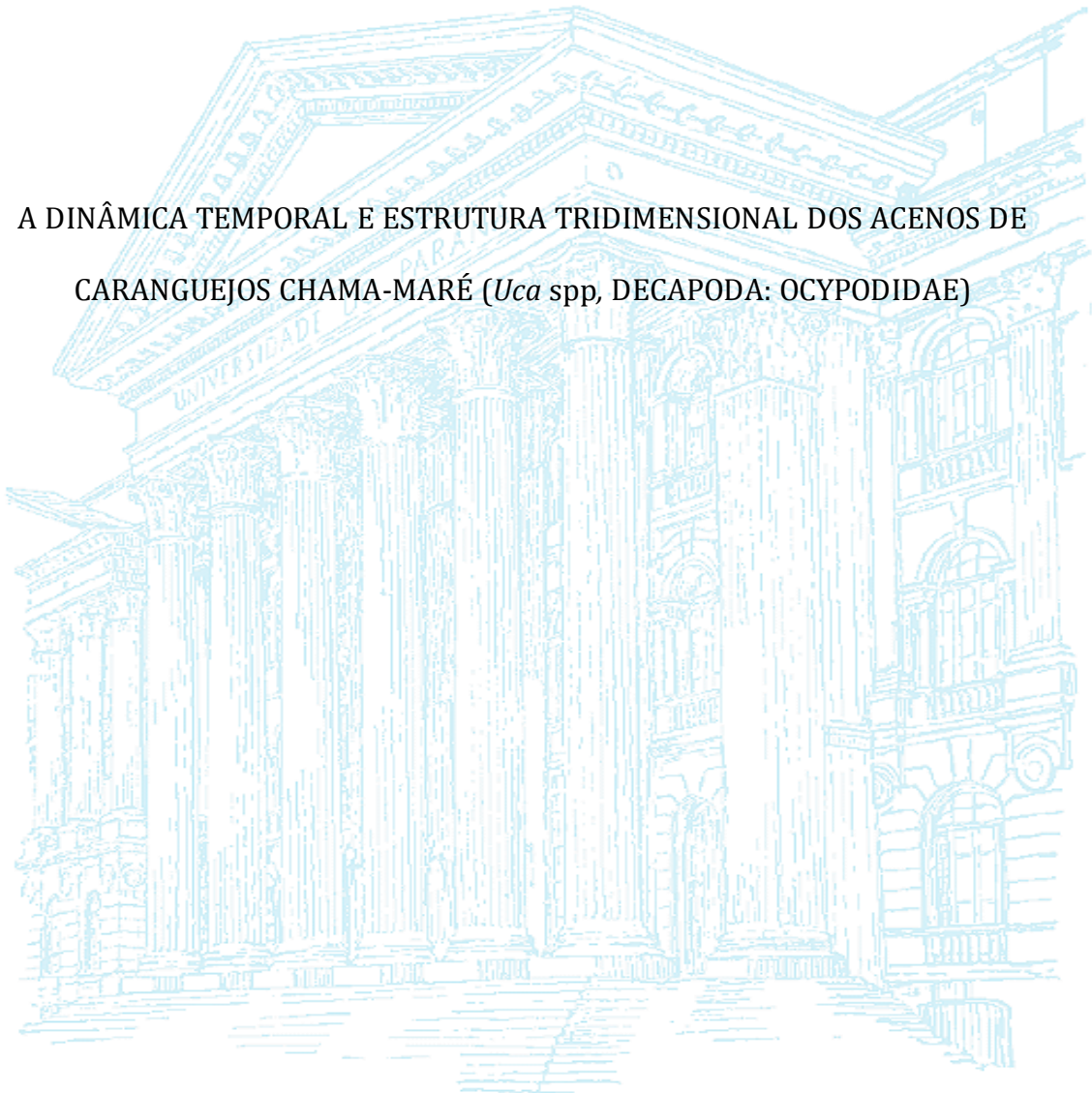


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANIELA MALGARINI PEREZ

A DINÂMICA TEMPORAL E ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DOS ACENOS DE
CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ (*Uca* spp, DECAPODA: OCYPODIDAE)



CURITIBA

2012

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANIELA MALGARINI PEREZ

A DINÂMICA TEMPORAL E ESTRUTURA TRIDIMENSIONAL DOS ACENOS DE
CARANGUEJOS CHAMA-MARÉ (*Uca* spp, DECAPODA: OCYPODIDAE)

Dissertação apresentada como requisito parcial a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, no curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie

CURITIBA

2012

Perez, Daniela Malgarini

A dinâmica temporal e estrutura tridimensional dos acenos de caranguejos Chama-Maré (*Uca* spp, Decapoda: Ocypodidae) / Daniela Malgarini Perez. – Curitiba, 2012.

56 f. : il., maps.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

Orientador: Marcio Roberto Pie

1. Caranguejo. 2. Decapode (Crustáceo). I. Pie, Marcio Roberto. II. Título.

CDD 595.386

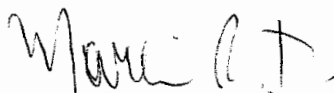
Termo de aprovação

A dinâmica temporal e estrutura tridimensional dos acenos de caranguejos chama-maré (*Uca* spp., Decapoda: Ocypodidae)

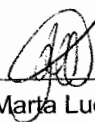
por

Daniela Malgarini Perez

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



Dr. Marcio Roberto Pie - UFPR
Presidente e Orientador



Dra. Marta Luciane Fischer - PUCPR



Dra. Tayla Coelho Gonçalves de Oliveira - IPeC

Curitiba, 30 de março de 2012.

AGRADECIMENTOS

Ao meu pai, por ter me ensinado a sempre sonhar alto e, principalmente, por acreditar na minha capacidade em atingir esses sonhos;

À minha mãe pelos dizeres sábios: “levanta e vai trabalhar!”. Você é responsável por muito daquilo que me tornei. E antes que você pense. Não! Eu não me refiro aos aspectos negativos;

À minha irmã Zazá, a única da família a sinceramente admitir não entender a real importância das minhas pesquisas;

À todo o resto da minha família. Avô, avós, tios, tias, primos e primas. Foi através de todas as brincadeiras e broncas que vocês montaram grande parte da estrutura que subi para chegar onde estou hoje;

Às minhas amigas desde os tempos de criança e adolescente Fafá, Paula e Iara. O sucesso e inteligência de vocês sempre será minha fonte de inspiração e motivação. Amo vocês;

Aos meus amigos de graduação por todos os momentos divertidos e sofridos de estudo um dia antes da prova. Desde os trabalhos de fisiologia comparada às viagens que fizemos e que renderam muitas risadas e momentos que nunca irei esquecer;

À minha amiga Poli, que navegou comigo nesse barco acadêmico e me fez muita companhia. Quando estamos juntas muitas idéias criativas surgem. E não importa o rumo que finalmente tomaremos em nossas vidas. Nosso sucesso será certo, amiga;

À minha amiga e ajudante de todas as horas, Ana. Meu braço direito, esquerdo e todos os oito pereópodes. Sem a sua ajuda eu nunca teria conseguido filmar tantos caranguejos! “Ziriguidum”, amiga;

À lealdade da minha amiga Stela, com quem sempre trocarei histórias às vezes trágicas, eu sei, mas sempre engraçadas;

Àqueles que por nada em troca, me ajudaram e me acolheram em suas casas na praia para os dias de coleta;

Aos meus colegas de laboratório pelos momentos gostosos de conversas despreocupadas ao mesmo tempo em que temos muito a fazer. Pelo apoio moral antes das apresentações em congressos e ajuda com trâmites burocráticos da Federal que tiram qualquer um do sério;

Ao meu querido professor, amigo e modelo (não do tipo fashion). Marcio, eu tenho que confessar algo. Foi por um acaso que eu fui pedir estágio há três anos e meio atrás. Por isso, eu me considero uma pessoa de muita sorte. Porém, ao mesmo tempo, você me fez ver que muito do que conquisto não se dá por pura sorte e sim por pura competência. “Quando crescer serei como você”;

E finalmente à CAPES pela bolsa de incentivo à minha pesquisa.

