

SUBSTÂNCIA DE ALARME E CAIROMÔNIOS NO AMBIENTE AQUÁTICO:
AÇÃO COMBINADA CONTRA PREDACÃO?

ALARM SIGNAL AND CAIROMONES IN THE AQUATIC ENVIRONMENT:
COMBINED ACTION AGAINST PREDATION?

Majer, A. P.¹

¹Faculdade Estácio Cotia – ESTÁCIO COTIA - SP
Alessandra.majer@gmail.com

Resumo

A redução dramática no valor adaptativo causada pela predação representa uma força seletiva intensa sobre a presa. Neste sentido, características que permitam que esta avalie seu risco de predação e o reduza tenderão a ser selecionadas. Nos sistemas aquáticos os sinais químicos fornecem informações confiáveis sobre esse risco para diversas espécies. Estes sinais podem ser divididos em dois grupos: as substâncias de alarme e os cairomônios. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo comparar esses dois tipos de sinais, levantando seus benefícios e potencial em termos de aprendizagem, assim como a interface entre ambos. Os dados da literatura descrevem os Sinais de Alarme como substâncias químicas liberadas por coespecíficos ou por outros membros da comunidade que estejam sujeitos aos mesmos predadores, enquanto os cairomônios são pertinentes a biologia do predador, atuando como um indicativo da sua presença. Através do aprendizado por associação diferentes pistas químicas podem ser percebidas por um mesmo organismo, aumentando sua capacidade de escape e, portanto, reduzindo a pressão de predação sofrida.

Palavras-Chave: Sinal de Alarme; Cairomônio; Predação; Espécies Aquáticas.

Abstract

The dramatic reduction in adaptive value caused by predation represents an intense selective force on the prey. In this sense, characteristics that allow it to assess its risk of predation and reduce it will tend to be selected. In aquatic systems, chemical signals provide reliable information about this risk for several species. These signals can be divided into two groups: alarm signals and kairomones. In this context, the present study aimed to compare these two types of signals, raising their benefits and potential in terms of learning, as well as the interface between both. The literature data describe alarm signals as chemical substances released by co-specifics or by other community members who are subject to the same predators, while kairomones are pertinent to the biology of the predator, acting as an indication of its presence. Through learning by association different chemical cues can be perceived by the same organism, increasing its escape capacity and, therefore, reducing the pressure of predation suffered.

Keywords: Alarm Signal; Kairomone; Predation; Aquatic Species.

A redução dramática em termos de valor adaptativo causada pela predação

representa uma intensa força seletiva sobre a presa (POLLOCK & CHIVERS, 2004),

especialmente para organismos com alta mortalidade nos estágios pré-reprodutivos (WISENDEN, 2019). Esta força pode gerar alterações acentuadas no seu uso de habitat, alimentação, morfologia, crescimento e comportamento (LASS & SPAAK, 2003). Sendo assim, a detecção direta ou indireta de um possível predador traz benefícios incontestáveis, uma vez que permite à presa reduzir a probabilidade de um encontro com este e/ou possibilita uma maior chance de sobrevivência a este confronto (CHIVERS *et al.*, 2002).

Entretanto, comportamentos que evitem o ataque de predadores, assim como competidores que causem danos físicos ou morte, reduzem o tempo alocado para atividades vitais dos organismos, como forrageio, defesa de território e reprodução (e.g. JONES & PASZKOWISK, 1997; TRUSSEL *et al.*, 2003). Sendo assim, os indivíduos capazes de ajustar a intensidade da resposta contra predação com as suas atividades vitais, de acordo com o seu nível de intensidade, apresentarão uma vantagem seletiva, já que serão capazes de otimizar o seu desempenho.

Neste sentido, sinais químicos liberados por predadores ou coespecíficos próximos podem fornecer uma fonte de informação importante (WISENDEN, 2019). Nos sistemas aquáticos os sinais químicos fornecem informações valiosas sobre o risco

de predação. Isto se dá principalmente para animais com capacidade visual reduzida, em condições em que a percepção visual é limitada (e.g. águas turvidas e áreas densamente vegetadas) e mesmo para a detecção de predadores de crípticos (GODARD *et al.*, 1998).

