

COMPORTAMENTO ANIMAL

Maria Emília Yamamoto & Gilson Luiz Volpato

Organizadores

COMPORTAMENTO ANIMAL

2ª. Edição



Natal, 2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE

Reitora

Ângela Maria Paiva Cruz

Vice-Reitora

Maria de Fátima Freire Ximenes

Diretor da EDUFRN

Herculano Ricardo Campos

Conselho Editorial

Cipriano Maia de Vasconcelos (Presidente)

Ana Luíza Medeiros

Humberto Hermenegildo de Araújo

John Andrew Fossa

Herculano Ricardo Campos

Mônica Maria Fernandes Oliveira

Tânia Cristina Meira Garcia

Técia Maria de Oliveira Maranhão

Virgínia Maria Dantas de Araújo

Willian Eufrásio Nunes Pereira

Editor

Helton Rubiano de Macedo

Supervisão editorial

Alva Medeiros da Costa

Revisão

Paula Frassinetti dos Santos

Projeto gráfico

Jimmy Free

Capa

Edson Lima

Pré-impressão

Jimmy Free

Supervisão gráfica

Francisco Guilherme de Santana

Divisão de Serviços Técnicos

Catálogo da Publicação na Fonte. UFRN / Biblioteca Central Zila Mamede

Comportamento animal / Organizado por Maria Emília Yamamoto,
Gilson Luiz Volpato. – Natal, RN: EDUFRN – Editora da UFRN, 2011.
2ª edição.

342 p. il.

ISBN 85-7273-803-3

1. Comportamento animal. 2. Perspectiva evolucionista. 3. Evolução
do comportamento. 4. Etologia. 5. Neurociências. I. Volpato, Gilson Luiz.
II. Título.

RN/UF/BCZM

2011

CDU 591.5
CDD 591.3

Todos os direitos desta edição reservados à EDUFRN – Editora da UFRN
Campus Universitário, s/n – Lagoa Nova – 59.078-970 – Natal/RN – Brasil
e-mail: edufnr@editora.ufrn.br – www.editora.ufrn.br
Telefone: 84 3215-3236 – Fax: 84 3215-3206

CAPÍTULO 11

Agressão

Felicity Ann Huntingford (F.A.Huntingford@bio.gla.ac.uk)

Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, Graham Kerr Building, University of Glasgow, Glasgow, Reino Unido

Sathyabama Chellappa (bama@dol.ufrn.br)

Departamento de Oceanografia e Limnologia, Centro de Biociências
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, Natal, RN, Brasil

O QUE É AGRESSÃO?

A definição exata do termo “agressão” tem sido bastante discutida, mas os biólogos em geral utilizam esse termo para se referir ao comportamento de um animal capaz de desencadear dano a um outro animal. Esse dano pode ser tanto real como apenas uma ameaça, bem como pode ser físico ou psicológico, em que o objetivo-alvo da agressão é geralmente um membro da mesma espécie. Em outras palavras, a maioria dos biólogos faz uma distinção entre predação (em que um animal ataca, mata e se alimenta de um membro de outra espécie) e agressão. Essa, por sua vez, ocorre entre membros de uma mesma espécie – agressão coespecífica – ou entre membros de espécies diferentes – agressão heteroespecífica. O termo agressão, portanto, engloba um amplo espectro de comportamento, que envolve desde o ataque e a briga até a ameaça ou a submissão. Em alguns casos, esse leque de respostas é denominado comportamento agonístico.

QUAIS ANIMAIS BRIGAM E COMO FAZEM ISSO?

A agressão é bastante difundida no reino animal, em que diferentes tipos de animais

podem utilizar padrões comportamentais distintos em resposta ao conflito. De um modo em geral, a agressão depende do aparato físico disponível. Muitos invertebrados simples não possuem os sistemas sensitivos e motores necessários para uma luta eficiente. Mesmo entre animais mais complexos, as características físicas podem frequentemente restringir possíveis respostas agonísticas. Um exemplo interessante desse tipo de situação é obtido pela comparação entre cães treinados para lutas (por exemplo, *pit bulls*) e aqueles treinados para corridas (por exemplo, “greyhounds”). As especializações requeridas para uma corrida rápida e econômica podem limitar a performance da luta e vice-versa, como no caso da redução de massa muscular distal nas extremidades em algumas espécies (Pasi & Carrier 2003). As brigas também dependem do tipo de vida dos animais. Animais de florestas densas ou de águas turvas provavelmente utilizam diferentes tipos de exibições agonísticas se comparados com aqueles que vivem em ambientes abertos; por exemplo, pistas auditivas, elétricas e químicas, ao invés de sinais visuais. O desenvolvimento de um aparato mais pesado em aves é restringido pelo fato de o ar não ser um meio denso e pela necessidade de direcionamento dessas espécies. Os en-

contos agressivos entre aves geralmente ocorrem no solo, sendo pontuados por lutas curtas, o que contrasta com a natureza contínua de lutas dos peixes, que vivem em um meio bem mais denso.

Diversos tipos de estruturas presentes em animais, como as usadas na alimentação de filhotes, na locomoção, no cavar ou na desova, são utilizados como armas para brigas entre rivais. Como exemplos, podem ser citados os dentes afiados dos babuínos, as grandes presas de alguns camarões, as extremidades afiadas dos lagartos, o polegar em forma de lâmina do sapo gladiador macho, as grandes modificações do aparato bucal das formigas guerreiras, entre outros. De um modo em geral, as armas utilizadas pelos animais tornam-se mais sofisticadas com o desenvolvimento de substâncias químicas irritantes ou tóxicas, como é o caso do ferrão das abelhas. Em outros casos, os aparatos físicos desenvolvidos são estruturas especializadas utilizadas apenas em contextos agonísticos, como os chifres e as garras.

PADRÕES DE LUTA: EXIBIÇÕES, ESCALADAS E DANOS

Os resultados finais das lutas entre os animais são muito similares, apesar dos diferentes movimentos que apresentam. Como consequência, podem ser observadas estratégias alternativas visando recursos, hierarquias de dominância, territorialidade e guarda de parceiros sexuais em animais tão distintos quanto camarões e macacos. Esses fenômenos serão discutidos com detalhes mais à frente.

Uma outra característica presente em lutas entre animais é o aumento da intensidade destas à medida que o encontro entre estes animais progride. As lutas são iniciadas com movimentos energeticamente econômicos ou demonstrações de agressividade feitas à distância e com pouca probabilidade de desencadarem o ataque propriamente dito. Posteriormente, ocorrem padrões de comportamentos energeticamente mais dispendiosos e que envolvem

contato sem desencadeamento de dano físico. Nesse caso, podem ser citadas as lutas de caudas ou os empurrões nos peixes ciclídeos. Finalmente, pode-se chegar a um estágio em que ocorrem ações energeticamente mais intensas e mais perigosas, como mordidas, chutes ou outros ataques. O aumento progressivo da intensidade de luta é descrito como escalada. Em alguns casos, as lutas são intensas desde o início, decrescendo gradualmente até se transformarem em ameaças. Os conflitos podem ser resolvidos quando um participante se retrai em qualquer ponto da sequência na escalada.

As ações de baixo impacto existentes no início da luta geralmente levam a um aumento do tamanho aparente dos animais envolvidos, como o eriçamento dos opérculos em peixes, o achatamento e o alongamento da extensão do corpo em lagartos, o aumento do volume do corpo em aves etc. Da mesma forma, pode ocorrer a exposição das armas dos animais, como no caso do alargamento das pinças em crustáceos e das posturas de abertura da boca em iguanas. Quando o contato físico ocorre durante a fase da luta sem danos, são observados empurrões, pegas ou brigas de cauda. As interações desta natureza garantem que os oponentes avaliem sua força, o que permite que o animal mais fraco desista da luta nesse momento. O comportamento apresentado pelo animal perdedor, após se retirar da luta, tende a reduzir seu tamanho aparente (salamandras achatam-se ao chão) e ocultar suas armas (por exemplo, os caranguejos dobram suas pinças, escondendo-as).