Fiddler Crab

The fiddler crab fiddles, glides and dithers,
dithers and glides, veers; the stilt-eyes
pop, the legs prance, the body glides, stops,
the front legs paw the air like a stallion,
at a fast angle He veers fast, glides, stops,
dithers, paws.

The water is five shades of blue. On the rocks
of the reefridge the foam yelps leaping, the big rock
here is glutted with breathers under their clamped clasp,
scarab shapes and tiny white and black whorls.
The lacy wink lapses, behind it the black lustre
lapses and dulls.

I saw the fiddler crab veer, glide, prance,
dither and paw, in elliptical rushes
skirt the white curve and flatten on the black
shine. He veered in a gliding rush
and up to piled sand and into a trembling hole
where grains fell past him

I imitated him with my five fingers, but not well.
Nothing else moved on the sand. He came out.
My hand cast a shadow. He raised a notch and ran
in tippity panicky glide to the wave's wink.
Each entirely alone on his beach; but who
is the god of the crab?

On the balcony over the rocks two hours later
The Spanish-Chinese boy brought him to show.
His stilted eyes popped over three broken legs
but he ran with the rest of them over the edge
and died on the point of the drop down
twenty feet.

So it is simple: he can hurt
and then he can die. In all his motions
and marine manoeuvres it was easy to miss
on the sand how I should know him and he me
and what subject matter we have in common.
It is our god.

Josephine Jacobsen, *In the crevice of time*, 1995.

RESUMO

Dentre as estruturas sexualmente dimórficas mais notadas do reino animal, o quelípode assimétrico dos machos de chama-maré (*Uca*, Decapoda: Ocypodidae) se destaca por ser empregado em movimentos de corte conspícuos e energeticamente custosos chamados acenos. Os acenos são um comportamento único na família Ocypodidae e, no gênero *Uca*, se caracterizam por apresentar padrões distintos para cada espécie compondo uma assinatura característica de cada uma. No entanto, apesar de muito estudado, pouco se sabe sobre a estrutura e dinâmica temporal desses *displays* e investigações quantitativas acuradas sobre esses elementos são necessárias para o seu entendimento. Assim, o objetivo do presente estudo é descrever e comparar a estrutura tridimensional e a dinâmica temporal dos acenos de três espécies de *Uca* do litoral paranaense, buscando compreender seus padrões e variações a fim de encontrar relações do comportamento entre as espécies. O método de Procrustes e a Análise de Componentes Principais foram utilizados para caracterizar a trajetória tridimensional dos acenos de cada espécie e a variação ao longo do tempo na velocidade do quelípode durante o *display*. Os padrões dos acenos revelaram elementos que dificilmente são percebidos a olho nu e que caracterizam cada espécie por acenos mais circulares, verticais ou cruzados. Embora a variação na trajetória do quelípode de cada espécie em geral possa ser descrita por variações de formas elípticas simples, houve variação considerável no padrão temporal da velocidade do aceno. Em particular, *U. mordax* e *U. burgersi* foram caracterizadas por deslocamentos na forma de pulsos, enquanto *U. maracoani* apresentou variações contínuas na velocidade ao longo do aceno. A quantificação detalhada dos acenos em caranguejos chama-maré revelou um nível de complexidade pouco conhecido em estudos desses comportamentos e sugere a possibilidade da transmissão de diversas informações sobre reconhecimento e preferência de machos nas diferentes espécies.

Palavras-chave: Comportamento de corte. Padrões. Variações.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Dimorfismo sexual em <i>Uca</i>	10
FIGURA 2. Seqüência de movimentos que compõem um aceno completo.....	11
FIGURA 3. Mapa dos pontos de coleta.....	16
FIGURA 4. Foto do aparato tripé, câmara e espelho.....	17
FIGURA 5. Visão pela câmara e eixos capturados para análise tridimensional.....	18
FIGURA 6. Fluxograma dos principais passos tomados para a análise de dados do presente trabalho.....	20
FIGURA 7. Etapa de marcações de pontos.....	21
FIGURA 8. Posições encontradas e seus códigos.....	22
FIGURA 9. Três principais inclinações observadas em campo.....	28
FIGURA 10. Resultados da análise de componentes principais para <i>Uca burgersi</i>	30
FIGURA 11. Gráfico da análise de componentes principais das variações de forma dos acenos de <i>Uca burgersi</i>	31
FIGURA 12. Resultados da análise de componentes principais para <i>Uca mordax</i> ..	33
FIGURA 13. Gráfico da análise de componentes principais das variações de forma dos acenos de <i>Uca mordax</i>	34
FIGURA 14. Resultados da análise de componentes principais para <i>Uca maracoani</i>	36
FIGURA 15. Gráfico da análise de componentes principais das variações de forma dos acenos de <i>Uca maracoani</i>	37
FIGURA 16. Formas médias dos acenos das espécies <i>Uca burgersi</i> , <i>Uca maracoani</i> e <i>Uca mordax</i>	39
FIGURA 17. Velocidade relativa tomada durante os acenos de <i>Uca maracoani</i>	41
FIGURA 18. Velocidade relativa tomada durante os acenos de <i>Uca burgersi</i>	42
FIGURA 19. Velocidade relativa tomada durante os acenos de <i>Uca mordax</i>	42
FIGURA 20. <i>Boxplot</i> dos dados temporais das três espécies do estudo.....	43

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Número de indivíduos filmados e o total de acenos analisados por espécie.....	17
--	----

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. OBJETIVOS.....	14
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
3.1. Distribuição de espécies.....	15
3.2. Coleta de dados.....	15
3.3. Análise de dados.....	18
3.3.1. Digitalização dos pontos.....	18
3.3.2. Inclinações.....	23
3.3.3. Investigação dos padrões e variações.....	23
3.3.4. Tipos de acenos.....	25
3.3.5. Velocidades do aceno.....	26
4. RESULTADOS.....	27
4.1. Inclinações	27
4.2. Variações intraespecíficas nos acenos.....	28
4.3 Consensos.....	38
4.4. Tipos de acenos.....	40
4.5. Velocidades.....	41
5. DISCUSSÃO.....	44
5.1. Inclinações.....	44
5.2. Variações intraespecíficas nos acenos.....	44
5.3. Consensos.....	46
5.4. Tipos de acenos.....	48
5.5. Velocidades.....	48
6. CONCLUSÕES.....	50
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51

1. INTRODUÇÃO

Dentre os fenômenos que mais intrigavam Darwin durante o desenvolvimento de sua teoria de seleção natural estava a divisão de papéis entre machos e fêmeas (Darwin, 1871). Em particular, características como estruturas e cortes extravagantes podem incorrer em aumentos nos riscos de predação e severos custos energéticos, gerando um potencial conflito entre seleção natural e seleção sexual (Kirkpatrick, 1987; Searcy, 1982; Andersson, 1994; Stearns & Hoekstra, 2000). As resoluções destes conflitos não são necessariamente alinhadas entre os sexos, dado que a competição por parceiros pode ocorrer até em organismos unisexuados na troca de material genético (Kodric-Brown & Brown, 1987). Entretanto, a mais freqüente causa da seleção sexual é o cuidado parental e os diferentes níveis de investimento entre os sexos (Andersson, 1994). Dentre as principais explicações dos motivos que levaram o aparecimento de características sexuais, muitas vezes extravagantes, estão a seleção em características sexuais ligadas a conflitos por parceiras e à preferência das fêmeas (Williams, 1975). Contudo, está na preferência das fêmeas por determinadas características o foco de grande parte dos estudos sobre seleção sexual do reino animal, e a evolução de tal preferência por determinadas características ainda é um assunto muito controverso e base do surgimento de várias teorias (Searcy, 1982; Kirkpatrick & Ryan, 1991; Smith & Montgomerie, 1991; Williams, 1992).