As substâncias químicas que fornecem informações sobre o risco de predação podem ser divididas em dois tipos: as substâncias de alarme e os cairomônios. As substâncias de alarme são aquelas liberadas por coespecíficos ou por outros membros da comunidade que estejam sujeitos aos mesmos predadores. Já os cairomônios aqui serão considerados como aquelas substâncias pertinentes a biologia de um predador e que são percebidas por uma presa como um indicativo da presença deste organismo (modificado de DICKE & SABELIS, 1988).

Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo comparar esses dois tipos de sinais, levantando seus benefícios e potencial em termos de aprendizagem, assim como a interface entre ambos. Para isso foram coletados dados da literatura específica da área, por meio de levantamento bibliográfico em bases de dados científicas.

Os dados relativos aos sinais de alarme pontuam que existem dois tipos de sinais de alarme. No primeiro, as

substâncias químicas são liberadas pelo indivíduo caso este seja perturbado ou estressado, antes da captura. Este tipo de sinal químico é chamado de sinal de perturbação (do inglês “disturbance cues” - BAIROS-NOVAK *et al.*, 2019). Já no segundo caso, as substâncias são liberadas quando a presa é capturada e este tipo de pista é chamado de sinal de alarme liberado por dano (do inglês “damage-released alarm cues” - e.g. MAJER *et al.*, 2009; SEHR & GALL, 2016). Um exemplo ocorre nos peixes da superordem Ostariophysii, onde a substância de alarme é encontrada contida em células especiais, as chamadas “células com substância de alarme”. Por estas células não apresentarem um ducto para o meio externo o único modo do seu conteúdo ser liberado é através do dano tecidual. Este dano é causado geralmente pelo processo de predação (captura, manipulação e ingestão) servindo como uma informação pública do risco de predação (WISENDEN & THIEL, 2002).

As substâncias químicas responsáveis pelo sinal por dano são em sua maior parte desconhecidas. Já no caso do sinal de perturbação acredita-se que, em vertebrados um componente chave seja a amônia (peixes - HAZLETT, 1990, e sapos - KIESECKER *et al.*, 1999), e este fato poderia explicar a ação mais ampla, em termos

taxonômicos, verificada para este tipo de sinal.

O sinal de perturbação de modo geral seria um indicador de risco intermediário, resultando assim, em respostas comportamentais de intensidade moderada quando comparadas com as causadas por substância de alarme por dano. Entretanto este tipo de sinalização já é suficiente para promover benefícios em termos de sobrevivência durante um encontro com um predador (MIRZA & CHIVERS, 2002). Por outro lado, um estudo recente demonstrou que este tipo de sinal é claramente capaz de iniciar defesas coordenadas de grupo entre conespecíficos familiares, com essas envolvendo a formação e adensamento de cardumes, congelamento e mudanças abruptas e velozes de direção (BAIROS-NOVAK *et al.*, 2019).

A maioria dos trabalhos trata sobre a sinalização de alarme provocada por dano tecidual, sendo este tipo de substância encontrada desde ciliados até anfíbios (CHIVERS & SMITH, 1998). Estes trabalhos apontam para alterações comportamentais causadas por estas substâncias, influenciando tanto a intensidade e velocidade dos movimentos como resultando em uma maior tendência à agregação, como observado por Wisenden e colaboradores (2003). Neste trabalho, os

autores demonstraram que ao adicionar uma substância de alarme numa armadilha os peixes tenderiam a entrar, caso dentro desta fosse mantido um cardume. A conclusão foi que a substância de alarme na ausência de um cardume induz a fuga da área, porém na presença deste atua de modo sinérgico, acentuando a coesão do grupo. Alterações no comportamento alimentar também já foram observadas por Trussel e colaboradores (2003). Estes autores demonstraram que duas espécies de gastrópode, uma predadora e uma herbívora, sofreram uma redução acentuada da sua taxa alimentar quando mantidas com as pistas químicas liberadas pela predação de coespecíficos.

Entretanto, também existem evidências de que a sinalização de alarme pode levar a alterações morfológicas e mesmo a alterações nos padrões de história de vida. Crowl e Covich (1990) demonstraram que substâncias químicas liberadas pelos gastrópodes *Physella virgata* durante a predação pelos camarões *Ortonectes virilis* causavam uma alteração no padrão da sua história de vida. Quando mantidos em águas provenientes de locais com predação frequente, este gastrópodes apresentaram uma maturação mais tardia, assim como um maior tamanho e longevidade. Esta alteração foi explicada pelo fato do camarão predador apresentar

uma preferência pelos indivíduos menores e sendo assim, esta plasticidade fenotípica do gastrópode funcionaria como uma estratégia contra a predação (CROWL & COVICH, 1990).