O rico repertório de ameaças e submissões vigentes em várias espécies, bem como o fato das disputas serem encerradas majoritariamente sem danos, sugeriam que as lutas entre animais consistiam em demonstrações inofensivas de força (Eibl-Eibesfeldt, 1961; Lorenz, 1966). Entretanto, as lutas entre membros de uma mesma espécie frequentemente aumentam de intensidade, com o uso eficiente de armas que acarretam danos e até morte. Os animais podem matar acidentalmente membros

da mesma espécie, sendo os danos e as mortes mais frequentes quando as lutas ocorrem por motivos importantes, como nas disputas por fêmeas receptivas. Um exemplo de danos e mortes ocorre nas lutas de sapos machos por parceiras sexuais, em que sapos fêmeas presentes entre eles morrem acidentalmente. Outro exemplo são os filhotes de elefantes marinhos esmagados por grandes machos que lutam entre si por parceiras. Assim, apesar da aceitação amplamente divulgada de que a agressão entre animais consiste em meras trocas de sinais, lutas ferozes, danos e mortes são características comuns entre membros da mesma espécie.

AGRESSÃO CONTEXTO-ESPECÍFICO: DOMINÂNCIA E TERRITORIALIDADE

Uma razão para que as lutas não sejam tão comuns é que os animais frequentemente adaptam a forma e a intensidade de suas respostas agonísticas ao contexto em que ocorre um encontro com um antagonista. Caso a modificação dependa do resultado de encontros prévios em um mesmo grupo de oponentes, o resultado é dominância. Assim, quando dois oponentes se encontram com frequência, o subordinado, tendo em vista suas derrotas em encontros prévios, retrai-se em resposta à simples aproximação do indivíduo dominante. Em animais que vivem em grupo, os encontros ocorrem dentro de uma teia intrincada de interações sociais, com alguns se destacando como superiores em relação aos demais. Por consequência, surge um sistema de organização linear ou hierarquia da dominância, sintetizadores do padrão de relações agonísticas presente no grupo. Na maioria dos casos, os animais dominantes têm prioridade no acesso de recursos limitados, como abrigos, alimentos, água, cópulas, entre outros.

As relações de dominância-subordinação podem ser vistas em diversos animais, desde baratas e lagostas até lobos e chimpanzés, apesar de haver diferenças nos mecanismos intrínsecos nessas relações. Em alguns casos, as relações

estáveis de dominância decorrem do animal dominante ser maior, o que é averiguado pelo subordinado a cada novo encontro. Em outros casos, as vitórias frequentes modificam o comportamento, com os vencedores apresentando um comportamento mais agressivo, aproximando-se mais prontamente do rival. Os possíveis oponentes conseguem detectar esse padrão a cada encontro, submetendo-se sem luta. Finalmente, alguns animais podem se reconhecer mutuamente e utilizar a experiência de encontros prévios com indivíduos específicos com o intuito de obter uma avaliação direta de suas habilidades para a luta. Caso os encontros prévios tenham levado à derrota, o animal geralmente se submete ao vencedor (Chase *et al.* 2002).

A territorialidade ocorre quando animais ajustam seus comportamentos de luta a sua posição no espaço, defendendo assim uma área específica. Este padrão de comportamento é bastante difundido entre os animais (Huntingford & Turner 1987). O esgana-gatas macho, durante o período reprodutivo, restringe suas atividades a áreas particulares, perseguindo quaisquer machos até as margens dessas áreas, por meio de exibições e de ataque de forma combinada (Tinbergen 1951; Chellappa *et al.* 1999a). Esse padrão consiste no território clássico, que é uma área fixa do qual outros animais (especialmente rivais na obtenção de recursos) são expulsos mediante algum tipo de comportamento agonístico. O esgana-gatas macho defende um território no qual constrói um ninho, corteja as fêmeas e cria os filhotes. Em outras espécies, os territórios defendidos permitem a obtenção de alimentos (como no caso dos beija-flores) e de abrigo ou de parceiros (como nos camarões e peixes ciclídeos). Dependendo da espécie, os territórios podem ser mantidos por diferentes períodos, desde algumas horas até o ano todo. Podem ser citados os territórios destinados ao acasalamento (como em alguns pássaros) e à alimentação dos filhotes (na migração dos beija-flores). Em peixes-donzela a defesa do território se estende ao longo do ano. Deve ser salientado que os territórios podem ser defen-

didos por um único indivíduo (como as libélulas), por um casal de parceiros sexuais (como os gibões e alguns peixes ciclídeos) ou por um grupo de animais (como chacais e formigas).

FORMAS ALTERNATIVAS DE VENCER AS LUTAS

Em algumas espécies, a presença de membros agressivos e fortes impede que os demais membros tenham acesso aos recursos limitados. Em decorrência disso, os animais excluídos podem usar várias táticas a fim de ganhar uma parte dos recursos que lhes foram negados (Krebs & Davies 1996). Os animais sem território podem habitar, de forma tolerada ou até valorizada, os territórios pertencentes a outros mais bem sucedidos. Os peixes-donzela, desde que permaneçam estáveis e dominantes, ignoram rivais presentes em seus territórios. Ao jovem macho iguana é permitida a presença em territórios de machos em período reprodutivo, desde que não disputem a fêmeas. Outro exemplo é o caso de alguns pássaros satélites que ajudam a defender o território que habitam. Alternativamente, os animais sem território podem despender a maior parte do tempo nas margens do território de outro animal, explorando os recursos presentes nessa região sem serem percebidos. Algumas espécies de beija-flor subordinadas se alimentam em territórios de espécies dominantes, de forma sorrateira, durante o amanhecer e o anoitecer. Alguns sapos machos podem, por exemplo, interceptar as fêmeas à medida que estas se locomovem em direção ao território do macho dominante. Em casos extremos, o uso de estratégias alternativas de competição pode estar associado a diferenças morfológicas, como é o caso das lutas por fêmeas em besouros com chifres, enquanto indivíduos desprovidos de chifres furtivamente as conseguem (Simmons *et al.* 1999).

Em alguns casos, o mesmo animal pode utilizar diferentes estratégias na obtenção de recursos em diversas circunstâncias, como é o caso de sapos que, em período reprodutivo, alternam entre a sinalização (por vocalização)

e o comportamento satélite em segundos. Paralelamente, outros animais podem mudar de estratégias à medida que vão envelhecendo. Como exemplo, citamos o caso de veados machos jovens que conseguem fertilizações com comportamento satélite, enquanto os machos mais velhos lutam pelas fêmeas. Por fim, em alguns casos, a mesma estratégia é utilizada ao longo da vida do animal, como em besouros estercoreiros.