Conflitos intra- e intersexuais frequentemente se manifestam em morfologias exageradas, como chifres, espinhos e garras, os quais são empregados como armas na conquista por territórios e acesso às fêmeas (Berglund, 1996; Emlen, 2008). Dentre os casos mais conhecidos de estruturas sexualmente dimórficas estão os machos de caranguejos chama-maré, se destacando pelos seus quelípodes altamente assimétricos. Essas estruturas podem exceder cinco vezes o tamanho do quelípode menor e dos dois quelípodes simétricos das fêmeas (Figura 1, Borges *et al.*, 1999; Rosenberg, 2002). O quelípode avantajado dos machos possui grande papel social e é utilizado em uma diversidade de contextos, incluindo a defesa de território e a corte de fêmeas através de acenos (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Pope, 2000, 2005).



Figura 1. *Uca pugnax*: Dimorfismo sexual, fêmea com dois quelípodes pequenos entre dois machos com seus quelípodes avantajados.

Fonte: Michael S. Rosenberg @.

Os acenos são *displays* visuais realizados com as garras avantajadas e estão entre os comportamentos sociais mais típicos característicos de vários gêneros da família Ocypodidae (Crane, 1975; Zeil & Hemmi, 2006). Porém, é no gênero *Uca* que os acenos com o quelípode avantajado apresentam uma grande diversidade composta por um vasto repertório de movimentos e velocidades ao ponto que cada espécie possui uma forma única e padronizada deste comportamento, compondo uma assinatura padrão que permite o reconhecimento das espécies em campo (Crane, 1975; Hyatt, 1977; Doherty, 1982; How, *et al.*, 2009; Perez *et al.*, no prelo). Além disso, esses padrões podem ser acompanhados com os acenos do quelípode menor e pelos movimentos dos pereópodes (Crane, 1975; von Hagen, 1982). A presença e intensidade desses movimentos auxiliares também compõem a identidade do *display* (Crane, 1975).

O comportamento de aceno em si consiste em movimentos circulares e verticais à frente, acima e lateralmente ao corpo, podendo ser divididos em três etapas: movimento ascendente, momento de ápice e movimento descendente do quelípode (Figura 2, Crane, 1975; Jordão *et al.*, 2007; How *et al.*, 2008; Perez *et al.*, no prelo). Por serem essencialmente direcionados às fêmeas e machos intrusos, a intensidade e frequência destes *displays* estão diretamente ligados à fatores sociais, porém também podem sofrer influências de fatores ecológicos. Entre eles, os mais influentes incluem época reprodutiva, temperatura, disponibilidade de alimento, idade, presença de intrusos ou

fêmeas, (Hyatt, 1977; Doherty, 1982; von Hagen, 1982; Jennions & Backwell, 1998; deRivera & Vehrencamp, 2001; Jordão *et al.*, 2007; How *et al.*, 2008; Milner *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2010).

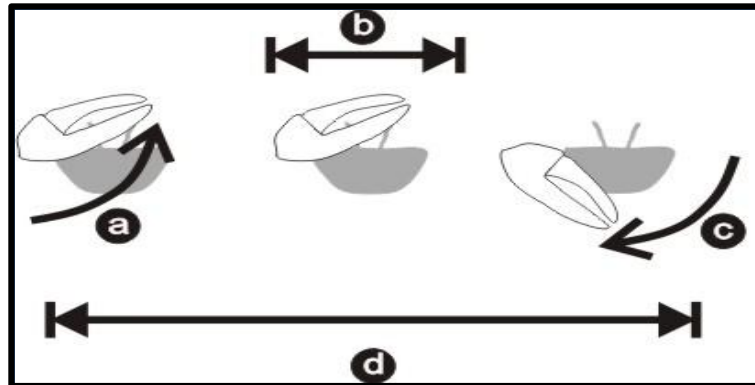


Figura 2. Seqüência de movimentos que compõem um aceno completo (d). Movimento de subida ou ascendente (a); Momento de ápice ou pico do aceno (b); Movimento de descida ou descendente (c).

O surgimento da grande diversidade interespecífica do comportamento de aceno ainda se mantém obscura, no entanto, algumas hipóteses para o seu surgimento são baseadas em fatores que influenciam no formato do comportamento de aceno desses animais. Em particular, a preferência das fêmeas pode exercer grande influência na seleção dos *displays*. Vários estudos apontam a preferência por certas velocidades, alturas ou movimentos específicos, porém não há um elemento fixo e preferencial de todas as espécies, gerando a diversificação do comportamento (Pope, 2000, 2005; Murai & Backwell, 2006; Callander *et al.*, 2012). A seleção pelo formato dos acenos também pode ser influenciada pelo padrão de coloração do quelípode, onde momentos mais conspícuos do *display* estão associados à exposição de partes mais claras e chamativas do quelípode (Cummins *et al.*, 2006). Os machos também podem tender a apresentar determinadas posições em relação à fêmea durante o comportamento de corte. A orientação padrão adotada evidencia elementos preferências do aceno às fêmeas na escolha do parceiro. Desta forma, esses elementos específicos podem ter sofrido maior pressão, se destacando dos demais (How, 2007; Land & Layne, 1995). Outro fator crucial são as diferenças espécie-específicas de tamanho e proporções entre partes do corpo e o quelípode avantajado. A distribuição de peso e o equilíbrio do animal durante o aceno teriam grande influência na forma do *display* (How *et al.*, 2009; von Hagen, 1982). Assim, por questão de limitações físicas, as espécies com diferentes proporções teriam capacidade de acenar em determinadas maneiras. A maioria das espécies possui uma

distribuição organizada de acordo com as preferências de sedimento e outros fatores ambientais como umidade, irradiação solar, temperatura e vegetação (Crane, 1975; Masunari, 2006; Bezerra *et al.*, 2006). Como estes ambientes muitas vezes se sobrepõem, muitas espécies acabam ocorrendo de forma simpátrica. Desta forma, é essencial para estes animais o reconhecimento de conspécíficos. Assim, erros no reconhecimento da sinalização entre machos e entre machos e fêmeas de espécies diferentes são outra fonte de seleção sob o aceno, favorecendo a diversificação contrastante no comportamento de corte entre animais simpátricos e no grupo como um todo (Salmon & Atsides, 1968; Crane, 1975; Salmon *et al.*, 1978; Doherty, 1982; Kitaura & Wada, 2006; How, 2007; How *et al.*, 2009).

Apesar de toda essa diversificação do comportamento, no gênero *Uca*, os acenos são tradicionalmente classificados em somente duas formas - simples ou complexos - seguindo as relações filogenéticas do grupo com base na correlação do padrão morfológico da distância interorbital com a forma do aceno. Essa classificação segue o maior investimento parental das fêmeas e a estratégia de cópula da espécie, o qual teria levado à evolução dos acenos de formas mais simples para mais complexas nos grupos mais derivados (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Christy & Salmon, 1991). Desta forma, as linhagens mais basais, com distância interorbital estreita, apresentam uma estratégia de cópula onde as fêmeas possuem suas tocas e avaliam os machos que cortejam ao passarem por elas. A cópula é realizada na superfície da toca das fêmeas e os acenos dos machos são mais simples e basicamente verticais, consistindo no levantamento e abaixamento do quelípode. Por outro lado, nas espécies mais derivadas, com distância interorbital grande, os machos possuem seus territórios ao redor de suas tocas e cortejam as fêmeas que passam por ali. Após o macho ser escolhido por uma fêmea, a cópula ocorre dentro da toca do macho. Nessas espécies os acenos apresentam componentes tanto verticais como horizontais, podendo ser muito mais diversos entre as espécies por apresentarem mais componentes visuais (Salmon & Atsides, 1968; Crane, 1975; Christy, 1982). Além disso, os machos das espécies de *Uca* também podem apresentar, dentro das espécies, mais de um tipo de aceno padronizado na sua forma geral (Crane, 1975; Jordão *et al.*, 2007; How *et al.*, 2008). Esses “tipos” podem estar relacionados ao contexto social em que o animal está vivenciando, porém identificar o motivo pelo qual o animal acena de formas diferentes é uma tarefa muito difícil (How *et al.*, 2008; Muramatsu, 2010). No entanto, apesar dos tipos diferentes de acenos, o padrão geral de cada espécie continua apresentando diferenças ainda mais expressivas (Crane, 1975; von Hagen, 1982; How, 2007).