Em alguns casos, o sinal de alarme liberado por dano em alguns animais permanece íntegro mesmo após a passagem do seu emissor pelo trato digestivo do predador. Deste modo, ao liberar seus dejetos o predador fornece o sinal de alarme do indivíduo consumido, alertando os co-específicos da presa sobre a sua presença. Este fato já foi observado tanto para peixes como para cobras piscívoras (GODARD *et al.*, 1998).

Por outro lado, os cairomônios também são considerados como um importante fator nos processos evolutivos e ecológicos, por permitirem a sobrevivência das presas à pressão de predação (ALVAREZ *et al.*, 2014). Um grupo amplamente estudado quanto aos efeitos sofridos pela presença dos cairomônios são os organismos planctônicos. Em parte este fato se deve a maior exposição destes organismos a predação devido à impossibilidade de se refugiar na coluna d'água, com este refúgio sendo adquirido através das alterações morfológicas, comportamentais e de história de vida (LASS & SPAAK, 2003). Um exemplo é o trabalho desenvolvido por Forward Jr e Rittschof

(2000). Os autores demonstraram que substâncias resultantes da degradação de dissacarídeos presentes no muco liberado pela pele dos peixes *Fundulus heteroclitus* atuam como cairomônios sobre as larvas dos caranguejos *Rhithropanopeus harrisi*. Estas larvas, na presença de um certo limiar de luminosidade, migram em direção a regiões mais profundas, evitando assim predadores visuais, voltando para as regiões mais rasas para se alimentar entre o anoitecer e o amanhecer. Os cairomônios alteram o limiar desta fotoresposta envolvida no padrão de migração vertical, resultando numa permanência das larvas numa faixa mais profunda mesmo com uma quantidade mínima de luz. Deste modo, as larvas percebendo quimicamente a presença do predador visualmente orientado protelam a sua alimentação para um período menos iluminado (FORWARD JR & RITTSCHOF, 2000).

Outros trabalhos porém apontam os cairomônios como produtos do metabolismo. Esta hipótese foi testada por Cohen e Ritz (2003) utilizando como modelo o cavalo marinho *Hippocampus abdominalis* e sua presa o misidáceo *Paramesopodopsis rufa*. Os autores observaram que pouco antes do ataque o cavalo marinho era capaz de suprimir a liberação dos cairomônios perceptíveis pelo misidáceo. Através desta evidência os autores discutiram como

provável que o cairomônio seja um produto do metabolismo essencial, cuja liberação pode ser impedida no momento crítico da predação.

Nesse cenário de sinalização química as evidências apontam que um determinado indivíduo pode responder a diferentes sinais indicativos de risco de predação, como por exemplo, a substâncias de alarme de diferentes espécies. Este tipo de resposta pode refletir relações filogenéticas próximas (MIRZA & CHIVERS, 2001b), e em muitos casos a estrutura química das substâncias de alarme pode ser idêntica ou muito semelhante (VON ELERT & POHNERT, 2000). Entretanto, o reconhecimento de sinais de alarme heteroespecíficos pode ser aprendido, e ocorre comumente entre presas que co-ocorrem e estão expostas aos mesmos predadores (CHIVERS *et al.*, 2002). Estas presas ecologicamente similares são consideradas como membros de uma mesma guilda de presas (MIRZA & CHIVERS, 2003). Do mesmo modo que seria para um coespecífico, é benéfico para uma presa adquirir informações sobre o risco de predação provenientes de indivíduos da sua guilda. Mirza e Chivers (2001) demonstraram que o peixe *Pimephales promelas* aprende a identificar o sinal de alarme de um outro membro da sua guilda (*Culaea inconstans*) através da associação

do seu sinal de alarme com o dos coespecíficos. Pollock e Chivers (2004) mostraram que a densidade afeta positiva e diretamente este aprendizado, demonstrando a influência de uma variável ecológica nesta resposta aprendida.

