que recebiam o estímulo químico de um peixe menor ($70\%*PF$) e apenas água (controle). Não houve efeito da interação estímulo químico com o visual para os dados de “Latência” ($F=1,28$, $p=0,27$; Fig. 2), “Ondulação” ($F=0,97$, $p=0,44$; Fig. 4) e “Exibição” ($F=0,41$, $p=0,87$; Fig. 3). O tamanho do oponente (sinal visual) apresentou influência estatisticamente significativa para a “Latência” ($F=3,28$, $p=0,041$; Fig. 2), “Ataques” ($F=9,41$, $p=0,0001$; Fig. 1) e “Exibição” ($F=12,35$, $p=0,00001$; Fig. 3). Não apresentou efeito apenas para a “Ondulação” ($F=1,41$, $p=0,25$; Fig. 4). Ao analisar apenas o efeito do sinal químico, não houve efeito significativo para os dados de “Latência” ($F=0,87$, $p=0,46$; Fig. 2), “Ataques” ($F=0,74$, $p=0,52$; Fig. 1), “Ondulação” ($F=1,03$, $p=0,38$; Fig. 4) e “Exibição” ($F=2,23$, $p=0,08$; Fig. 3).

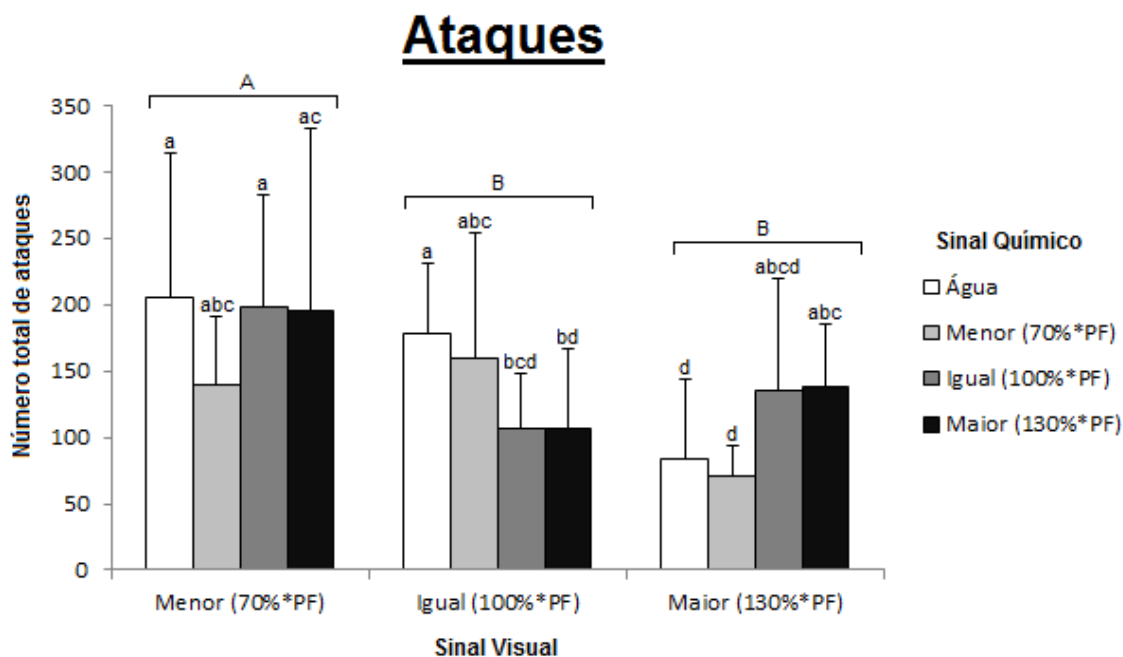


Fig.1 - Número total de ataques (média $\pm$ desvio padrão). Efeito da interação entre sinal visual e químico: diferentes letras minúsculas (a, b, c, d) indicam diferença significativa ($p=0,019$; $n=10$; ANOVA de dois fatores complementada pelo teste LSD). Efeito do sinal visual, independente do sinal químico: diferentes letras maiúsculas (A, B) indicam diferença significativa ($p=0,0001$; $n=40$; ANOVA de dois fatores complementada pelo teste LSD).