Muitos trabalhos foram conduzidos na tentativa de assegurar a classificação de acenos derivados e ancestrais. Porém, alguns fatores ainda deixam dúvidas quanto a sua confiabilidade, dado que algumas espécies não seguem essa classificação e outras podem apresentar ambas as categorias de acenos ou estratégia de cópula (Crane, 1975; Murai *et al.*, 1987; Koga *et al.*, 1998; How, 2007; How *et al.*, 2009). Além disso, teorias sobre surgimento e diversificação convergente dos acenos tem sido discutidas, levando cada vez mais a idéia de que a complexidade do comportamento no grupo teria surgido mais de uma vez e não possuiria relação direta com o ambiente ou com a filogenia do grupo (Salmon & Zucker 1988; Levinton *et al.*, 1996; Sturmbauer *et al.*, 1996; Perez *et al.*, no prelo).

Análises com uma abordagem evolutiva de grupos aparentados de caranguejos dos gêneros *Ilyoplax* e *Macrophthalmus* também evidenciaram convergências na evolução do comportamento de aceno (Kitaura *et al.*, 2006; Kitaura & Wada, 2006). Porém, apesar do fato de filogenias moleculares terem sido empregadas nestes estudos, a análises foram baseadas em uma classificação qualitativa da forma dos acenos. Outros trabalhos mais detalhados com caranguejos chama-maré como o de How *et al.* (2009) investigaram melhor a estrutura dos *displays*, porém não houve análises consistentes para revelar o sinal filogenético do comportamento. Somente recentemente Perez *et al.* (no prelo) revelou convergências nos acenos de 19 espécies de *Uca*, embora a análise tenha sido conduzida somente com os dados temporais dos acenos. Desta maneira, há uma grande lacuna de informações quantitativas da estrutura dos acenos que nunca foram capturadas. Para tanto, análises tridimensionais do design médio dos acenos de cada espécie de *Uca* bem como a investigação das variações entre os indivíduos de uma espécie são indispensáveis para apontar quais padrões são seguidos e se suas variações são contrastantes. Portanto, o presente trabalho busca determinar metodologias adequadas na obtenção da estrutura dos acenos a fim de revelar aspectos nunca vistos antes em três espécies do litoral Paranaense. As análises avançadas aplicadas podem se revelar uma grande ferramenta na investigação da evolução do comportamento tão único.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivos gerais.

O presente estudo objetiva investigar e descrever a estrutura espacial e temporal dos acenos de três espécies de *Uca* do litoral paranaense. Em particular, são aplicados pela primeira vez métodos de morfometria geométrica tridimensional na busca por padrões e variações que caracterizem o comportamento de cada uma e entre elas.

2.2. Objetivos específicos.

2.2.1. Avaliar quantitativamente as trajetórias e delinear as principais variações de forma dos acenos de três espécies do litoral paranaense, *U. burgersi*, *U. maracoani* e *U. mordax*;

2.2.2. Descrever as variações na inclinação corporal observadas durante os acenos das espécies estudadas;

2.2.3. Descrever os principais tipos de acenos identificados e avaliar a existência das diferenças apontadas visualmente entre eles;

2.2.4. Investigar a dinâmica temporal dos acenos buscando compreender elementos não evidenciados nas análises morfométricas.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Distribuição das espécies.

O gênero *Uca* é composto por 97 espécies de caranguejos semi-terrestres típicos da zona entre marés em estuários e baías de clima tropical, subtropical e temperado quente (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Pope, 2000; Masunari, 2006; Rosenberg, 2001). Na baía de Guaratuba e na baía de Paranaguá, no estado do Paraná, esses animais possuem uma distribuição fortemente simpátrica dada à sobreposição de fatores ambientais favoráveis a cada espécie (Masunari, 2006; Bezerra *et al.*, 2006). Vários padrões de distribuição são observados, *U. maracoani* se destaca pela preferência por solos lodosos e intertidais ao passo que *U. burgersi* é freqüente de locais secos e arenosos entre as zonas inter e supratidais com algum grau de cobertura vegetal (Masunari, 2006; Bezerra *et al.*, 2006). Por fim, *U. mordax* é a única espécie que não co-ocorre com outras espécies do litoral Paranaense devido a sua preferência por baixa salinidade dentro da baía de Guaratuba (Masunari, 2006; Bezerra *et al.*, 2006).

3.2. Coleta de dados.

Visando abranger as espécies deste trabalho, a coleta de dados foi feita em três locais principais nos municípios de Pontal do Paraná e Guaratuba (figura 3). Filmagens dos machos em comportamento de aceno foram feitas nos meses mais quentes e de maior atividade reprodutiva: outubro, novembro e dezembro de 2010; janeiro, fevereiro, março, abril, novembro de 2011, sempre durante a maré baixa de quadratura ou sizígia dependendo da lua de maior atividade de cada espécie, com o auxílio de câmeras filmadoras (Panasonic SDR-H40 ou JVC GZ-MG330), espelho de 40x20cm, e tripé de 90 cm de altura.

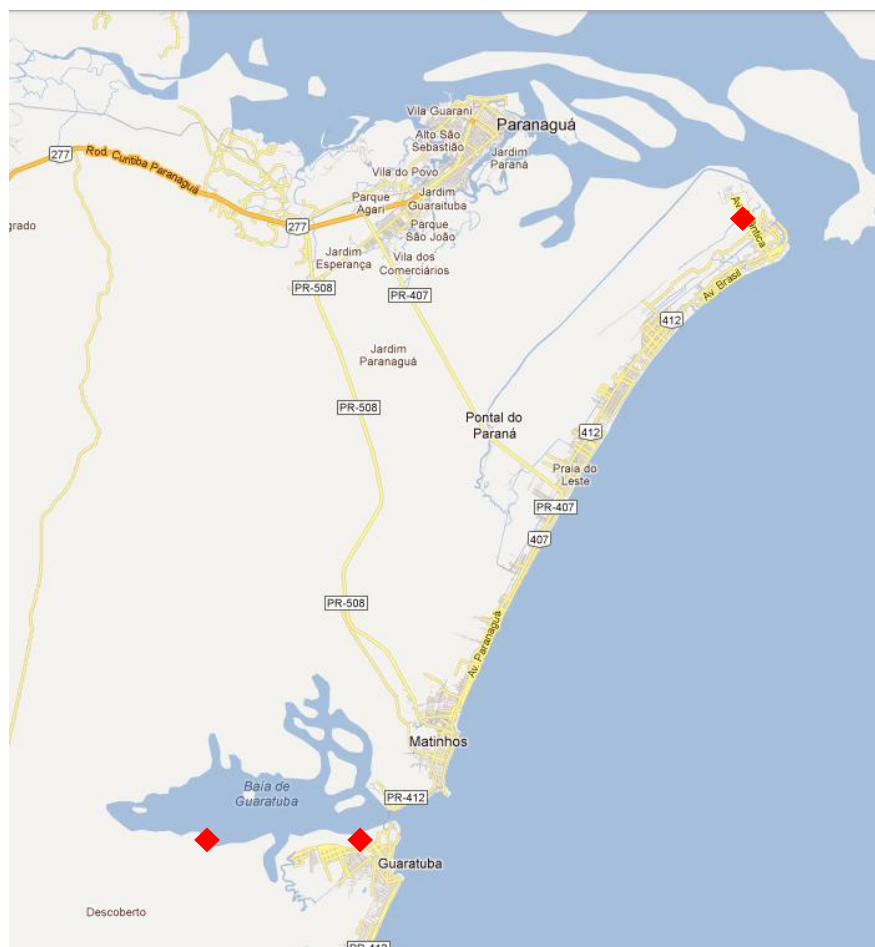


Figura 3. Mapa dos pontos de coleta nos municípios de Guaratuba e Pontal do Paraná indicados pelos losangos vermelhos.