QUESTÕES SOBRE A AGRESSÃO DE ANIMAIS

Quando se indaga sobre por que os animais lutam, pode-se procurar respostas para quatro questões diferentes (Tinbergen 1951). Uma questão pode ser “Quais são os mecanismos que levam um animal a lutar num dado momento?”. Em outras palavras, a questão pondera sobre as causas da agressão. Por um lado, a indagação pode ser “Como os genes e as influências do ambiente interagiram de forma a produzir em um animal adulto determinado padrão de luta?”. O questionamento nesse caso remete a questões sobre o desenvolvimento da agressão. Uma outra questão relevante pode ser “De que forma as lutas influenciam na aptidão darwiniana dos animais em questão?”, cuja indagação se relaciona às funções adaptativas da agressão. Finalmente, uma outra questão pode ser “Qual é a história filogenética de um comportamento de luta apresentado por determinada espécie?”. Esta pergunta está relacionada diretamente com a evolução do comportamento de luta. Uma compreensão completa sobre a biologia da agressão requer respostas às quatro questões assinaladas. As seções a seguir mostram, de forma breve, selecionada e sob essas quatro perspectivas, uma compreensão atual sobre o porquê de animais lutarem.

A MAQUINARIA DA AGRESSÃO

A agressão é complexa e espécie-específica, sendo os mecanismos geradores deste

comportamento igualmente complexos e variáveis no reino animal. Assim, é difícil elucidar um porquê sobre as causas da agressão. No entanto, há algumas importantes generalizações e alguns casos em que as causas da agressão são bem compreendidas.

As lutas e seus tipos exibidos entre os animais, em quaisquer momentos, dependem da interação dinâmica entre os estímulos externos que atuam sobre estes, além das condições internas dos animais. Dependendo da espécie, a agressão pode ser induzida ou suprimida por pistas visuais, olfatórias, auditivas, mecânicas, elétricas ou pela combinação de algumas dessas. Por exemplo, o ataque de um esgana-gatas macho dominante sobre um coespecífico é desencadeado pelo peito avermelhado do rival, até o ponto em que este começa a ser inibido, especialmente se o invasor for grande e luzente (Rowland *et al.* 1995). A agressão em camundongos adultos machos, por sua vez, é desencadeada por substâncias químicas derivadas de hormônios presentes na urina de outros camundongos machos adultos, mas suprimidos se essas substâncias estiverem em fêmeas adultas (Haug & Brain 1979; Mugford & Nowell 1970).

As gravações de melodias espécie-específicas tocadas em um território destinado à reprodução de alguns pássaros desencadeia o ataque por parte de aves que habitam esse lugar. Entretanto, essas gravações detêm a intrusão por parte de outros pássaros (Searcy & Nowicki 2000). Um outro exemplo é o caso do som emitido por veados adultos que resulta na retirada do rival (Clutton-Brock & Albon 1979). Durante as lutas pelas conchas em que vivem, um tipo de caranguejo (*Pagurus bernhardus*) golpeia com sua própria concha a do animal rival. Dependendo do tamanho do caranguejo que ataca e da força dos golpes contra a concha, este estímulo tátil pode levar o animal atacado a soltar sua concha, cedendo-a ao atacante (Elwood & Briffa 2001). Por sua vez, no peixe elétrico (*Gymnotus carapo*), os pulsos elétricos gerados artificialmente e que mimetizam uma descarga elétrica sustentada do macho, provo-

cam ataque por parte de outros machos (Black-Cleworth 1970).

As pistas que promovem ou inibem a agressão em determinadas espécies não são arbitrárias. Ao invés disso, são exatamente elas que garantem que o ataque seja direcionado aos alvos apropriados e que afastam da luta os combatentes potencialmente mais fortes. Dessa forma, em muitas espécies, cujos machos em período reprodutivo lutam por fêmeas, as pistas sinalizadoras da presença de outros machos adultos rivais da mesma espécie (como cheiros e melodias) podem desencadear o ataque. Os membros da mesma espécie que não são familiares (sendo assim mais perigosos) são reconhecidos e atacados vigorosamente em várias espécies. Por exemplo, os lagartos machos (*Podarcis hispanica*) podem reconhecer cheiros de invasores familiares, que são menos atacados que os invasores cujo cheiro não seja familiar (Lopez & Martin 2002). Da mesma forma, os oponentes fortes (como os veados adultos que podem emitir sons por um longo período) são evitados ao invés de atacados (Krebs & Davies 1996).

A resposta dos animais a tais pistas é variável, tanto individualmente como entre si. Alguns indivíduos são consistentemente mais agressivos que outros da mesma espécie (Huntingford & Turner 1987). Em camundongos machos, advindos de uma população selvagem, um invasor territorial é atacado rapidamente. Nesse contexto, foi observado que a agressividade varia marcadamente entre os machos (Benus 1988). Igualmente, em determinadas situações, o ataque de um indivíduo ao rival pode exibir pouca agressividade (Huntingford & Turner 1987). Tais diferenças na responsividade ao ataque e ao desencadeamento de estímulo devem resultar das diferenças existentes entre os próprios animais envolvidos.

Os processos internos moduladores de respostas agressivas podem ser descritos e estudados em diferentes níveis. Em estágios anteriores de investigações, ou em espécies pouco manipuláveis experimentalmente, foram deli-

neadas algumas conclusões obtidas mediante estudos sobre mudanças comportamentais relacionadas ao tempo ou às variações entre indivíduos. Em outros casos, as diferenças na agressividade estão relacionadas ao estado fisiológico dos animais, tais como o aparato respiratório, os níveis sanguíneos de hormônios e a atividade neurológica. Nesta seção são dados alguns exemplos de cada tipo de estudo.

Durante as lutas por conchas entre caranguejos eremitas, tanto os índices de batidas de conchas quanto o vigor dessas batidas diminuem à medida que a luta progride. Isso está relacionado à maior prontidão em abandonar a luta, em resposta a um estímulo novo e potencialmente perigoso (Elwood *et al.* 1998; Briffa & Elwood 2000). Nesse caso, a mudança no comportamento agressivo pode ser descrita e explicada pelo comportamento, por meio das flutuações dos motivos de ataque. Do ponto de vista fisiológico, os níveis de lactato em circulação (um produto da respiração anaeróbica) e de glicose (liberado pela mobilização do glicogênio) aumentam no caranguejo dominante, à medida que esse realiza mais batidas de concha. Acredita-se que isso seja diretamente responsável pela diminuição dos índices e do vigor das batidas de concha que ocorrem durante a luta (Briffa & Elwood 2001). Em virtude das demonstrações de ameaças serem energeticamente dispendiosas (como as batidas de conchas dos caranguejos eremitas), essas atuam como sinais eficientes. Deve-se ressaltar que essas demonstrações fornecem informações importantes sobre a capacidade de resistência e de força do animal em ataque (Briffa *et al.* 2003; Brandt 2003).

As mudanças nos níveis circulatórios dos produtos decorrentes da respiração não causam alterações diretas na agressividade, exercendo, no entanto, seus efeitos sobre os sistemas neuro-endócrinos que controlam este comportamento. Esses sistemas têm sido estudados com considerável detalhe em crustáceos de grande porte, como as lagostas. Nesses animais as lutas são geralmente bastante agressivas e complexas, com relações evidentes de domi-

nância e subordinação. A identificação dos sistemas neurais moduladores do comportamento agressivo tem apresentado um progresso considerável. Paralelamente, há um progresso na caracterização do papel de substâncias neuroquímicas secretadas pelo cérebro e geradoras de diferenças na agressividade. Por exemplo, um sistema de neurônios que secreta serotonina (neurônios serotoninérgicos) foi mapeado no sistema nervoso central da lagosta, havendo interação com neurônios motores implicados nas posturas agressivas e em outros padrões de comportamento agonístico (Kravitz 2000). Quando se aumenta experimentalmente o nível de serotonina, há agressividade em lagostas subordinadas (Panksepp *et al.* 2003). Assim, é especulado que a diferença da agressividade das relações de dominância-subordinação pode ser desencadeada por mudanças na atividade do sistema serotonérgico.