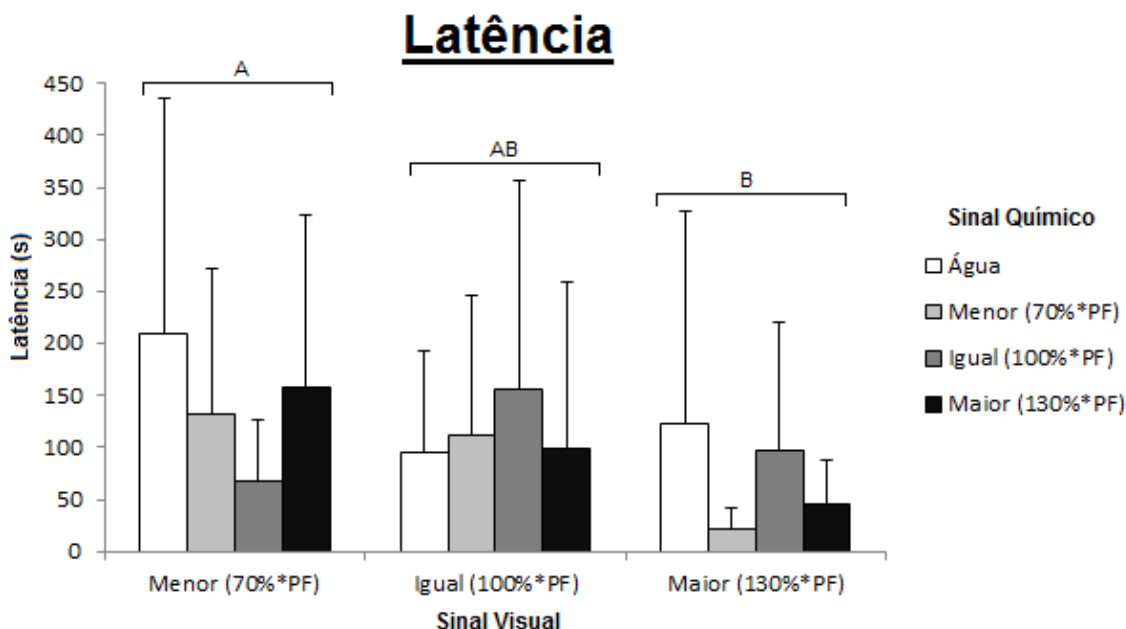


Fig.2 - Latência (s; média $\pm$ desvio padrão). Efeito do sinal visual, independente do sinal químico: diferentes letras maiúsculas (A, B) indicam diferença significativa ($p=0,041$; $n=40$; ANOVA de dois fatores complementada pelo teste LSD).

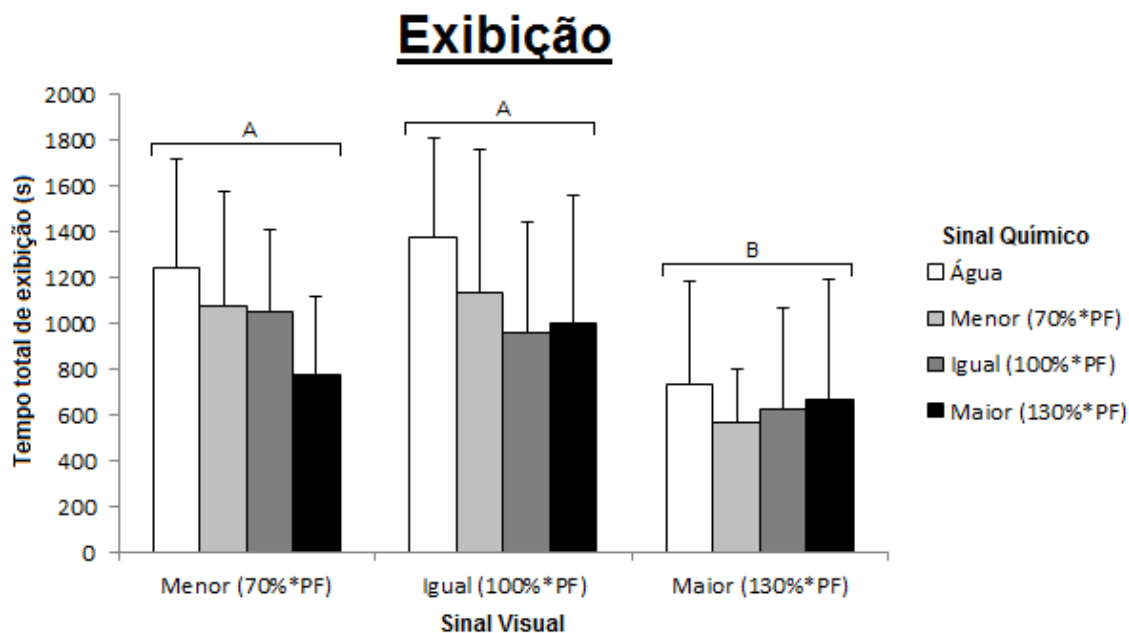


Fig.3 - Tempo total de exibição (s; média $\pm$ desvio padrão). Efeito do sinal visual, independente do sinal químico: diferentes letras maiúsculas (A, B) indicam diferença significativa ($p=0,00001$; $n=40$; ANAVA de dois fatores complementada pelo teste LSD).