As gravações de vídeo dos acenos foram feitas diretamente de cima com câmera e tripé. Para capturar as três dimensões do aceno, o espelho era posicionado próximo ao animal e em um ângulo de aproximadamente 50 graus em relação ao solo, desta forma refletindo, de maneira mais nítida possível, para a câmera a imagem do animal em plano horizontal e permitindo a captura do componente do eixo y dos acenos (Figura 4 e 5). Os eixos x e z dos acenos foram capturados diretamente pela filmagem feita de cima (figura 5). Para a realização das filmagens em campo, os animais mais engajados no comportamento de aceno eram escolhidos e filmados. Cada filmagem durou em média dez minutos, assim os primeiros minutos eram gastos na adaptação do animal com o equipamento. Como os animais são extremamente territorialistas, dificilmente ocorria o abandono da toca durante a filmagem. Foram registrados sete indivíduos das espécies *U. burgersi* e *U. mordax* e seis indivíduos de *U. maracoani* (número menor de acenos pela maior dificuldade de acesso e filmagem dessa espécie), sendo que cada filmagem apresentava 10 acenos. Assim, ao todo foram gravados setenta acenos para cada uma das espécies *U. burgersi*, *U. mordax*, e sessenta acenos para *U. maracoani*, resultando em

200 acenos para a análise (Tabela 1). É importante notar que o número de acenos observados em campo foi muito maior daqueles filmados e usados para as análises.

Tabela 1. Número de indivíduos filmados e o total de acenos analisados por espécie.

	<i>Uca burgersi</i>	<i>Uca maracoani</i>	<i>Uca mordax</i>
Indivíduos filmados	7	6	7
Total de acenos filmados por espécie	70	60	70



Figura 4. Foto do aparato tripé, câmera (na foto, protegida do Sol com um boné) e espelho a 50° de inclinação, montados para a captura dos acenos de um indivíduo de *Uca maracoani*.



Figura 5. Visão pela câmera capturada de cima do animal com sua imagem em plano horizontal refletida no espelho. Pontos vermelhos representam marcos que fixam o aceno em relação ao animal. Eixos x e z do aceno são capturados da imagem de cima já o eixo y é capturado da imagem refletida pelo espelho.

Em campo, alguns fatores poderiam danificar a qualidade dos vídeos. Desta forma, algumas medidas deveriam ser tomadas antes das filmagens. Terrenos disformes foram corrigidos através do nivelamento do solo ou da retirada da vegetação na frente do espelho para que todos os componentes dos acenos aparecessem no vídeo. Locais com sombreamento disforme, como sombras da vegetação que se moviam com o vento, poderiam reduzir a qualidade das filmagens. Assim, nesses casos uma cobertura era montada sobre o equipamento para sombrear todo o campo de visão da câmera. Por fim, em locais muito lodosos, suportes eram colocadas sob o espelho e os pés do tripé evitando mudanças de posição e ângulo com afundamento do equipamento.

3.3. Análise de dados.

3.3.1. Digitalização dos pontos.

Para a digitalização dos acenos, foi usado o programa VideoPoint© (Figura 6) (Vernier Software) que permite a divisão dos vídeos imagem a imagem em uma frequência de no mínimo 0,035 s. Em cada imagem, foi feita a marcação de pontos da

posição do quelípode, gerando coordenadas cartesianas da trajetória do aceno que eram passadas para uma planilha de onde seria construído o gráfico do aceno. O início do aceno era identificado pelo começo do movimento ascendente, ao passo que o fim do *display* era mais difícil de ser identificado, sendo considerado quando o animal parava o movimento e permanecia estático por mais de 10 segundos, o que caracterizava um intervalo entre acenos. O intervalo de tempo entre as imagens foi ajustado conforme o tempo médio de duração dos acenos de cada espécie, assim espécies com acenos muito lentos, como *U. mordax*, foram marcados em intervalos de imagens maiores de até 0,102 s. Em seguida, com o auxílio de em uma televisão de 46 polegadas para maior visualização do caranguejo, quatro pontos principais eram marcados simultaneamente em cada imagem: Um ponto entre os olhos na carapaça e um ponto na ponta do dátilo do quelípode avantajado tanto na imagem do animal vista cima quanto na imagem do animal refletida pelo espelho (Figura 7). O marco entre os olhos do animal serviria de guia para a obtenção do aceno em relação ao corpo, tirando os efeitos de deformação dos gráficos com eventuais deslocamentos do animal para os lados e de subida e descida. Para tanto, as coordenadas x e y dos marcos da trajetória do quelípode seriam posteriormente subtraídas pelas coordenadas x e y dos marcos entre os olhos. Esses deslocamentos são muito comuns durante os acenos onde o animal sinaliza seus movimentos de corte, checando ao mesmo tempo por fêmeas férteis e machos intrusos (Crane, 1975). Nenhum aceno apresentou escala métrica de forma que o tamanho do animal não influenciasse nas análises de morfometria. Outro elemento muito presente durante as filmagens eram as inclinações realizadas durante os acenos para aumentar sua conspicuidade ou devido pequenos desníveis do solo. Assim, na maioria das filmagens, os animais constantemente mudavam de orientação e inclinação durante os acenos gerando uma tabela de posições variadas que eram marcadas para cada aceno (Figura 8). Desta forma, a fim de evitar a deformação dos gráficos com a mudança de posição em relação aos eixos, todos os ângulos de rotação durante os acenos foram medidos em graus em relação ao eixo horizontal e vertical para as três coordenadas. Assim, foi feita uma posterior correção dessas orientações através de matrizes de rotação:

$$X = \cos \alpha * a - \sin \alpha * b$$

$$Y = \sin \alpha * a + \cos \alpha * b$$

onde α é o ângulo de rotação, X e Y são as coordenadas x e y que se deseja descobrir após a rotação, a e b são as coordenadas x e y que possuímos antes da rotação

(Monteiro & Reis, 1999). Para evitar erros na análise posterior, todos os gráficos foram rotacionados em x e z para a posição C2 (Figura 8). Acenos canhotos também já foram corrigidos na planilha através da multiplicação das coordenadas do eixo x por -1.

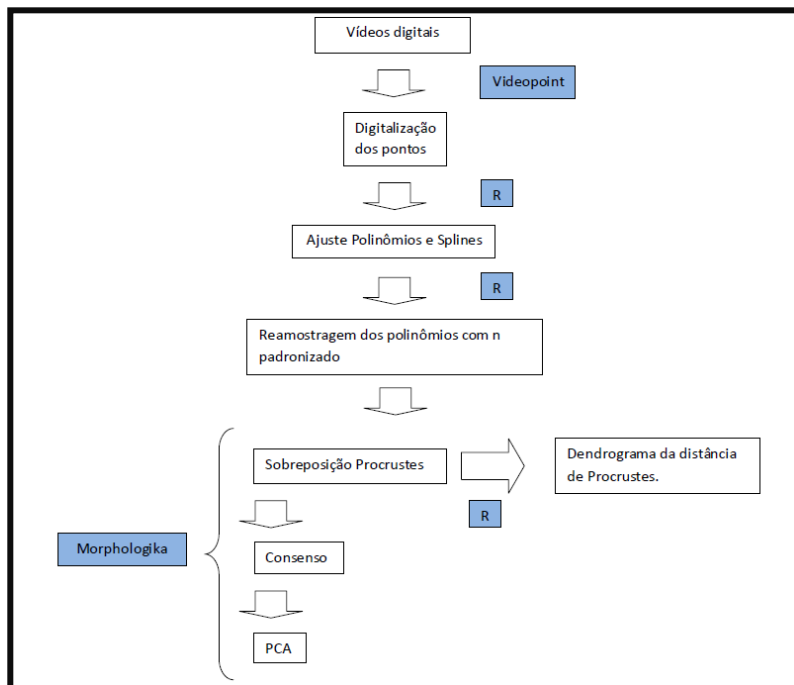


Figura 6. Fluxograma dos principais passos tomados para a análise de dados do presente trabalho.