Há uma vasta literatura sobre os sistemas fisiológicos hormonal e neural norteadores do comportamento agressivo em vertebrados (Nelson 2000). Esses mecanismos são complexos e os detalhes variam conforme a espécie, apesar de algumas generalizações serem possíveis. Primeiramente, em várias espécies de animais adultos há uma evidente relação entre os níveis de andrógenos circulantes (hormônios sexuais masculinos) e a agressão. Em algumas espécies, cujas lutas mais drásticas são decorrentes da luta de machos para ter acesso às parceiras, a associação com os andrógenos é bastante evidente. Assim, a agressividade varia conforme os níveis de andrógenos, sendo a castração um meio capaz de tornar os machos menos agressivos. Ao se fazer uma reposição hormonal de andrógenos, o padrão de comportamento agressivo é reiniciado. Essa relação é agravada pelo fato dos efeitos da agressividade decorrente dos níveis de andrógenos poderem ser mascarados por fatores sociais. Este último ocorre principalmente em primatas, que possuem cérebros maiores e sistemas sociais complexos (Gordon *et al.* 1979). As lutas têm efeitos marcantes e drásticos sobre os níveis

circulatórios de andrógenos, o que torna a relação hormônio-agressão uma via de mão dupla (Wingfield 1985; Yang & Wilczynski 2002). Paralelamente, outros hormônios, como o cortisol, também modulam o comportamento agressivo (Breuner & Wingfield 2000).

Apesar das diversas complicações presentes, as diferenças intra-específicas na agressividade podem frequentemente ser decorrentes das variações na atividade hormonal. Em diversas espécies de peixes machos, os níveis de 11-cetotestosterona (uma potente andrógeno em peixes) são elevados nos machos territoriais em relação aos invasores (Brantley *et al.* 1993). No caso do camundongo, os machos agressivos possuem níveis basais de testosterona mais elevados do que os não agressivos, além de apresentarem níveis mais baixos de cortisol (Koolhaas *et al.* 1999).

Os hormônios exercem influência sobre a agressão mediante um conjunto de estruturas complexas e pelo sistema nervoso central. Dentre as regiões cerebrais relacionadas ao controle da agressividade entre machos rivais em camundongos e ratos (Nelson 2000), estão os centros geradores de movimento, o hipotálamo ventro-medial e lateral, na região septal, e as áreas pré-ópticas. Esta última deve estar intacta para que ocorra a expressão espontânea da agressão em diversos vertebrados, como peixes e macacos resos. Outra região cerebral envolvida é a amígdala, pois a agressão territorial é marcadamente reduzida em ratos com lesões no núcleo cortico-medial do hipotálamo. Nesse caso, os mamíferos de várias espécies ficam hiperativos e, às vezes, mais agressivos após lesão nessa região. Algumas dessas áreas estão envolvidas com os efeitos intrínsecos da agressão, enquanto outras se relacionam aos efeitos mais gerais da agressividade e a outros aspectos comportamentais, como a reatividade. Muitas dessas regiões cerebrais, como o hipotálamo e as áreas pré-ópticas, possuem receptores para hormônios esteroides, com suas atividades moduladas pelos níveis de andrógeno na circulação. Os camundongos agressivos e os não agressivos possuem padrões

distintos de elevação de andrógeno em diversas partes do cérebro. Por exemplo, os machos não agressivos têm níveis altos de atividade da aromatase (responsável pela conversão de testosterona em estrógeno no sistema nervoso central) nas regiões pré-ópticas. Quando comparadas aos machos agressivos, possuem mais atividade de aromatase, possivelmente devido aos machos não agressivos apresentarem menores níveis de testosterona na circulação (Compaan 1993).

Vários neuro-hormônios, como as bioaminas, modulam a agressão, tanto em invertebrados quanto em vertebrados. Por exemplo, injeções de noradrenalina e dopamina aumentam os níveis de agressividade, enquanto injeções de 5-hidróxi-triptofano (ou serotonina) os reduzem. Os níveis dessas mesmas substâncias químicas também podem ser alterados em decorrência da participação em lutas. Como exemplo, os animais subordinados de um grupo ou os que perdem uma luta têm maiores níveis absolutos de serotonina cerebral em diversas espécies de vertebrados, incluindo peixes (Maller & Ellis 1987; Winberg & Nilsson 1983), ratos (Blanchard *et al.* 1991) e macacos (Reisner *et al.* 1996). Como o efeito de inibição-agressão da serotonina é difundido em vertebrados, parece ser um mecanismo evolutivo que faz com que os indivíduos cujas competições são menos eficazes não participem em lutas desnecessárias.

DESENVOLVIMENTO DA AGRESSÃO

O comportamento agressivo observado em animais adultos é desenvolvido de forma espécie-específica e flexível. Isso ocorre por meio de uma interação contínua entre os genes, herdados dos pais, e o ambiente social e não social em que os animais se desenvolvem. De um modo em geral, os padrões motores espécie-específicos, utilizados pelos animais durante as lutas, são relativamente resistentes às modificações impostas pelo ambiente. No entanto, é salientado que os padrões motores existentes nas lutas são desenvolvidos de uma forma mais

flexível, conforme o modo, o porquê e a prontidão com que os animais reagem nos embates (Huntingford 1984).

Os padrões de comportamento, coordenados e complexos, observados nas lutas aumentam gradualmente durante o desenvolvimento, a partir de movimentos sem coordenação de animais bastante jovens ou por padrões de comportamento usados em outros contextos. Por exemplo, os movimentos dos membros inferiores utilizados nos pulos de jovens aves selvagens são transformados em movimentos de chutes agressivos, quando elas se tornam adultas e participantes de embates (Kruijt 1964). Após o surgimento de ações agressivas nos animais em desenvolvimento, suas formas e frequências possivelmente variam consoante ao amadurecimento.

Alguns desses processos são hormonais e têm efeitos sobre a agressão em animais adultos e sobre a agressividade mediante ações ao longo do desenvolvimento. Assim, em certos vertebrados (Huntingford & Turner 1987; Nelson 2000), a exposição a andrógenos num estágio crítico do desenvolvimento pode afetar os sistemas neurais, com possíveis diferenças na agressividade entre os sexos. Por exemplo, pássaros-zebras fêmeas jovens desenvolvem sistemas neurais que originam um canto semelhante ao dos machos, quando expostas experimentalmente a andrógenos durante o desenvolvimento (Gurney & Konishi 1980). Paralelamente, a exposição a andrógenos pode acarretar variações na agressividade em indivíduos do mesmo sexo. Como exemplo, fêmeas de camundongos, em contato com dois machos durante o desenvolvimento no útero materno, apresentam níveis elevados de andrógenos, resultando em adultos mais agressivos (Von Saal 1983).

Em alguns casos, os efeitos desse hormônio são responsáveis pelo desenvolvimento de machos que adotam estratégias alternativas de acasalamento. Por exemplo, no peixe *Porichthys notatus*, a maioria dos machos (denominados machos tipo I) utiliza cantos agressivos,

originados pela vibração da bexiga natatória. A produção de cantos tem por objetivo defender o território em que constroem ninhos, cortejam fêmeas e cuidam da prole. Um outro tipo de macho reprodutivamente ativo (denominado macho tipo II) apresenta corpo menor, sem produção de cantos nem defesa de territórios, mas consegue fertilizações com comportamentos furtivos nos ninhos de machos tipo I. Essas diferenças são fixas ao longo do desenvolvimento, de forma que o macho tipo II nunca defende um território, e vice-versa. Os machos adultos tipo I e II diferem drasticamente quanto ao desenvolvimento dos músculos que vibram a bexiga natatória, aos neurônios motores que ativam esses músculos e aos núcleos de estruturas cerebrais responsáveis pelo controle da ativação desses neurônios. As diferenças de estrutura e comportamento decorrem de o macho tipo I secretar testosterona quando é imaturo e apresentar rápido crescimento num período crítico. Os machos tipo II não apresentam a mesma secreção de andrógeno, o que resulta em um menor desenvolvimento dos sistemas neurais e motores (Bass 1992). Em lagartos que habitam árvores, a exposição precoce aos andrógenos acarreta o desenvolvimento de machos com morfotipos mais agressivos (More et al. 1998).