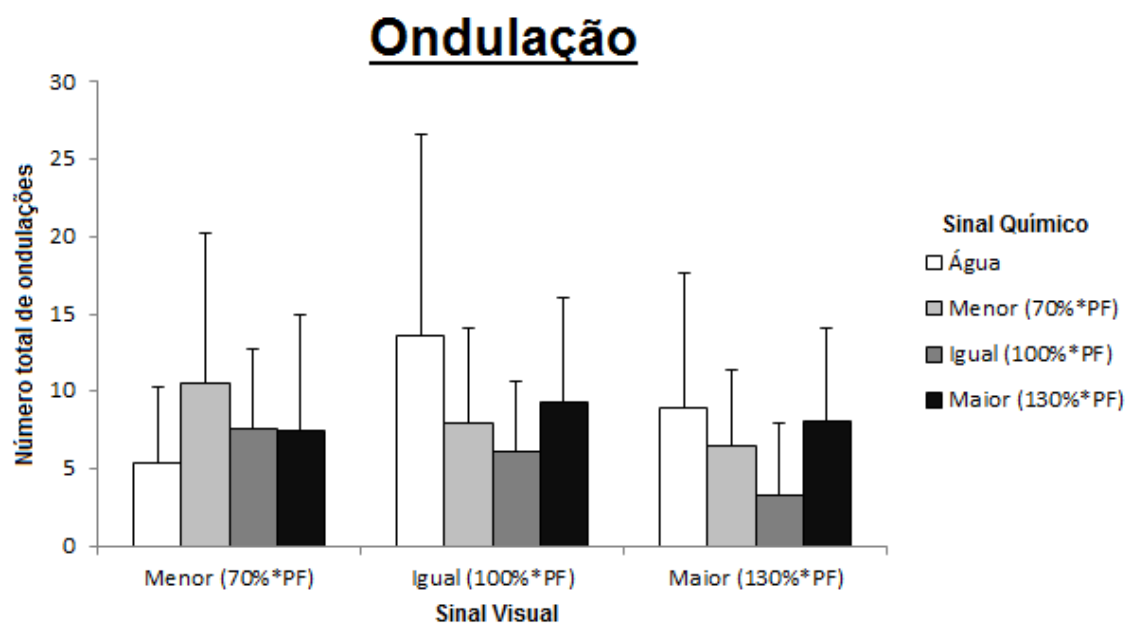


Fig.4 - Número total de ondulações (média $\pm$ desvio padrão). Não houve efeito significativo dos sinais visual e químico.

4. Discussão

Nossos resultados sugerem que a tilápia-do-Nilo potencialmente utiliza informações visuais e químicas de seu adversário para mediar as estratégias de avaliação do adversário e modular a intensidade das interações agressivas expressas. Observamos que a principal fonte de informações é a visual, com o tamanho do oponente afetando de forma significativa o número total de ataques e o tempo total de exibição do indivíduo focal. Assim, as informações químicas do adversário possuem uma função complementar à informação visual, o que resulta na expressão de diferentes perfis do comportamento agressivo de acordo com o tamanho do oponente visualizado.

A tilápia-do-Nilo é uma espécie diurna, na qual a visão desempenha função essencial para a aquisição de informações do meio, seja de co-específicos, predadores ou disposição espacial de recursos (território, alimento). Tal importância é demonstrada no estabelecimento da hierarquia, na qual a tilápia-do-Nilo utiliza de pistas visuais (coloração) para sinalizar hierarquia de dominância em confrontos agonísticos, sendo a coloração clara para sinalizar dominância e a coloração escura para submissão (Falter 1983). A resolução de tais encontros agressivos é comumente influenciada pelo tamanho dos indivíduos, com os indivíduos de maior tamanho geralmente tornando-se dominantes (Beaugrand & Zayan 1985; Turner & Huntingford 1986; Chellappa et al. 1999; Arnott & Elwood 2009a). Dessa forma, é compreensível o resultado de que a informação visual sobre o tamanho do oponente seja preponderante em relação às diferentes pistas químicas doadas ao indivíduo focal.

Nós observamos que, independentemente da intensidade do estímulo químico recebido, o sinal visual de um oponente maior fez com que o tempo total de exibição (nadadeira dorsal totalmente ereta) fosse significativamente menor quando comparado aos grupos que estavam enfrentando sinais visuais de adversários menores e do mesmo tamanho. Sabe-se que em diversas espécies de animais (invertebrados e vertebrados), a exibição permite que os oponentes se avaliem de uma forma direta (Enquist et al. 1990; Panhuis & Wilkinson 1999; Elias et al. 2008; Egge et al. 2011), permitindo a interpretação de sinais relacionados ao tamanho (Reby & McComb 2003; Logue et al. 2011). O sinal de um adversário maior

representa hipoteticamente a situação com menor probabilidade de vitória (Wells 1988; Adams & Caldwell 1990; Lindstrom 1992; Stamps & Krishnan 1994; Draud & Lynch 2002). Nessa situação, o indivíduo focal, sendo menor e com menores chances de vitória, pode obter vantagens ao não sinalizar por meio da “Exibição” ou reduzindo a intensidade de sinalização e, ao não haver uma informação direta sobre o seu tamanho, é possível que o adversário não seja capaz de avaliar de forma eficiente a sua habilidade de luta. Desta forma, reduz-se a qualidade da informação trocada entre oponentes, evitando a ocorrência de interações agonísticas custosas ou desnecessárias. Caso similar acontece em confrontos entre indivíduos da espécie *Nannacara anomala*, nos quais os oponentes de menor tamanho da dupla no confronto realizavam um número menor de padrões comportamentais ritualizados que poderiam fornecer informações precisas sobre sua habilidade de luta do que oponentes de tamanho maior (Enquist et al. 1990).