Figura 7. Imagem tirada do programa VideoPoint© para ilustrar a etapa de marcação de pontos, onde: S1 é o ponto fixo entre os olhos e S2 o ponto marcado na ponta do dactilo para a captura dos componentes do eixo y do aceno pela imagem refletida no espelho; S3 é o ponto fixo entre os olhos e S4 o ponto marcado na ponta do dactilo para a captura dos componentes do eixo x e z do aceno pela imagem de cima do animal; S5, S6 e Origem 2 são as marcações para a obtenção do ângulo de rotação do animal nos eixos x e z.

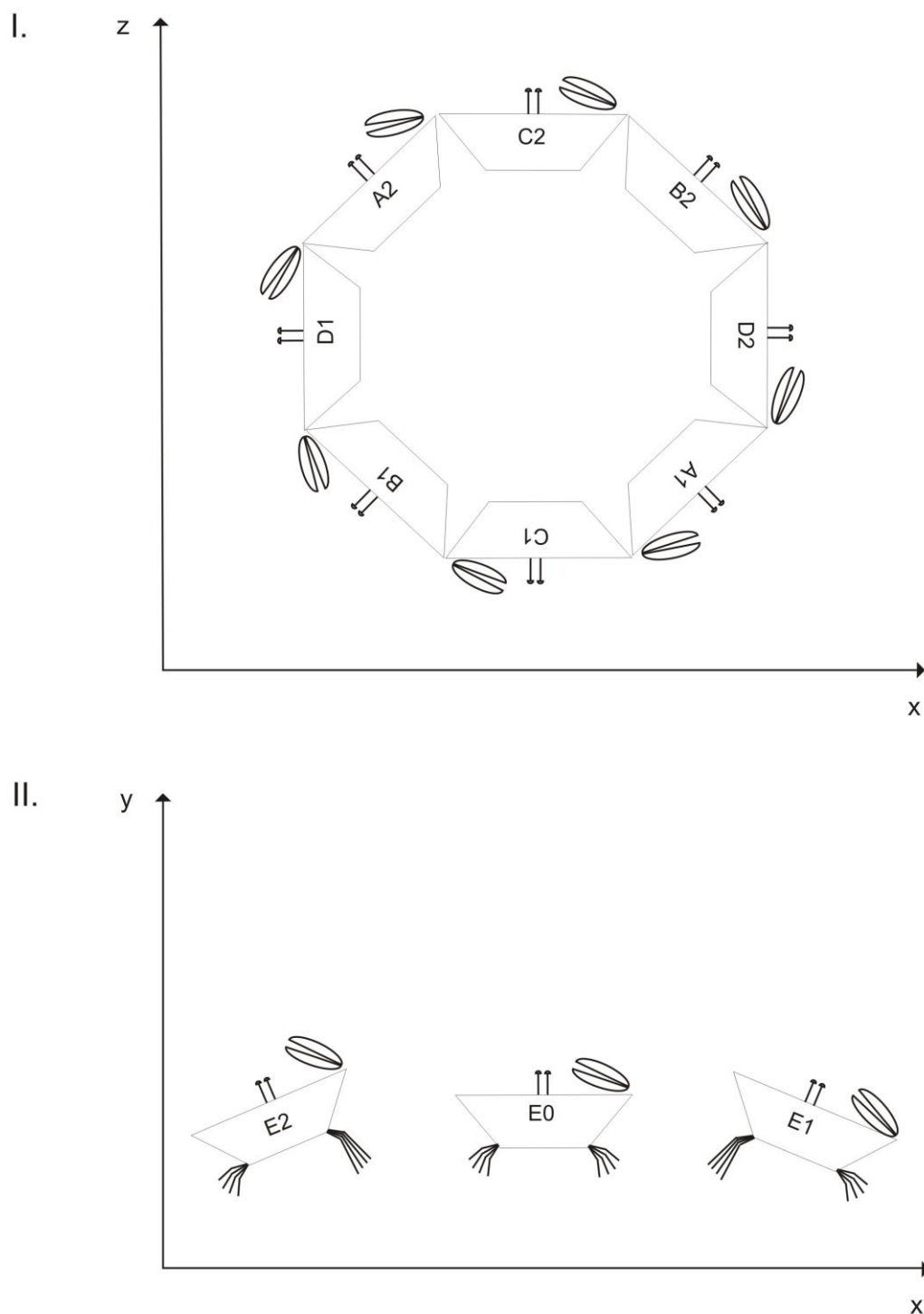


Figura 8. Esquema de todas as posições encontradas nos vídeos e seus códigos usados para a análise. I. Todas as possíveis posições do animal na imagem vista de cima correspondente aos eixos x e z dos acenos; II. Todas as posições de inclinações encontradas na visão horizontal refletida pelo espelho correspondente ao eixo y .

3.3.2. Inclinações.

Como indicado anteriormente, durante o comportamento de aceno, os animais poderiam adotar certas inclinações em relação ao solo que, dependendo de suas intensidades, poderiam deformar os acenos no eixo y. Este desvio poderia ocorrer em qualquer momento do aceno. Muitas destas inclinações foram consideradas despropositais por resultarem de pequenos desníveis no solo ou pelo fato do animal acenar com o corpo parcialmente dentro de sua toca. Por não se saber se o posicionamento do animal nesses locais inclinados era proposital ou se possuiria algum papel na sinalização de seus movimentos de corte, assim como muitos outros fatores que poderiam afetar o aceno, o foco principal do trabalho foi mantido nos padrões gerais do comportamento (Crane, 1975). Para tanto, todas as inclinações foram corrigidas, uma vez que o número de acenos gravados era escasso e não seria possível descartar essas imagens, considerando os acenos como se o animal estivesse a todo o momento em posição horizontal ao solo. Assim, para cada caso observado e descrito, uma correção distinta deveria ser.

3.3.3. Investigação dos padrões e variações.

Para a etapa de sobreposição dos gráficos e sua posterior comparação, todos os gráficos, já corrigidos quanto às suas rotações, foram unidos para a investigação dos padrões e variações do aceno em dois níveis: entre os indivíduos de cada espécie e entre as espécies analisadas. No entanto, os acenos podem apresentar várias durações até mesmo entre os acenos de único indivíduo gerando gráficos com mais ou menos coordenadas. Esse número poderia variar de 14 até 350 pontos marcados dependendo da espécie. Porém, para dar início à análise de morfometria com marcos, o número de pontos deveria ser igual entre todos os acenos. A fim de traçar uma curva que seguisse a trajetória dos acenos e em seguida reduzisse o número de pontos gerando novos igualmente espaçados, dois métodos principais foram utilizados: Polinômios e *Splines*. A escolha de um ou outro método deu-se em função de quanto cada um se ajustou bem à trajetória original. Basicamente, ambos os métodos atuam da mesma maneira através do ajuste de uma curva sobre os pontos brutos de forma que esta curva se aproxime a estes dados conforme o grau do polinômio (p-1) selecionado:

$$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2 + b_3X^3 + \dots + b_{p-1}X^{p-1}$$

A diferença entre os dois métodos está na exatidão pela qual a linha ajustada percorre os dados brutos. O ajuste por polinômios corrigiria pequenos ruídos de marcação. Assim, uma vez que se possuíam os coeficientes da curva ajustada, as coordenadas de novos pontos agora igualmente espaçados poderiam ser extraídas. Esta abordagem é, portanto análoga ao método recentemente desenvolvido para análises de contornos conhecido como semimarcos (De Groot *et al.*, 2010). Todas as operações de ajuste de gráficos e geração de novas coordenadas através das equações e de seus coeficientes foram feitas através do programa estatístico R (R Development Core Team, 2011).