A associação entre o sinal de alarme emitido por um coespecífico e as substâncias químicas liberadas naturalmente pelo predador também podem levar ao aprendizado e ao reconhecimento desses caimões, mesmo na ausência da substância de alarme. E esta mesma associação ainda ocorre entre um sinal de alarme heteroespecífico e um caimão liberado por um predador conhecido (MIRZA & CHIVERS, 2003). Sendo assim, são observados modos distintos de reconhecimento adquirido, um baseado na associação entre um sinal heteroespecífico desconhecido e um caimão e o outro na associação entre um sinal de alarme coespecífico conhecido e um heteroespecífico desconhecido.

É interessante notar que o grau de sofisticação da percepção quimiossensorial de risco pode ser extremamente complexa. Brown e colaboradores (2002) observaram que jovens de espécies piscívoras podem responder aos sinais de alarme liberados por espécies que futuramente serão suas presas. Durante o crescimento, estes

indivíduos passam de integrantes da guilda de presas à predadores, de acordo com seu desenvolvimento ontogenético. Deste modo, ocorre uma alteração no tipo de reação ao sinal de alarme, sendo esta inicialmente de fuga e posteriormente de atração por uma presa em potencial. Segundo os autores, é interessante também notar que o fator determinante nesta alteração de comportamento é a altura do corpo do peixe, que não se relaciona diretamente com o comprimento, e que é um fator que influencia diretamente no risco de predação. Indivíduos que não sofrem restrição alimentar apresentarão uma maior altura e portanto apresentarão esta mudança comportamental com menor tamanho corporal. Esta mudança portanto é fenotipicamente plástica, acompanhando o trade-off (balanço) entre risco e benefício (BROWN *et al.*, 2002).

Os benefícios provenientes da liberação de uma substância de alarme para o coespecíficos receptores são claros, uma vez que com esta informação estes serão capazes de evitar um encontro com um possível predador, ou mesmo ter uma maior chance de escapar deste (BAIROS-NOVAK *et al.*, 2019)). De fato, Chivers e colaboradores (2002) demonstraram que os peixes *Pimephales promelas* capazes de reconhecer os sinais de alarme liberados juntamente com os dejetos de um predador

desconhecido sobreviveram por mais tempo nos aquários de teste.

Já para o indivíduo emissor do sinal o benefício poderia estar na percepção deste por outros predadores em potencial. Estes ao disputar a presa poderiam fornecer-lhe uma oportunidade de fuga ou, em se tratando de uma espécie canibal, consumir o predador inicial. Nilsson e Brönmark (1999) observaram que os peixes canibais *Esox lucius* preferem presas menores do que o previsto pelo modelo de forrageio ótimo. Os autores demonstraram que esta preferência se deve ao fato de que quanto maior a presa, maior o tempo de manipulação necessário para o seu consumo e quanto maior este tempo maior a chance de um coespecífico, um possível cleptoparasita ou predador ser atraído. Wisenden e Thiel (2002) verificaram diretamente em experimentos de campo a atração de predadores pela substância de alarme extraída de *Pimephales promelas*, em detrimento de uma outra espécie que não apresenta as células com esta substância. Já Chivers e colaboradores (1996) demonstraram que espécimes de *Pimephales promelas* capturados por *Esox lucius* tinham uma chance pequena, mas significativa de escape, caso um segundo indivíduo um pouco maior de *E. lucius* pudesse interferir. Sendo assim, este seria o possível mecanismo pelo qual as

substâncias de alarme teriam evoluído neste grupo.

Do mesmo modo que para a substância de alarme, os benefícios são claros para os organismos capazes de reconhecer os cairomônios. Entretanto, caso esta relação seja tão simples quanto parece, os custos para os predadores também são óbvios. Porém esta relação não é tão simples. Como apontado por Cohen e Ritz (2003) os predadores podem ser capazes de controlar a liberação dos cairomônios no momento do ataque à presa. Deste modo a pressão de seleção contra estes organismos e seus cairomônios não seria tão intensa.

Alguns trabalhos tentam estabelecer a relação e intensidade de reação das espécies de presa as substâncias de alarme, aos cairomônios e a ambos combinados. McCarthy e Fisher (2004) estudando populações de *Physella heterostropha pomila* observaram que as substâncias de alarme de coespecíficos provocaram uma resposta mais intensa do que os cairomônios. Este resultado foi atribuído ao fato de que nem todo encontro com um possível predador é igualmente perigoso, uma vez que eles não estariam a procura de presas continuamente. Já Jacobsen e Stabell (2004) não observaram uma resposta direta do gastrópode *Tegulla funebris* aos possíveis cairomônios

liberados pelo seu predador, o siri *Callinectes bellicosus*. Entretanto, uma resposta mais intensa de fuga foi observada quando adicionado o estímulo do siri se alimentando de coespecíficos, em comparação à simples adição do macerado de coespecíficos. Este fato é atribuído pelos autores à liberação de alguma substância pelo siri, possivelmente na urina, em resposta ao estímulo representado pela presa. As duas substâncias combinadas resultariam em um sinal de risco intenso percebido pelo gastrópode (JACOBSEN STABELL, 2004).