Para o número total de “ataques”, a integração de diferentes estímulos visuais (tamanho do adversário - menor, igual ou maior) com diferentes intensidades de estímulo químico (água condicionada por co-específico menor, igual, maior ou água-controle) proporcionou a manifestação de diferentes padrões do comportamento agressivo do indivíduo focal.

Quando o peixe focal estava visualizando um adversário menor (70%*PF) que ele, os diferentes estímulos químicos não apresentaram efeito, fazendo com que os quatro grupos apresentassem médias elevadas e semelhantes de ataques. Na natureza, os indivíduos mais “fortes”, representados pelo tamanho maior, ao avaliarem seu oponente como “fraco” (menor) podem obter vantagens ao deliberadamente mostrarem as informações de habilidade de luta para seu adversário, através do elevado índice de intensidade agressiva, pois são capazes de perceber que os custos do engajamento em uma interação agonística e potencial derrota do oponente menor são mínimos. Um estudo realizado com a espécie de ciclídeo *Amatitlania nigrofasciata* apresenta resultados semelhantes, no qual os indivíduos que avaliam seu adversário como “fraco” (menor) expressam uma intensidade agressiva maior do que os indivíduos que avaliam seu adversário como “forte” (maior) (Leiser et al. 2004). Dessa forma, se a exposição deliberada da potencial habilidade de luta de um oponente forte pode trazer vantagens, é plausível que a omissão de informações da habilidade de luta por parte de um indivíduo fraco

pode trazer benefícios para o mesmo. Tal suposição vai diretamente de encontro com os resultados obtidos de que indivíduos menores (fracos) passam um menor tempo realizando exhibições quando expostos a um adversário mais forte (maior). A adoção de uma postura cautelosa quanto à expressão do comportamento agonístico por parte do indivíduo menor pode trazer vantagens ao reduzir a capacidade de avaliação do indivíduo maior e possivelmente reduzir o número de interações e riscos de injúrias.

Quando o estímulo visual era de um co-específico do mesmo tamanho (100%*PF), os indivíduos que receberam sinais químicos de co-específicos do mesmo tamanho e maiores apresentaram um índice de ataques significativamente menor que o grupo controle. Resultados semelhantes, com a presença de pistas químicas reduzindo a agressividade e sua ausência aumentando a agressividade, foram obtidos em trabalhos com tilápia-do-Nilo (Giaquinto & Volpato 1997; Gonçalves-de-Freitas et al. 2008). Estes trabalhos discutem os sinais químicos como indicadores do status de dominância do indivíduo, contribuindo para a estabilização dos níveis hierárquicos de dominância. Porém, é plausível supor que também existam substâncias trocadas na comunicação química que forneçam informações sobre as condições da habilidade de luta do indivíduo. Isto porque se a sinalização tratasse apenas do status de dominância, seria esperado padrão semelhante (redução da agressividade) em confrontos entre indivíduos com assimetrias no tamanho, fato que não ocorreu. Em confrontos estabelecidos entre indivíduos do mesmo tamanho é esperado que eles apresentem longa duração e custos físico e fisiológicos maiores (Dixon & Cade 1986; Glass & Huntingford 1988; Jennions & Backwell 1996; Whitehouse 1997; Taylor et al. 2001) devido à similaridade ou proximidade entre a habilidade de luta dos oponentes. Nesse caso, com as condições parelhas e custosas, a informação química referente a indivíduos do mesmo tamanho e maiores pode funcionar como um sinal para o indivíduo adotar uma estratégia cautelosa ao perceber que possuem tamanhos semelhantes, mas seu adversário possui uma sinalização química forte, atributo que poderia aumentar as chances de injúrias e derrota por parte do indivíduo focal. Padrão semelhante é encontrado na espécie de peixe Pintado (*Pseudoplatystoma coruscans*), na qual o odor da água condicionada por um co-específico maior fez com que o comportamento exploratório do peixe focal reduzisse quando comparado a

indivíduos sob a presença do odor de água condicionada por um co-específico do mesmo tamanho (Giaquinto & Volpato 2005). Tal redução no comportamento exploratório é um mecanismo de defesa devido ao elevado risco potencial que um competidor maior poderia oferecer. Esta decisão considerando a precaução por conta dos riscos corrobora a causa para a expressão de padrão semelhante para o comportamento agonístico na tilápia.