A posição dos pontos reduzidos é essencial para a posterior análise de Procrustes, que se baseia na homologia de cada ponto entre os acenos para sobrepor-los da maneira mais eficiente possível. Essa sobreposição ocorre através de uma série de três operações: translação, proporcionalização e rotação, onde os centros de massa de todos os gráficos são alinhados para o posterior ajuste de tamanho e por fim rotacionados a fim de minimizar ao máximo a distância entre os pontos homólogos. Assim, as medidas brutas do aceno como largura e altura não foram capturadas, dado que a análise retira os efeitos de tamanho objetivando buscar somente as variações da forma do aceno. Visto que todos os ajustes de posição já haviam sido corrigidos, os acenos possuíam mesma orientação, porém tamanhos e posições de centros de massa distintos entre si. Desta forma, somente para a primeira fase de busca das principais variações de cada espécie, a análise de Procrustes foi realizada sem a etapa de rotação. É importante notar que o método de Procrustes não deforma, alonga ou encurta as formas dos acenos, os ajustes descritos não interferem no *design* de forma, mas somente em tamanho e rotação. Assim, uma forma média, ou consenso, também foi gerada, indicando o aceno “típico” daquele indivíduo. Em seguida, todos os consensos de cada indivíduo foram unidos para uma nova análise de Procrustes, gerando a forma média da espécie.

O método de Procrustes é muito utilizado para análises de morfometria geométrica, comumente aplicada a estruturas morfológicas. No entanto, até onde é do nosso conhecimento, esta é a sua primeira aplicação em um estudo que oferece a investigação da descrição completa de um comportamento e em três dimensões. Outros estudos comparativos da forma dos acenos de outras espécies do gênero já foram realizados, porém as análises se basearam nos acenos em duas dimensões e foram fundamentadas em um método mais simples de contornos chamado Fourier (How *et al.*, 2008, 2009). É interessante notar que, todos esses estudos de forma do comportamento só puderam ser realizados pelo fato de que os acenos são um padrão encontrado em todas as espécies do gênero.

Após todas as etapas do método de Procrustes, uma matriz de distâncias de Procrustes foi gerada indicando as semelhanças e diferenças entre cada aceno, bem como uma forma média. Assim, com esses dados, uma análise de componentes principais da forma dos acenos foi feita a fim de revelar quais elementos da forma mais variam ou se mantêm entre os acenos dos indivíduos de cada espécie. Todas as operações de morfometria geométrica e análise de componentes principais foram realizadas através do programa Morphologika²©.

3.3.4. Tipos de acenos.

Como antes observado, as espécies estudadas no presente trabalho apresentaram tipos de acenos que muitas vezes podiam ser identificados a olho nu em campo. Desta forma, uma primeira análise descritiva foi feita de todos os tipos identificados. Por conseguinte, a existência desses tipos de acenos nas espécies estudadas foi avaliada através da análise de Procrustes aplicada em todos os acenos de cada espécie separadamente. Para esta etapa, todas as fases do método foram incluídas gerando uma matriz de distâncias de Procrustes. Esta matriz revela o grau de semelhança pareada entre acenos. Assim, quanto mais próximo de zero for este grau, maior é a semelhança dos acenos que foram comparados. Para a visualização dos resultados, foi gerado um dendrograma pelo método de UPGMA dos valores da matriz de distância de Procrustes através do programa estatístico R e no pacote cluster 1.14.2 (Maechler *et al.*, 2011) onde se formam agrupamentos baseados nos graus de semelhança dos acenos. Com base nos agrupamentos formados pela análise, seria feita a confirmação da existência ou da inexistência de tipos de acenos para cada espécie. O comportamento de corte como um todo também pode mudar com variações ambientais (Doherty, 1982). Para tanto, a análise do presente trabalho foi baseada em vídeos gravados nas mais variadas condições ambientais com maior número de gravações durante a época de atividade reprodutiva. Como o padrão de cada espécie é muito mais evidente que simples variações de intensidade de movimentos devido às condições variadas do ambiente (Crane, 1975; von Hagen, 1982; How, 2007), este fator foi crucial para testar as hipóteses do trabalho. Desta forma, uma boa amostragem de acenos nessas diversas condições otimizaria a identificação dos elementos do comportamento que variam mais ou menos.

3.3.5. Velocidades do aceno.

Finalmente, uma análise foi conduzida a fim de identificar os padrões e variações nas velocidades dos acenos destas três espécies. Para tanto, era necessária a análise sobre os dados brutos, sem a redução de pontos. Isso porque as informações de tempo entre os pontos marcados seriam perdidas com a redução. Assim, nesses dados brutos sabia-se que o tempo entre um ponto e outro era sempre constante devido à frequência entre imagens escolhida durante digitalização dos dados. Outro fator importante para esta análise era as informações espaciais em pixels das coordenadas dos acenos, elas permitiram o cálculo da distância também em pixels entre os pontos. Desta forma, os valores das distâncias foram divididos pela distância máxima de modo a obter a velocidade relativa, isso é dado uma vez que os vídeos não possuíam escalas e as distâncias em cada filmagem não eram constantes. A partir das informações de tempo (t) e distância (d), a velocidade relativa do quelípode (V) é dada por:

$$V=d/t$$

foi usado para revelar a velocidade tomada entre cada ponto digitalizado. Como os intervalos tempo em cada espécie são sempre os mesmos, as distâncias percorridas em cada intervalo de tempo correspondem simplesmente às velocidades respectivas do intervalo. Gráficos dessas velocidades de acenos de indivíduos representativos de cada espécie revelariam acenos contínuos ou em pulsos. Para facilitar a visualização dos gráficos o vetor tempo foi reescalado de forma que os acenos de cada espécie possuísem mesma duração. Por fim, um diagrama de *boxplot* das durações dos acenos foi gerado a fim de caracterizar as durações médias de cada espécie.

4. RESULTADOS

4.1. Inclinações.

Durante o comportamento de aceno podem ser observadas certas inclinações que os machos adotavam em determinados momentos dos *displays*. Essas inclinações poderiam ser propositais ou somente o resultado de desníveis do solo. Porém, muitas vezes era difícil reconhecer se a inclinação do animal era realmente proposital já que, uma vez posicionado em um desnível, não se poderia saber se o animal tinha a intenção de acenar naquela inclinação ou não. Assim, devido aos casos onde não se poderia discernir entre inclinações intencionais e não intencionais, todos os elementos dos acenos foram corrigidos para zero grau assim somente o movimento de aceno sem desvios seria incluído na análise de morfometria. No entanto, todos esses casos foram descritos no presente trabalho. Dentre àqueles mais observados estão os que procuravam dar ênfase ao momento de pico do aceno ou o movimento de descida (Figura 2). Entre eles, a inclinação do corpo do lado do quelípode avantajado durante a subida até o pico do aceno foi a mais observada, desinclinado quando o animal voltava à posição inicial com a descida do quelípode (Figura 9 I.). O segundo caso mais visto era a inclinação do corpo do lado oposto ao do quelípode avantajado para baixo durante a descida do aceno, enfatizando e aumentando a velocidade do movimento descendente (Figura 9.II.). Nos dois primeiros casos, o animal também poderia se manter na inclinação antes adotada até o fim do aceno. Por fim, o último caso se caracterizava por uma inclinação para baixo no lado correspondente ao quelípode avantajado logo no começo do movimento ascendente (Figura 9.III.), resultando em um aumento da amplitude e tempo do movimento de subida. Todos os casos descritos poderiam também ocorrer em um desnível, estabelecendo uma inclinação inicial que era somada às inclinações do aceno propriamente dito.