Os eventos endócrinos precoces não são fixos, mas dependem de várias influências ambientais atuando sobre o animal em desenvolvimento. Algumas influências sobre o desencadeamento da agressividade surgem do ambiente não social. Por exemplo, breves períodos de alimentação inadequada durante o desenvolvimento tornam camundongos machos mais agressivos quando adultos (Tonkiss & Smart 1982), o mesmo ocorrendo em ratos jovens que tiveram a oportunidade de cavar tocas (Nikoletseas & Lore 1981). Uma outra influência importante na agressividade vem das interações sociais com coespecíficos, principalmente com os pais. Os filhotes de galinhas cuidados pelos pais são comparativamente menos agressivos em relação aos que não tiveram esses

cuidados (Falt 1978). Similarmente, camundongos machos que tiveram cuidado parental são relativamente menos agressivos se comparados a outros machos (Marler *et al.* 2003). Em alguns tipos de macacos jovens, o apoio materno auxilia na determinação da posição social (Horrocks & Hunte 1984). As experiências diretas de perdas ou ganhos em lutas influenciam o desenvolvimento da agressão em animais jovens, modulando a agressividade dos adultos de várias espécies, como lesmas (Zack 1975), peixes e camundongos (Lagerspetz 1979).

Evidências de diferentes tipos têm demonstrado diferenças herdadas na agressividade entre membros da uma mesma espécie. Essas incluem o cruzamento entre indivíduos com diferentes comportamentos, a comparação com animais de linhagens congênicas, a reprodução seletiva para agressividade e o mapeamento quantitativo do comportamento analisado mediante modernas ferramentas moleculares. As espécies usadas nesses estudos variam, sendo usadas lagostas (Finley & Hayley 1983), galos silvestres (Moss *et al.* 1982), cães (Fox 1978), camundongos machos (Benus *et al.* 1991), entre outras. A reprodução seletiva de dois extremos da distribuição de agressividade em machos selvagens resultou em uma diferença marcada e continuada de agressividade entre as linhagens agressivas e não agressivas, mesmo em filhotes criados por pais adotivos. Isso evidencia que as diferenças de comportamento de uma população original são causadas em parte por variações genéticas. Um complexo programa de cruzamentos entre as linhagens agressivas e não agressivas demonstra que as diferenças de agressão entre duas linhagens dependem dos elementos do cromossomo Y, com ênfase à parte pseudoautosômica (Sluiter 1994).

A ECOLOGIA DA AGRESSÃO

Os vencedores de lutas são frequentemente capazes de se apropriar de algum recurso, seja alimento (como os beija-flores), abri-

gos (como os caranguejos eremitas), parceiros sexuais (diversas espécies), ou vários recursos simultaneamente. Uma resposta funcional a indagação: “Por que os animais lutam?” pode ser facilmente fornecida. Lutam para obter um ganho preferencial ou o acesso exclusivo a recursos limitados. Então, surge uma questão diferente: “Tendo em vista que os vencedores ganham recursos valiosos, por que os animais não lutam de forma igualmente agressiva?”. A resposta vem do fato das lutas envolverem custos e benefícios potencialmente significantes e que devem ser avaliados considerando a aptidão do indivíduo.

A identificação das consequências da agressão provavelmente pode ter um efeito negativo sobre a aptidão. Por exemplo, as lutas envolvem tempo, que pode ser alocado para outros fins. Os peixes ciclídeos agressivos são menos vigilantes e mais vulneráveis ao ataque predatório do que os peixes que não são lutadores, principalmente quando os ciclídeos estão engajados em lutas escaladas. Os embates constituem-se em processo ativo com alto custo energético, que se reflete em maior consumo de oxigênio, no acúmulo de lactato e na depleção de reservas energéticas (Chellappa *et al.* 1989, Fernandes & Volpato 1993; Alvarenga & Volpato 1995; Huntingford *et al.* 2000). Apesar de muitas lutas entre animais serem resolvidas mediante troca de exibições, outros escalam para ataques agressivos e perigosos. Há diversos relatos bem documentados de uma variedade de vertebrados e invertebrados com danos relativamente sérios. Alguns exemplos são os danos oculares em sapos gladiadores (Kluge 1981) ou a morte em vespas (Hamilton 1979).

Os custos das lutas podem desvalorizar os benefícios da vitória, o que torna fácil a compreensão dos motivos de animais não lutarem tão ferozmente quando disputam um recurso. Os biólogos teóricos têm utilizado um número de aproximações diferentes e frequentemente complexos, visando a exploração das implicações desse fato (Kreb & Davies 1996). Entretanto, três amplas predições emergem:

1. As lutas devem ser particularmente ferozes quando os animais estão lutando por um recurso valioso. Muitos exemplos bem documentados podem ilustrar esta predição (Enquist & Leimar 1990). Em termos gerais, as lutas mais ferozes e danosas ocorrem entre machos, para o acasalamento com fêmeas mais receptivas, com marcantes vantagens de aptidão (Huntingford & Turner 1987; Chellappa *et al.* 1999b). Com relação a outros recursos, os caranguejos eremitas lutam mais ferozmente por conchas de melhor qualidade (Elwood & Neil 1992). Por sua vez, os gafanhotos privados de alimento lutam mais agressivamente pelo alimento, com maior probabilidade de vencer seus rivais que se alimentaram melhor (Nosil 2002).
2. As lutas devem ser menos agressivas, quando os custos decorrentes do comportamento agressivo aumentam, cujo efeito tem sido demonstrado em várias espécies. Por exemplo, o salmónídeo *Salvelineus alpinus* apresenta um comportamento menos agressivo quando há um aumento na velocidade da corrente de água, pois essa corrente aumentada acarretaria ataques e exibições mais dispendiosas (Jobling *et al.* 1993). Os peixes ciclídeos lutam menos intensamente na presença de predadores em comparação com situações sem predadores (Brick & Jakobsson 2002).
3. Durante os primeiros estágios de um encontro agressivo, os oponentes geralmente trocam informações sobre suas habilidades de luta, o que torna plausível a premissa de que as lutas devam ser resolvidas dessa forma. A lógica dessa linha de raciocínio consiste em o oponente mais fraco provavelmente seja o perdedor. Dessa maneira, o animal mais fraco pode ganhar em aptidão ao retirar-se da luta, antes de despender alto custo numa

perda inevitável. Uma predição posterior a esta ideia é a de que quanto menor a diferença entre as habilidades de luta entre os oponentes, maior será o tempo e intensidade da luta. Muitos estudos empíricos sustentam essa predição, como, por exemplo, os rugidos emitidos por veados machos numa luta e que se correlacionam com a força e a capacidade de resistência. Dessa forma, várias lutas são resolvidas tendo como base as diferenças entre os rugidos (Clutton-Brock & Albon 1979). As lutas entre lagartos machos são geralmente ganhas pelo indivíduo que apresenta uma maior capacidade de resistência locomotora, com exibições de empurrões servindo de indicadores sobre a habilidade de luta e de resistência. Assim sendo, é mediante esses indicadores que as lutas se resolvem (Brandt 2003).