Em confrontos nos quais o estímulo visual era fornecido por um co-específico maior (130%*PF), o grupo que recebeu sinais químicos de um peixe maior (130%*PF) apresentou um aumento no índice de ataques quando comparado aos grupos que receberam pistas químicas de um peixe menor (70%*PF) e apenas água (controle). Dentre todos os grupos, o confronto com um adversário maior combinado a um sinal químico forte ilustra a situação hipotética mais desvantajosa para o indivíduo focal, na qual a probabilidade de uma derrota seria a maior possível. Então, ao aumentar a intensidade de ataques em uma situação tão desvantajosa, uma possível explicação é a hipótese do “Desesperado” (Grafen 1987), na qual os indivíduos “fracos” ao perceberem que não tem nada a perder aumentam a intensidade agressiva e iniciam confrontos por recursos que provavelmente não obteriam. Tal hipótese é também corroborada pelos resultados de latência, os quais mostram que o grupo que enfrentou indivíduos maiores apresentou um tempo de latência menor que os grupos que enfrentaram adversários menores ou do mesmo tamanho. Sabe-se que quanto menor a latência, maior a motivação agressiva (Arnott & Elwood 2009ab; Elwood et al. 1998). Em relação aos nossos resultados, o grupo que enfrentou adversários maiores, independentemente do sinal químico recebido, possuía uma motivação agressiva maior em uma situação desfavorável, ‘sem nada a perder’, permitindo uma relação direta com a hipótese do “Desesperado”.

Pode-se perceber que o gradual aumento na “força” (aumento do tamanho do co-específico que condicionava a água) do sinal químico fez com que diferentes padrões ocorressem na expressão do comportamento agressivo de acordo com o estímulo visual do adversário. Tal variabilidade no processo de tomada de decisões e expressão do comportamento é escassa em estudos com o foco na sinalização química, mesmo para mamíferos. Em mamíferos, os sinais químicos podem conduzir informações sobre a idade (MacDonald et al. 2008; Kean et al. 2011; Caspers et al. 2011), condição corpórea (Buesching et al. 2002) e posição na hierarquia de

CAUNESP

dominância (Scordato and Drea 2007; Burgener et al. 2009), informações relacionadas com a determinação da habilidade de luta do indivíduo. Já em peixes, informações como o tamanho do indivíduo (Giaquinto & Volpato 2005) e a posição na hierarquia (Barata et al. 2007) também são fornecidas pela comunicação química, funcionando como potenciais indicadores da habilidade de luta. No processo de comunicação, a urina apresenta-se como o principal veículo da informação, exemplificado pelo ciclídeo africano (*Astatotilapia burtoni*) que é capaz de modular sua frequência urinária de acordo com o contexto social para alterar a intensidade do sinal químico que irá comunicar a posição hierárquica ou níveis de motivação e agressividade a outros indivíduos (Maruska & Fernald 2012). Assim, o elaborado sistema de sinalização química e de transmissão de informações em peixes também está presente na tilápia-do-Nilo. Como mostram nossos dados, o aumento progressivo da intensidade do estímulo químico faz a agressividade reduzir ao enfrentar adversários do mesmo tamanho, porém ao visualizar adversários maiores faz com que a agressividade aumente. Tal diferença só é possível devido à plasticidade comportamental resultante da avaliação de diferentes níveis de riscos.

Com base nestes resultados, é possível afirmar que a tilápia-do-Nilo é capaz de usar sinais químicos para a modulação do processo de avaliação de adversários, no qual tais sinais possuem um papel complementar à informação visual preponderante. Essa integração de diferentes informações visuais e químicas produz diferentes padrões comportamentais quanto à expressão de interações agonísticas. Tais diferenças de padrões mostram o quão refinado pode ser a avaliação de adversários na tilápia-do-Nilo e fornece indícios de que essa espécie é capaz de inferir os níveis de habilidade de luta, Resource Holding Potential (RHP, Parker 1974), comparar com sua própria habilidade de luta e tomar diferentes decisões de acordo com as assimetrias estimadas (Maynard Smith & Parker 1976; Parker & Rubenstein 1981; Hammerstein & Parker 1982), estratégia conhecida como “Avaliação Mútua” (Arnott & Elwood 2009a). A eficácia ao integrar e interpretar diferentes informações de vias sensoriais distintas sobre um adversário é pouco documentada e demonstra o quão complexo pode ser o processo de avaliação e tomada de decisões no Reino Animal, o que resultou em um trabalho único. Outros estudos deverão ser feitos para elucidar quais são as substâncias que compõem o sinal químico e são responsáveis pela informação do tamanho, estado fisiológico ou

ranking social do indivíduo e assim compreenderemos de forma plena como a informação química integraliza a informação visual.