Um outro fator que pode influenciar o tipo de resposta tanto para substâncias de alarme, cairomônios ou a combinação de ambos é a experiência prévia. Pettersson e colaboradores (2000) observaram que nos peixes *Carassius carassius* este padrão é encontrado. Indivíduos retirados de locais sem os predadores apresentaram uma resposta de alarme mais acentuada do que aqueles retirados de áreas onde coexistiam com estes. Este fato pode ser explicado pelas alterações morfológicas observadas nos indivíduos familiarizados com os predadores. Estes apresentaram uma maior altura corporal, reduzindo o risco de predação. Deste modo por apresentarem uma defesa morfológica contra a predação a resposta de fuga se tornaria secundária (PETTERSSON *et al.*, 2000).

Por meio da discussão apresentada é possível observar a existência de ações separadas e combinadas de substâncias de alarme e cairomônios. Através da associação fica claro o aprendizado e consequente reconhecimento de várias substâncias químicas pelas espécies de estudadas. Infelizmente, com exceção dos peixes, não foram ainda realizados trabalhos sobre este tipo de aprendizado para a maioria dos organismos. De modo geral, para a maioria dos grupos os trabalhos se limitam a identificação da ocorrência de substâncias de alarme intra ou interespecíficas, ou mais raramente de cairomônios. Deste modo, falta identificar como os fatores densidade das espécies, organização do habitat, sobreposição do nicho das presas assim como da dieta dos predadores interferem nas respostas observadas (POLLOCK & CHIVERS, 2004).

Por outro lado, fica clara que a avaliação do risco ocorre continuamente enquanto os animais balanceiam as suas atividades vitais com o risco de morte. A habilidade de obter informações sobre os predadores presentes de modo seguro e responder de maneira flexível pode permitir a sobrevivência de presas em “ambientes ilhas”, apesar das diferenças encontradas em termos de predadores nestas comunidades distintas (HOOPER, 2001). Deste modo, todas as formas de informação

potencialmente contribuem com estes trade-off (balanços) comportamentais, e as repostas para estas interações podem claramente depender do contexto (WISENDEN *et al.*, 2003; BAIROS-NOVAK *et al.*, 2019).

Referências Bibliográficas

- ALVAREZ, M., LANDEIRA-DABARCA, A., PECKARSKY, B. Origin and specificity of predatory fish cues detected by *Baetis* larvae (Ephemeroptera; Insecta). **Animal Behaviour**, v. 96, p. 141-149, 2014.
- BAIROS-NOVAK, K. R., FERRARI, M. C. O., CHIVERS, D. P. A novel alarm signal in aquatic prey: Familiar minnows coordinate group defences against predators through chemical disturbance cues. **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 9, p. 1281-1290, 2019.
- BROWN, G. E., GERSHANECK, D. L., PLATA, D. L. GOLUB, J. L. Ontogenetic changes in response to heterospecific alarm cues by juvenile largemouth bass are phenotypically plastic. **Behaviour**, 139:913-27, 2002.
- CHIVERS, D.P., BROWN, G. E., SMITH, R. J. F. The evolution of chemical alarm signals: attracting predators benefits alarm signal senders. **Am. Nat.**, 148:649-59, 1996.
- CHIVERS, D. P., MIRZA, R. S., JOHNSTON J. G. Learned recognition of heterospecific alarm cues enhance survival during encounters with predators. **Behaviour**, 139:929-38, 2002.
- CHIVERS, D. P., SMITH, R. J. F. Chemical alarm signaling in aquatic predator/prey systems: a review and prospectus. **Ecoscience**, 5:338-52, 1998.
- CROWL, T. A., COVICH, A. P. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. **Science**, 247:949-51, 1990.
- DICKE, M., SABELIS, M. W. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? **Func. Ecol.**, 2:131-9, 1988.
- GODARD, R. D., BOWERS, B. B., WANNAMAKER, C. Responses of golden shiner minnows to chemical cues from snake predators. **Behaviour**, 135:1213-28, 1998.
- HAZLETT, B. A. Source and nature of disturbance system in crayfish. **J. Chem. Ecol.**, 20:2263-75, 1990.
- HOOOPER, K. R. Flexible antipredator behavior in a dragonfly species that coexists with different predator types. **Oikos**, 93:470-6, 2001.
- JACOBSEN, H. P., STABELL, O. B. Antipredator behaviour mediated by chemical cues: the role of conspecific alarm signaling and predator labelling in the avoidance response of a marine gastropod. **Oikos**, 104:43-50, 2004.
- JONES, H. M., PASZKOWSKI, C. A. Effects of exposure to predatory cues on territorial behaviour of male fathead minnows. **Env. Biol. Fish**, 49:97-109, 1997.
- KIESECKER, J. M., CHIVERS, D. P., MARCO, A., QUILCHANO, C., ANDERSON, M. T., BLAUSTEIN, A. R. Identification of a disturbance signal in larval red-legged frogs, *Rana aurora*. **Anim. Behav.**, 57:1295-00, 1999.
- LASS, S., SPAAK, P. Chemically induced anti-predator defenses in plankton: a review. **Hydrobiologia**, 491:221-39, 2003.
- MAJER, A. P., TRIGO, J. R.; DUARTE, L. F. L. Evidence of an alarm signal in Ophiuroidea (Echinodermata). **Marine Biodiversity Records**, v. 2, 2009.