Esses e outros exemplos demonstram como um animal se comporta ao longo de uma luta, com consequências importantes para sua aptidão. O comportamento nas lutas tem várias implicações em populações, como por exemplo, a influência da agressão sobre a emigração, a mortalidade e a reprodução, todos com impacto significativo sobre o crescimento populacional (Huntingford & Turner 1987). Os modelos ecológicos que incorporam tais processos podem potencialmente promover a compreensão e a previsão de eventos populacionais (Sutherland 1996). Por exemplo, alguns modelos desenvolvidos primeiramente por Fretwell & Lucas (1970) descrevem como os animais se alimentam em grupos, distribuindo-se entre as áreas de alimentos, além de locomoverem livremente entre si (a distribuição livre ideal).

Os modelos mais complexos incorporam interações dominantes, de forma que alguns indivíduos despóticos sejam capazes de monopolizar as áreas mais ricas, gerando a distribuição despótica ideal (Fretwell & Lucas 1970; Milinski & Parker 1991; Huntingford

1993). Os modelos despóticos ideais podem prever como os animais são distribuídos no espaço e no que se refere ao aumento do tamanho e da biomassa da população (Ruxton *et al.* 1999). As premissas do ideal básico do modelo despótico foram testadas em peixes salmonídeos jovens, que, num riacho simulado, se alimentam em áreas de qualidades fixas, mas diferentes. Foi observado que o uso do padrão de áreas em relação ao ranqueamento ocorreu da forma prevista (Hakoyama & Iguchi 2001). No entanto, ainda não está claro como o *status* serve para predizermos o desempenho em condições mais complexas presentes em rios e riachos naturais.

A EVOLUÇÃO DA AGRESSÃO

Há duas fontes principais de evidências sobre a reconstrução da história filogenética do comportamento agressivo para quaisquer espécies: a dedução de onde surgiram as exibições de agressividade e os tipos de mudanças que ocorreram durante o passado evolutivo (Huntingford & Turner 1987). Em primeiro lugar, pode-se usar o registro de fósseis. Apesar de o comportamento não se fossilizar, as estruturas vinculadas a ele podem servir de evidência. Por exemplo, na Europa e na Ásia há um extenso registro de fóssil de um veado gigante, *Megaloceros giganteus* (González *et al.* 2000). Esse registro demonstra a história de um aumento progressivo do tamanho dos chifres, particularmente em machos, associado a um grosso arcabouço ósseo entre os chifres. Além disso, eles se tornaram mais complexos e mais oblíquos, ao invés de se apresentarem na posição vertical. As considerações sobre as estruturas e orientações dos chifres do veado gigante sugerem que eram utilizados nos embates entre machos, com os chifres entrecruzando-se à medida que os oponentes baixavam suas cabeças até quase atingirem a base (Lister 1994). A modelagem dos custos em produzir os enormes chifres nesses animais, tanto em termos de energia quanto de minerais, demonstra como a

seleção sexual por chifres grandes foi sobreposta pela seleção natural por um corpo e chifres menores, acarretando na extinção progressiva dos veados gigantes (Moen *et al.* 1999).

Uma segunda fonte de evidência sobre a evolução das lutas consiste na comparação dos comportamentos agressivos de animais, cujas relações filogenéticas são conhecidas. Esta linha de raciocínio tem obtido bastante respaldo atualmente, devido ao desenvolvimento de filogenias específicas com bases em evidência molecular. Por exemplo, certas espécies de insetos apresentam duas ou mais formas distintas. Algumas não possuem asas, vivendo e reproduzindo-se dentro da área em que eclodiram, enquanto outras possuem asas, dispersando-se para novas áreas de reprodução. Em algumas dessas, por sua vez, há uma casta de soldados, que são indivíduos com asas curtas e membros dianteiros aumentados, usados na defesa do território em casos de invasão. As filogenias com base nas sequências de DNA mitocondrial têm sido utilizadas para responder a diversas questões sobre a evolução de um determinado traço comportamental. As castas de soldados provavelmente se originaram (uma ou no máximo duas vezes na história evolutiva) a partir das formas de insetos alados, tendo-se separado de um número de linhagens (Crespi *et al.* 1998).

Os detalhes do comportamento agressivo podem ser utilizados na reconstrução filogenética, juntamente com os caracteres morfológicos e genéticos (Stuart *et al.* 2002). Por exemplo, o comportamento observado durante embates agressivos em machos de diversas espécies de mamíferos foi utilizado para examinar a origem filogenética dos cetáceos. Embates de cabeças presentes em lutas entre machos são observados somente em ruminantes, hipopótamos e cetáceos, respaldando a ideia de que estes últimos devam ser classificados com os Artiodátilos (Lusseau 2003).

APLICAÇÕES PRÁTICAS DE PESQUISAS SOBRE AGRESSÃO

As seções prévias forneceram uma visão geral dos diferentes tipos de respostas à questão “Por que os animais lutam?”. Este vasto conjunto de pesquisas interdisciplinares é de fundamental interesse: a agressão é um padrão comportamental dramático e espetacular que é difundido no reino animal e o entendimento de por que ele ocorre e por que tem uma determinada forma é um desafio fascinante para os biólogos comportamentais. Entretanto, as respostas a essas perguntas são potencialmente também de importância prática, pois se entendermos porque os animais lutam, podemos controlar sua ocorrência, quando e como serão expressas. Uma demonstração particularmente dramática (senão eticamente questionável) do fato de que conhecimento é poder é fornecida pelo neurocientista espanhol Delgado. Ele manteve um touro de carga parado por meio de estimulação do cérebro desse animal com um eletrodo implantado na amígdala (Delgado 1967).

Nesta última seção são fornecidos exemplos da aplicação do conhecimento sobre a biologia da agressão, a partir de estudos sobre suas causas, desenvolvimento, função e evolução. Uma boa demonstração é a compreensão do estímulo que ativa ou inibe a agressão, através do uso de dispersores de feromônios para suprimir uma agressividade problemática em cães e gatos (Mills & Mills 2001). Um outro exemplo de aplicação prática adequada é a relação entre a serotonina e o *status* de subordinação em vertebrados proposta por Winberg *et al.* (2001). Nesse estudo, foi observado que havia redução dos níveis de agressividade, quando as trutas recebiam alimentos contendo altos níveis de um precursor natural da serotonina. Devido à redução na agressividade sem a supressão de alimentos ou de crescimento, este pode procedimento ser potencialmente utilizado para melhorar a produção dos peixes cultivados.

No que se refere aos processos de desenvolvimento, os programas de reprodução sele-

tiva para características comportamentais desejadas são bastante antigos, como uma menor agressividade em animais em cultivo ou maior em animais lutadores (como em cães de guarda e galos de briga). A maior compreensão que temos atualmente sobre os mecanismos genéticos determinantes da agressão pode tornar esse processo mais eficiente. Durante séculos, os treinadores têm utilizado programas de reforço para aumentar ou diminuir a agressividade em cães e gatos. No entanto, um melhor entendimento sobre o papel da experiência social no desenvolvimento da agressão pode tornar esse processo bem mais eficiente (Bradshaw 1992; Lockwood 1995). Salientamos que esse processo pode também auxiliar em programas de treinamento com espécies não domésticas. Por exemplo, a manipulação da experiência precoce na larvicultura de peixes salmonídeos pode melhorar a habilidade desses animais competirem por alimentos após serem reintroduzidos na natureza, o que melhoraria sua sobrevivência (Brown & Laland 2002).