5. Referências bibliográficas

- Adams, E. S. & Caldwell, R. L.** 1990. Deceptive communication in asymmetric fights of the stomatopod crustacean *Gonodactylus bredini*. *Animal Behaviour*, 39, 706-716.
- Almeida, O. G., Miranda, A., Frade, P., Barata, E. N., Hubbard, P. C. & Canário, A. V. M.** 2005. Urine as a social signal in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Chemical Senses*, 30, 209-310.
- Alvarenga, C. M. D. & Volpato, G. L.** 1995. Agonistic profile and metabolism in alevins of the Nile tilapia. *Physiology Behaviour*, 57, 75-80.
- Amo, L., López-Rull, I., Pagán, I. & Garcia, C. M.** 2012. Male quality and conspecific scent preferences in the house finch, *Carpodacus mexicanus*. *Animal Behaviour*, 84, 1483-1489.
- Andersson, M.** 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arakawa, H., Blanchard, D. C., Arakawa, K., Dunlap, C. & Blanchard, R. J.** 2008. Scent marking behavior as an odorant communication in mice. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 32, 1236-1248.
- Archer, J.** 1988. *The Behavioural Biology of Aggression*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, 76, 529-542.
- Arnott, G. & Elwood, R.W.** 2009a. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, 77, 991-1004.
- Arnott, G. & Elwood, R.W.** 2009b. Probing aggressive motivation in a cichlid fish. *Biology Letters*, 5, 762-764.
- Arnott, G. & Elwood, R.W.** 2010. Startle durations reveal visual assessment abilities during contests between convict cichlids. *Behavioural Processes*, 84, 750-756.

- Baerends, G. P. & Baerends van Roon, J. M.** 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behavior Supply*, 1, 1-243.
- Barata, E. N., Hubbard, P. C., Almeida, O. G., Miranda, A. and Canario, A. V.** 2007. Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *BMC Biology*, 5, 54..
- Barki, A., Harpaz, S. & Karplus, I.** 1997. Contradictory asymmetries in body and weapon size, and assessment in fighting male prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aggressive Behavior*, 23, 81-91.
- Beaugrand, J. P. & Zayan, R.** 1985. An experimental model of aggressive dominance
- Breithaupt, T. & Thiel, M.** 2008. *Chemical Communications in Crustaceans*. Berlin: Springer.
- Briffa, M. & Elwood, R. W.** 2002. Power of shell-rapping signals influences physiological costs and subsequent decisions during hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society B*, 269, 2331-2336.
- Briffa, M. & Elwood, R. W.** 2009. Difficulties remain in distinguishing between mutual and self-assessment in animal contests. *Animal Behaviour*, 77, 759-762.
- Briffa, M. & Sneddon, L.** 2007. Physiological constraints on contest behavior. *Functional Ecology*, 21, 627-637.
- Briffa, M. & Sneddon, L.** 2010. Contest Behavior. *Evolutionary Behavioral Ecology*, 246-265.
- Briffa, M.** 2008. Decisions during fights in the house cricket, *Acheta domesticus*: mutual or self-assessment of energy, weapons and size? *Animal Behaviour*, 75, 1053-1062.
- Brown, G. E., Brown, J. A.** 1996. Kin discrimination in salmonids. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6, 201-219.
- Buesching, C. D., Waterhouse, J. S. & Macdonald, D.W.** 2002. Gaschromatographic analyses of the subcaudal gland secretion of the European badger (*Meles meles*). Part I: chemical differences related to individual parameters. *Journal of Chemical Ecology*, 28, 41-56.

- Burgener, N., Dehnhard, M., Hofer, H. & East, M. L.** 2009. Does anal gland scent signal identity in the spotted hyaena? *Animal Behaviour*, 77, 707-715.
- Caspers, B. A., Schroeder, F. C., Franke, S. & Voigt, C.C.** 2011. Scents of adolescence: the maturation of the olfactory phenotype in a freeranging mammal. *PLoS One* 6, e21162.
- Chellappa, S., Yamamoto, M.E., Cacho, M. S.R.F. & Huntingford, F.A.** 1999. Prior residence, body size and the dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology*, 55, 888-891
- Cross, F. R., Jackson, R. R., Pollard, S. D. & Walker, M. W.** 2006. Influence of optical cues from conspecific females on escalation decisions during male-male interactions of jumping spiders. *Behavioural Processes*, 73, 136-141.
- Dixon, K. A. & Cade, W. H.** 1986. Some factors influencing male–male aggression in the field cricket *Gryllus integer* (time of day, age, weight and sexual maturity). *Animal Behaviour*, 34, 340-346.
- Draud, M. & Lynch P. A. E.** 2002. Asymmetric contests for breeding sites between monogamous pairs of convict cichlids (*Archocentrus nigrofasciatum*, Cichlidae): pair experience pays. *Behaviour*, 139, 861-873.
- Egge, A. R., Brandt, Y. & Swallow, J. G.** 2011. Sequential analysis of aggressive interactions in the stalk-eyed fly *Teleopsis dalmanni*. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 65, 369-379.
- Elias, D. O., Kasumovic, M. M., Punzalan, D., Andrade, M. C. B. & Mason, A. C.** 2008. Assessment during aggressive contests between male jumping spiders. *Animal Behaviour*, 76, 901-910.
- Elwood, R.W., Wood, K.E., Gallagher, M.B. & Dick, J.T.A.** 1998. Probing motivational state during agonistic encounters in animals. *Nature*, 393, 66-68.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1987. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127, 187-205.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. & Segerdahl, N.** 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40, 1-14.