- MCCARTHY, T. M., FISHER, W. A. Multiple predator avoidance behaviours of the freshwater snail *Physella heterostropha pomila*: responses vary with risk. **Fresh. Biol.**, 44:387-97, 2000.
- MIRZA, R. S., CHIVERS, D. P. Learned recognition of heterospecific alarm signals: the importance of a mixed predator diet. **Ethology**, 107:1007-18, 2001.
- MIRZA, R. S., CHIVERS, D. P. Are chemical alarm signals conserved within salmonid fishes? **J. Chem. Ecol.**, 27:1641-55, 2001b.
- MIRZA, R. S., CHIVERS, D. P. Behavioural responses to conspecific disturbance: chemicals enhance survival of juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis*, during encounter with predators. **Behaviour**, 139:1099-109, 2002.
- MIRZA, R. S., CHIVERS, D. P. Fathead minnows learn to recognize heterospecific alarm cues they detect in the diet of a known predator. **Behaviour**, 140:1359-69, 2003.
- NILSSON, P. A., BRÖNMARK, C. Foraging among cannibals and kleptoparasites: effects of prey size on pike behavior. **Behav. Ecol.**, 10:557-66, 1999.
- PETTERSSON, L. B., NILSSON, P. A., BRÖNMARK, C. Predator recognition and defense strategies in crucian carp, *Carassius carassius*. **Oikos**, 88:200-12, 2000.
- POLLOCK, M. S., CHIVERS, D. P. The effects of density on the learned recognition of alarm cues. **Ethology**, 110:341-9, 2004.
- SEHR, E. K.; GALL, B. G. Responses of an aquatic isopod and amphipod to chemical alarm cues from damaged conspecifics. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 31, n. 2, p. 231-237, 2016.
- TRUSSEL, G. C., EWANCHUCK, P. J., BERTNESS, M. D. Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. **Ecology**, 84:629-40, 2003.
- VON ELERT, E., POHNERT, G. Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. **Oikos**, 88:119-28, 2000.
- WEISSBURG, M. C., FERNER, M. C., PISUT, D. P., SMEE, D. L. Ecological consequences of chemically mediated prey perception. **J. Chem. Eco.**, 28(10):1953-70, 2002.
- WISENDEN, B. D. Evidence for incipient alarm signalling in fish. **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 9, p. 1278-1280, 2019.
- WISENDEN, B. D., THIEL T. A. Field verification of predator attraction to minnow alarm substance. **J. Chem. Ecol.**, 28:433-8, 2002.
- WISENDEN, B. D., POLLOCK, M. S., TREMAINE R. J., WEBB, J. M., WISMER, M. E., CHIVERS D. P. Synergistic interactions between chemical alarm cues and the presence of conspecifics and heterospecific fish shoals. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 54:485-90, 2003.