A compreensão por uma perspectiva ecológica dos meios pelos quais o comportamento agressivo é modulado pelos benefícios do ganho e custos das lutas pode também ser aplicada com vantagens. Por exemplo, a agressão em grupos de salmões atlânticos cultivados pode ser drasticamente reduzida pela presença de coespecíficos. Essa redução pode ser desencadeada pelo aumento da velocidade de corrente da água, o que tornaria as interações agressivas energeticamente mais dispendiosas (Jobling *et al.* 1993).

As reconstruções da história filogenética da agressão em linhagens específicas são relativamente deslocadas, no contexto atual, de uma perspectiva prática, apesar de serem interessantes do ponto de vista da biologia fundamental. Entretanto, muitas perspectivas derivadas de estudos sobre a evolução da agressão são importantes na dedução sobre o comportamento da espécie humana (Huntingford & Turner 1987). À medida que as ações agonísticas evoluem em uma dada linhagem, elas tendem a se conservar

por longos períodos, havendo poucas mudanças. Entretanto, altos níveis de manifestação de agressão (como a ausência de territorialidade ou a natureza das interações de dominância) são muito mais variáveis, com uma história evolutiva de mudanças relativamente rápidas em resposta a alterações no meio ambiente, especialmente em animais com cérebros grandes e sistemas sociais complexos. Por essas razões, as tentativas de se elaborar deduções sobre o comportamento agressivo “natural” na espécie humana, a partir dos dados sobre outros animais (Por exemplo, que somos territoriais porque outros primatas são – Ardrey 1966 –; que temos hierarquias de dominância porque os babuínos são hierárquicos – Morris 1969), devem ser cautelosas.

REFERÊNCIAS

- Ardrey R. 1966. *The Territorial Imperative*. New York: Atheneum.
- Bass A. 1992. Dimorphic male brains and alternative reproductive tactics in a vocalizing fish. *Trends in Neuroscience* 15: 139-45.
- Benus I. 1988. Aggression and coping differences in behavioural strategies between aggressive and non-aggressive male mice. Tese de Doutorado, University of Groningen, The Netherlands.
- Benus RF, Bohus B, Koolhaas JM, Van Oortmersen GA. 1991. Heritable variation of aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* 47: 1008-19.
- Black-Cleworth P. 1970. The role of electric discharges in the non-reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo*. *Animal Behav. Monog.* 3: 1-77.
- Blanchard DC, Panrapee C, Blanchard RJ, Clow DW, Hammer Jr RP, Rowlett JK, Bardo MT. 1991. Serotonin, but not dopamine, metabolites are increased in selected brain regions of subordinate male rats in a colony environment. *Brain Research* 568: 61-6.
- Bradshaw J. 1992. *The Behaviour of the Domesticated Cat*. Wallingford, UK: CAB International.
- Brandt Y. 2003. Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of Biological Sciences* 270 (1519): 106-8.
- Brantley RK, Wingfield JC, Bass AH. 1993. Sex steroid levels in *Porichthys notatus*, a fish with alternative reproductive tactics, and a review of the hormonal bases for male dimorphism among teleost fishes. *Hormones and Behaviour* 27: 332-47.
- Breuner CW, Wingfield JC. 2000. Rapid behavioural response to corticosterone varies with photoperiod and dose. *Hormones and Behavior* 37: 23-30.
- Brick O, Jakobsson S. 2002. Individual variation in risk taking: the effect of a predatory threat on fighting behavior in *Nannacara anomala*. *Behavioral Ecology* 13: 439-42.
- Briffa M, Elwood RW, Russ JM. 2003. Analysis of multiple aspects of a repeated signal: power and rate of rapping during shell fights in hermit crabs. *Behavioral Ecology* 14: 74-9.
- Briffa M, Elwood RW. 2001. Decision rules, energy metabolism and vigour of hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1841-8.
- Briffa M, Elwood RW. 2000. Analysis of the fine scale timing of repeated signals: does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour* 59: 159-65.
- Brown C, Laland K. 2002. Social enhancement and social inhibition of foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 61: 987-98.
- Chase ID, Tovey C, Spangler-Martin D, Manfredonia M. 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation

- of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 5744-9.
- Chellappa S, Huntingford FA, Strang RHC, Thomson RY. 1989. Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterostidae). *Journal of Fish Biology* 35: 275-86.
- Chellappa S, Yamamoto ME, Cacho MSRF, Huntingford FA. 1999a. Prior residence, body size and the dynamics of territorial disputes between male freshwater angelfish. *Journal of Fish Biology* 55: 1163-70.
- Chellappa S, Yamamoto ME, Cacho MSRF. 1999b. Reproductive behaviour and ecology of two species of Cichlid fishes. In: A. L. Val and V. M. F. Almeida-Val (eds). *Biology of Tropical Fishes*. INPA: Manaus. 113-26.
- Chellappa S, Camara MR, Chellappa NT. 2003. Ecology of *Cichla monoculus* (Osteichthyes: Cichlidae) from a reservoir in the semi-arid region of Brazil. *Hydrobiologia* 504: 267-73.
- Clutton-Brock TH, Albon SD. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 69: 145-70.
- Compaan JC. 1993. Ontogeny of Aggression: A neuroendocrinological study in aggressive and non-aggressive mice (*Mus musculus domesticus*). Tese de Doutorado, University of Groningen, Holanda.
- Crespi BJ, Carmean DA, Mound LA, Worobey M, Morris D. 1998. Phylogenetics of social behavior in Australian gall-forming thrips: evidence from mitochondrial DNA sequence, adult morphology and behavior, and gall morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 63-180.
- Delgado JM. 1967. Aggression and Defense under Cerebral Radio Control. *UCLA Forum in Medical Sciences*, 7: 171-93. In: Clemente CD, Lindsey DB (eds.). *Aggression and Defense*. Berkeley: University California Press.
- Eibl-Eibesfeldt I. 1961. The fighting behaviour of animals. *Scientific American* 205: 112-21.
- Elwood RW, Wood KE, Gallagher MB, Dick TA. 1998. Probing motivational state during agonistic encounters in animals. *Nature* 393: 66-8.
- Elwood RW, Briffa M. 2001. Information gathering and communication during agonistic encounters: a case study of hermit crabs. *Adv. Study Behav.* 30: 53-97.
- Enquist M, Leimar O. 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour* 39: 1-9.
- Elwood RW, Neil SJ. 1992. *Assessments and Decisions: A study of information gathering by hermit crabs*. Boundary Row, London: Chapman and Hall.
- Falt B. 1978. Differences in aggressiveness between brooded and non-brooded domestic chicks. *Applied Animal Ethology* 4: 211-21.
- Finley LM, Haley LE. 1983. The genetics of aggression in the juvenile American lobster, *Homarus americanus*. *Aquaculture* 33: 135-39.
- Fox MF. 1978. *The Wild Candis*. New York: Van Nostrand.
- Fretwell SD, Lucas HL. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds I. Theoretical development. *Acta Biotheoretical* 19: 16-36.
- Gonzalez S, Kitchener AC, Lister AM. 2000. Survival of the Irish elk into the Holocene. *Nature* 405: 753-54.
- Gordon TP, Rose RM, Grady CL, Bernsetein I. 1979. Effects of increased testosterone secretion on the behaviour of adult male