- Falter, U.** 1983. Les comportements agonistiques de *Sarotherodon niloticus* (Pisces : Cichlidae) et la signification évolutive de l'incubation buccale. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique (Classe des Sciences), 69, 566-594
- Falter, U.** 1987. Description of the color patterns in *Oreochromis niloticus* (L) (Teleostei, Cichlidae). Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique, 117, 201-219.
- Franck, D. & Ribowski, A.** 1987. Influences of prior agonistic experiences on aggression measures in male in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). Behaviour, 103, 217-240.
- Giaquinto, P. C. & Hoffmann, A.** 2009. Role of olfaction in feeding behavior and alarm reaction in the catfish pintado, *Pseudoplatystoma Coruscans*. Journal of Ethology, 27, 250.
- Giaquinto, P. C. & Volpato, G. L.** 1997. Chemical communication, aggression, and conspecific recognition in the fish Nile tilapia. Physiology & Behavior, 62, 1333-1338.
- Giaquinto, P. C. & Volpato, G. L.** 2001. Hunger suppresses the onset and the freezing component of the antipredator response to conspecific skin extract in pintado catfish. Behaviour, 138, 1205-1214.
- Giaquinto, P. C. & Volpato, G.L.** 2005. Chemical cues related to conspecific size in pintado catfish, *Pseudoplatystoma coruscans*. Acta Ethology, 8, 65-69.
- Giaquinto, P. C., Berbert, C. M. S. & Delicio, H. C.** 2010. Female preferences based on male nutritional chemical traits. Behavioral Ecology and Sociobiology, 64, 1029-1035.
- Glass, C.W. & Huntingford, F.A.** 1988. Initiation and resolution of fights between swimming crabs (*Liocarcinus depurator*). Ethology, 77, 237-249.
- Gonçalves-de-Freitas, E., Teresa, F.B., Gomes, F.S. & Giaquinto P.C.** 2008. Effect of water renewal on dominance hierarchy of juvenile Nile tilapia. Applied Animal Behaviour Science, 112, 187-195
- Grafen, A.** 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. Animal Behaviour, 35, 462-467.

- Hammerstein, P. & Parker, G.A.** 1982. The asymmetric war of attrition. *Journal of Theoretical Biology*, 96, 647-682.
- Hay, M.E. & Fenical, W.** 1988. Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 19, 111-145.
- Hay, M.E. & Fenical, W.** 1996. Chemical ecology and marine biodiversity: insights and products from the sea. *Oceanography*, 9, 10-20.
- Hsu, Y. Y., Lee, S. P., Chen, M. H., Yang, S. Y. & Cheng, K. C.** 2008. Switching assessment strategy during a contest: fighting in killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Animal Behavior*, 75, 1641-1649.
- Hsu, Y., Earley, R. L. & Wolf, L. I.** 2006. Modulation of aggressive behavior by fighting experience: mechanisms and contest out-comes. *Biological Reviews*, 81, 33-74.
- Huntingford, F. A. & Turner, A. K.** 1987. *Animal Conflict*. London: Chapman & Hall.
- in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behavioural Processes*, 10, 1-52.
- Jennings, D. J., Gammel, M. P., Carlin, C. M. & Hayden, T. J.** 2004. Effect of body weight, antler length, resource value and experience on fight duration and intensity in fallow deer. *Animal Behaviour*, 68, 213-221.
- Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 293-306.
- Jordão, L. C. & Volpato, G. L.** 2000. Chemical transfer of warning information in non-injured fish. *Behaviour*, 137, 681-690.
- Kean, E. F., Müller, C. T. & Chadwick, E. A.** 2011. Otter scent signals age, sex, and reproductive status. *Chemical Senses*, 36, 555-564.
- Kelly, C. D.** 2006. Fighting for harems: assessment strategies during male-male contests in the sexually dimorphic Wellington tree weta. *Animal Behaviour*, 72, 727-736.