- rhesus monkeys living in a social group. *Folia Primatologica* 32: 149-60.
- Gurney ME, Konishi M. 1980. Hormone induced sexual differentiation of brain and behaviour in zebra finches. *Science* 208: 1380-3.
- Hakoyama H, Iguchi K. 2001. Transition from a random to an ideal free to an ideal despotic distribution: the effect of individual differences in growth. *Journal of Ethology* 19: 129-37.
- Hamilton WD. 1979. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. pp. 167-220. In: Blum MS, Blum NA (eds.). *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. London: Academic Press.
- Haug M, Brain PF. 1979. Effect of treatment with testosterone and oestradiol on the attack directed by groups of gonadectomized male and female mice towards lactating intruders. *Physiology and Behavior* 23: 397-400.
- Horrocks J, Hunte W. 1984. Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: an appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour* 31: 712-82.
- Huntingford FA. 1984. *The Study of Animal Behaviour*. London: Chapman and Hall.
- Huntingford FA, Turner AK. 1987. *Animal Conflict*. London: Chapman and Hall.
- Huntingford FA. 1993. Can cost-benefit analysis explain fish distribution patterns? *Journal of Fish Biology* 43 (Supp A): 289-308.
- Huntingford FA, Taylor AC, Sneddon LU, Neat F. 2000. Prowess and the Resolution of Animal Fights. pp. 259-76. In: Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (eds.). *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press.
- Jobling M, Baardvik BM, Christiansen JS, Jørgensen EH. 1993. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. *Aquaculture International* 1: 95-111.
- Kluge AG. 1981. The life history, social organization and parental behaviour of *Hyla rosenbergi* a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 160: 1-170.
- Koolhaas JM, Korte SM, De Boer SF, Van Der Vegt BJ, Van Reenen CG, Hopster H, De Jong IC, Ruis MAW, Blokhuis HJ. 1999. Coping styles in animals: current status in behaviour and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioural Reviews* 23: 925-35.
- Kravitz EA. 2000. Serotonin and aggression: insights gained from a lobster model system and speculations on the role of amine neurons in a complex behavior. *Journal of Comparative Physiology A* 186: 221-38.
- Krebs JR, Davies NB. 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. 3a ed. São Paulo: Atheneu Editora.
- Kruijt JP. 1964. Ontogeny of social behaviour in Burmese jungle fowl (*Gallus gallus spacciticeus*). *Behaviour* 12: 1-201.
- Lagerspetz KYH. 1979. Modification of aggressiveness in mice. pp. 66-82. In: Feshbach S, Fraczek A (eds.). *Aggression and Behaviour Change*. New York: Praeger.
- Lister AM. 1994. The Evolution of the Giant Deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach). *Zoological Journal of the Linnean Society* 112 (1-2): 65-100.
- Lockwood R. 1995. The ethology and epidemiology of canine aggression. In: Serpel J, Jagoe S (eds.). *The Domestic Dog: its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Lopez P, Martin J. 2002. Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 461-5.
- Loerenz K. 1966. *On Aggression*. London: Methuen.
- Lusseau D. 2003. The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the *Cetartiodactyla* clade. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 531-5.
- Maler L, Ellis WG. 1987. Inter-male aggressive signals in weakly electric fish are modulated by monoamines. *Behav. Brain Res* 25: 75-81.
- Marler CA, Bester-Meredith JK, Trainor BC. 2003. Paternal Behavior and aggression: Endocrine mechanisms and nongenomic transmission of behavior. *Advances in the Study of Behavior* 32: 263-323.
- Milinski M, Parker GA. 1991. Competition for resources. pp. 137-168. In: JR Krebs, NB Davies (eds.). *Behavioural Biology: An Evolutionary Approach*. 3^a ed. Blackwell Scientific Publications.
- Mills DS, Mills CB. 2001. Evaluation of a novel method for delivering a synthetic analogue of feline facial pheromone to control urine spraying by cats. *Veterinary Record* 149: 197-9.
- Moen RA, Pastor J, Cohen Y. 1999. Antler growth and extinction of Irish Elk. *Evolutionary Ecology Research* 1: 235-49.
- Moore MC, Hews DK, Knapp R. 1998. Hormonal control and evolution of alternative male phenotypes: generalizations of models for sexual differentiation. *American Zoologist* 38: 133-51.
- Morris D. 1969. *The Human Zoo*. London, Jonathan Cape. U.K.
- Moss R, Watson A, Rothery P, Glennie W. 1982. Inheritance of dominance and aggressiveness in captive red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. *Animal Behaviour* 8: 1-18.
- Mugford RA, Nowell NW. 1970. Pheromones and their effect on aggression in mice. *Nature* 226: 967-8.
- Nelson RJ. 2000. *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Nikoletseas M, Lore R. 1981. Aggression in domesticated rats in a burrow-digging environment. *Aggressive Behavior* 7, 245-52.
- Nosil P. 2002. Food fights in house crickets, *Acheta domesticus*, and the effects of body size and hunger level. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie* 80: 409-17.
- Panksepp JB, Yue Z, Drerup C, Huber R. 2003. Amine neurochemistry and aggression in crayfish. *Microscopy Research and Technique* 60: 360-8.
- Pasi BM, Carrier DR. 2003. Functional trade-offs in the limb muscles of dogs selected for running vs. fighting. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 324-32.
- Reisner IR, Mann JJ, Stanley M, Huang YY, Houpt KA. 1996. Comparison of cerebrospinal fluid monoamine metabolite levels in dominant-aggressive and non-aggressive dogs. *Brain Research* 714: 57-64.
- Rowland WJ, Bolyard KJ, Jenkins JJ, Fowler J. 1995. Video playback experiments on stickleback mate choice: female motivation and attentiveness to male colour cues. *Animal Behaviour* 49: 1559-67.
- Ruxton GD, Armstrong JD, Humphries S. 1999. Modelling territorial behaviour of animals in variable environments. *Animal Behaviour* 58: 113-20.
- Searcy WA, Nowicki S. 2000. Male-Male Competition and Female Choice in the Evo-

- lution of Vocal Signalling. pp. 301-315. In: Espmark Y, Amundsen T, Rosenqvist G (eds.). *Animal Signals: Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Noruega: Tapir Academic Press.
- Simmons LW, Tomkins JL, Hunt J. 1999. Sperm competition games played by dimorphic male beetles. *Proceeding of the Royal Society of London B* 266: 145-50.
- Sluifster F. 1994. *Y Chromosome, Aggression and Coping*. Tese de Doutoramento, University of Groningen, Holanda.
- Stuart AE, Hunter FF, Currie DC. 2002. Using behavioural characters in phylogeny reconstruction. *Ethology, Ecology and Evolution* 14: 129-39.
- Sutherland WJ. 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. London: Oxford University Press.
- Tinbergen N. 1951. *The Study of Instinct*. London: Oxford University Press.
- Tonkiss J, Smart JL. 1982. Interactive effects of genotype and early life undernutrition on the development of behaviour in rats. *Developmental Psychobiology*, 16: 287-301.
- Vom Saal FS. 1983. Models of early hormonal effects in intrasexual aggression in mice. pp. 197-222. In: Svare BB (ed.). *Hormones and Aggressive Behaviour*. New York: Plenum Press.
- Winberg S, Nilsson GE. 1983. Time-course of changes in brain serotonergic activity and brain tryptophan levels in dominant and subordinate juvenile arctic charr. *Journal of Experimental Biology* 179: 181-94.
- Winberg S, Overli O, Lepage O. 2001. Suppression of aggression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by dietary L-tryptophan. *Journal of Experimental Biology* 204: 3867-76.
- Wingfield JC. 1985. Short-term changes in plasma levels of hormones during establishment and defense of a breeding territory in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Hormones and Behavior* 19: 174-87.
- Yang EJ, Wilczynski W. 2002. Relationships between Hormones and Aggressive Behavior in Green Anole Lizards: An Analysis Using Structural Equation Modeling. *Hormones and Behavior* 42: 192-205.
- Zack S. 1975. A description and analysis of agonistic behaviour patterns in an opisthobranch mollusc *Hermisenda crassicornis*. *Behaviour* 53: 238-67.