- Leiser, J. K., Gagliardi, J. L. & Itzkowitz, M.** 2004. Does size matter? Assessment and fighting in small and large size-matched pairs of adult male convict cichlids. *Journal of Fish Biology*, 64, 1339–1350.
- Lindstrom K.** 1992. The effect of resource holding potential, nest size and information about resource quality on the outcome of intruder-owner conflicts in the sand goby *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30, 53-58.
- Logue, D. M., Takahashi, A. D. & Cade, W. H.** 2011. Aggressiveness and size: a model and two tests. *American Naturalist*, 177, 202-210.
- López, P. & Martín, J.** 2002. Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 5, 461-465.
- MacDonald, E. A, Fernandez-Duque, E., Evans, S. & Hagey, L. R.** 2008. Sex, age and family differences in the chemical composition of owl monkey (*Aotus nancymae*) subcaudal scent secretions. *American Journal of Primatology*, 70, 12-18.
- Maruska, K. P. & Fernald, R. D.** 2012. Contextual chemosensory urine signaling in an African cichlid fish. *The Journal of Experimental Biology*, 215, 68-74
- Mason, R. T. & Parker, M. R.** 2010. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A*, 196, 729-749.
- Maynard Smith, J. & Parker, G. A.** 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24, 159-175.
- Maynard Smith, J.** 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Miranda, A., Almeida, O.G., Hubbard, P.C., Barata, E.N. & Canario, A.V.M.** 2005. Olfactory discrimination of female reproductive status by male tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Journal of Experimental Biology*, 208, 2037–3043.
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P.** 2001. Do juvenile yellow perch use diet cues to assess the level of threat posed by intraspecific predators? *Behaviour* 138, 1249–1258.
- Müller-Schwarze, D.** 2006. *Chemical ecology of vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Panhuis, T. M. & Wilkinson, G. S.** 1999. Exaggerated male eye span influences contest outcome in stalk-eyed flies (Diopsidae). *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 46, 221-227.
- Parker, G. A. & Rubenstein, D. I.** 1981. Role assessment, reserve strategy and acquisition information in asymmetric animal contests. *Animal Behaviour*, 29, 221-240.
- Parker, G. A.** 1974. Assessment strategy and evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 47, 223-243.
- Parker, G.A. & Rubenstein, D.I.** 1981. Role assessment, reserve strategy, and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. *Animal Behaviour*, 29, 221-240.
- Parker, G.A. & Stuart, R.A.** 1976. Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *American Naturalist*, 110, 1055-1076.
- Pawlik, J.R.** 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology*, 30, 273-335.
- Peacor, S.D. & Werner, E. E.** 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences - USA*, 98, 3904-3908.
- Pinho-Neto, C. F., Miyai, C. A., Sanches, F. H. C., Giaquinto P. C., Delicio H. C., Barcellos, L. J. G., Volpato, G. L. & Barreto R. E.** 2014. Does sex influence intraspecific aggression and dominance in Nile tilapia juveniles? *Behavioural Processes*, In Press.
- Pomfret, J. C. & Knell, R. J.** 2005. Sexual selection and horn allometry in the dung beetle *Euoniticellus intermedius*. *Animal Behaviour*, 71, 567-576.
- Reby, D. & McComb, K.** 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour*, 65, 519-530.

- Riechert, S.E.** 1998. Game theory and animal contests. *Game Theory and Animal Behavior* (eds L.A. Dugatkin & H.K. Reeve), 64–93. Oxford University Press, New York.
- Scordato E. S. & Drea, C. M.** 2007. Scents and sensibility: information content of olfactory signals in the ringtailed lemur, *Lemur catta*. *Animal Behaviour*, 73, 301-314.
- Smallegange, I. M., Sabelis, M. W. & van der Meer, J.** 2007. Assessment games in shore crab fights. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351, 255-266.
- Sneddon, L. U., Huntingford, F. A. & Taylor, A. C.** 1997. Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 237-242.
- Stamps, J. A. & Krishnan V. V.** 1994. Territory acquisition in lizards: 1. First encounters *Animal Behaviour*, 47, 1375-1385.
- Stocker, A. M. & Huber, R.** 2001. Fighting strategies in crayfish *Orconectes rusticus* (Decapoda, Cambaridae) differ with hunger state and the presence of food cues. *Ethology*, 107, 727-736.
- Taylor, P. W. & Elwood, R. W.** 2003. The mis-measure of animal contests. *Animal Behaviour*, 65, 1195-1202.
- Taylor, P. W. & Jackson, R.R.** 2003. Interacting effects of size and prior injury in jumping spider conflicts. *Animal Behaviour*, 65, 787-794.
- Taylor, P. W., Hasson, O. & Clark, D. L.** 2001. Initiation and resolution of jumping spider contests: roles for size, proximity and early detection of rivals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, 403-413.
- Tinnesand, H. V., Jojola, S., Zedrosser, A. & Rosell, F.** 2013. The smell of desperadoes? Beavers distinguish between dominant and subordinate intruders. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67, 895-904.
- Turner, G. F. & Huntingford, F. A.** 1986. A problem for game-theory analysis - assessment and intention in male mouthbrooder contests. *Animal Behaviour*, 34, 961-970.

Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge: Cambridge University Press.

Wells, M. S. 1988. Effects of body size and resource value on fighting behaviour in a jumping spider. *Animal Behaviour*, 36, 321-326.

Whitehouse, M. E. A. 1997. Experience influences male–male contests in the spider *Argyroides antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour*, 53, 913-923.

Wyatt, T. D. 2003. Pheromones and animal behaviour: communication by smell and taste. Cambridge University Press, Cambridge.