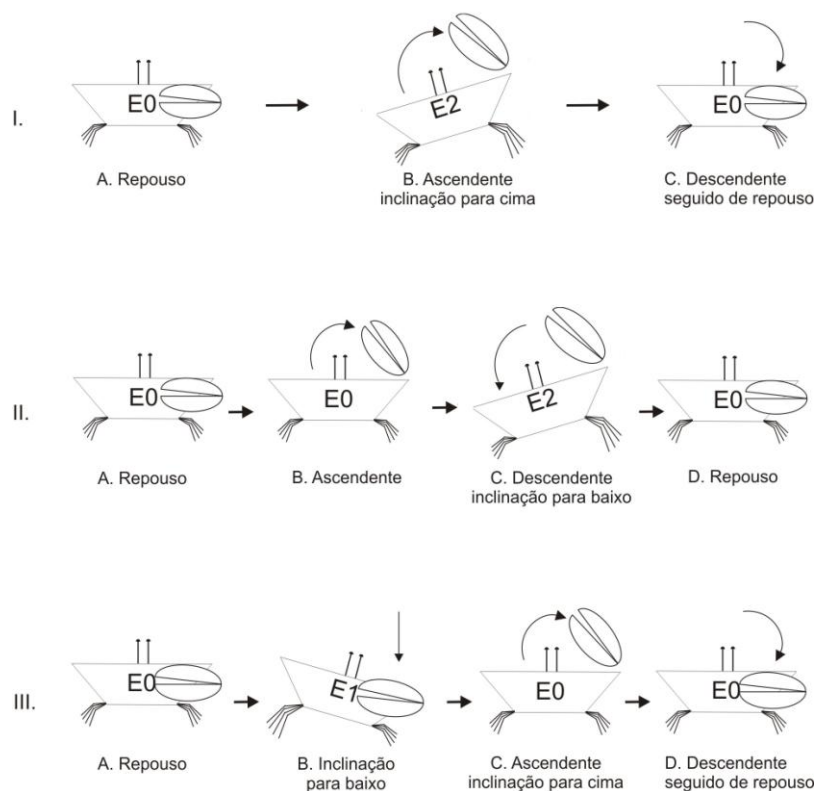


Figura 9. Três principais inclinações observadas em campo durante o estudo: Inclinação do corpo correspondente ao lado do quelípode avantajado para cima durante o movimento ascendente (I); Inclinação do corpo correspondente ao lado do quelípode avantajado durante o movimento descendente (II); Inclinação do corpo correspondente ao lado do quelípode avantajado para baixo antes do movimento ascendente.

4.2. Variações intraespecíficas nos acenos.

Para a interpretação dos dados de variação de forma, os acenos foram analisados sob três perspectivas distintas: A visão frontal, a visão lateral e a visão superior. Apesar do fato desta última ser uma perspectiva dificilmente notada entre os caranguejos, ela foi incluída na interpretação do trabalho a fim de permitir uma melhor visualização e compreensão dos movimentos realizados pelo animal. É importante ressaltar que todas as descrições que seguem foram feitas de acenos destros (desta forma, os acenos canhotos antes corrigidos, seriam exatamente iguais só que espelhados).

A análise de componentes principais para os acenos de *U. burgersi* revelou que a variação encontrada concentrou-se principalmente nos dois primeiros eixos (60,61% no primeiro PC1, e 18,77% no segundo PC2) (Figura 10 e 11). Para o aceno visto de frente, a forma no primeiro componente (PC1) mostra uma variação na inclinação do aceno. Esta inclinação pode ser observada principalmente no movimento ascendente do

quélípode que fica mais lateral ou vertical nos extremos positivo e negativo do eixo respectivamente. Já o movimento de descida apresenta menor variação nesse eixo, porém ainda pode-se notar uma tendência em seguir a inclinação do movimento de subida. O segundo componente principal (PC2) já mostra uma variação em acenos mais circulares a acenos mais achatados horizontalmente. Já para o plano sagital, a variação no PC1 do extremo negativo para o positivo mostra que as trajetórias de subida e de descida tendem a se aproximar ou a se afastar respectivamente. Além disso, nota-se uma leve compressão horizontal do aceno tornando-o mais achatado. Para o PC2, a maior variação se deu no começo da trajetória, separando acenos que iniciavam com um movimento arredondado e para frente dos que já engajavam em uma subida mais vertical. Por fim, para o plano superior, no PC1 observa-se do extremo positivo para o negativo que a variação ocorre alongando ou encurtando lateralmente o aceno respectivamente. Finalmente, se observado do extremo negativo para o positivo no eixo do PC2 confirma-se o arredondamento do movimento já notado pelos outros dois pontos de vista, frontal e sagital. Essa compressão provoca um afastamento do corpo do cruzamento das trajetórias de subida e descida.

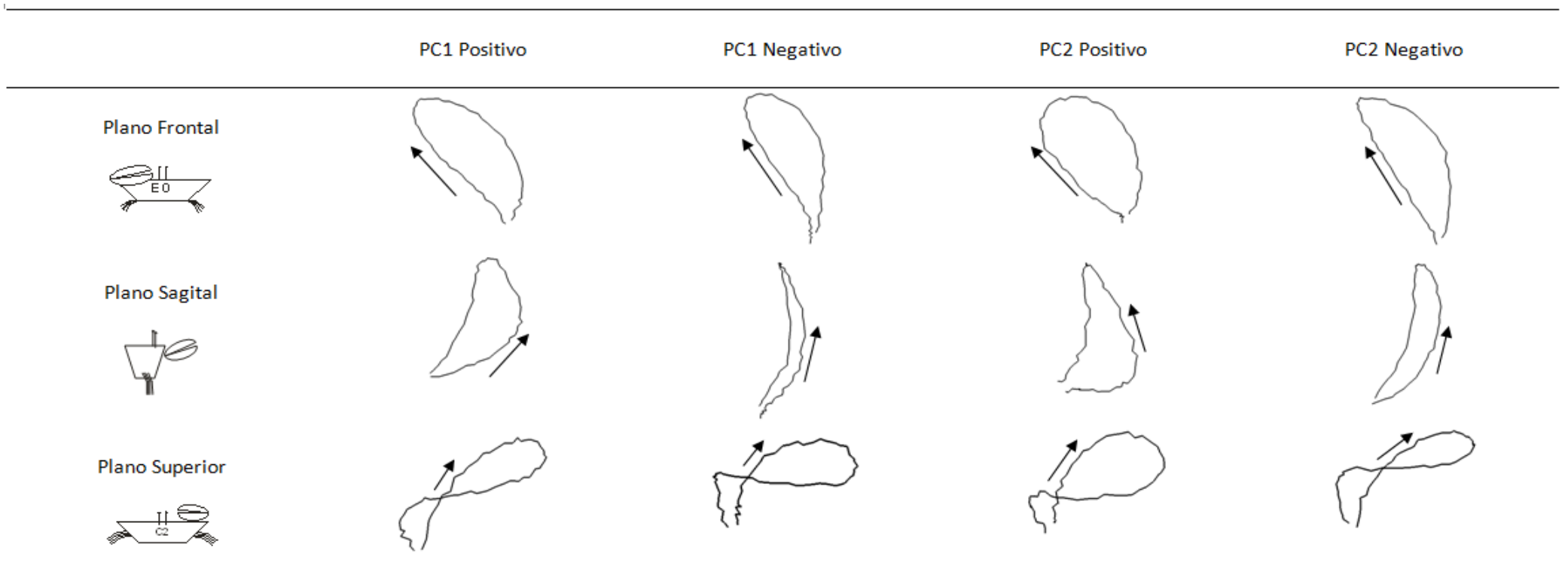


Figura 10. Resultados da análise de componentes principais das formas dos acenos de *Uca burgersi* já alinhados, proporcionalizados e rotacionados. São exibidas as formas nos extremos dos eixos PC1 e PC2 sob três perspectivas distintas: Plano frontal; Plano sagital; Plano superior. Pelo plano sagital o animal está virado para a direita já pelo plano superior o animal está em posição C2.

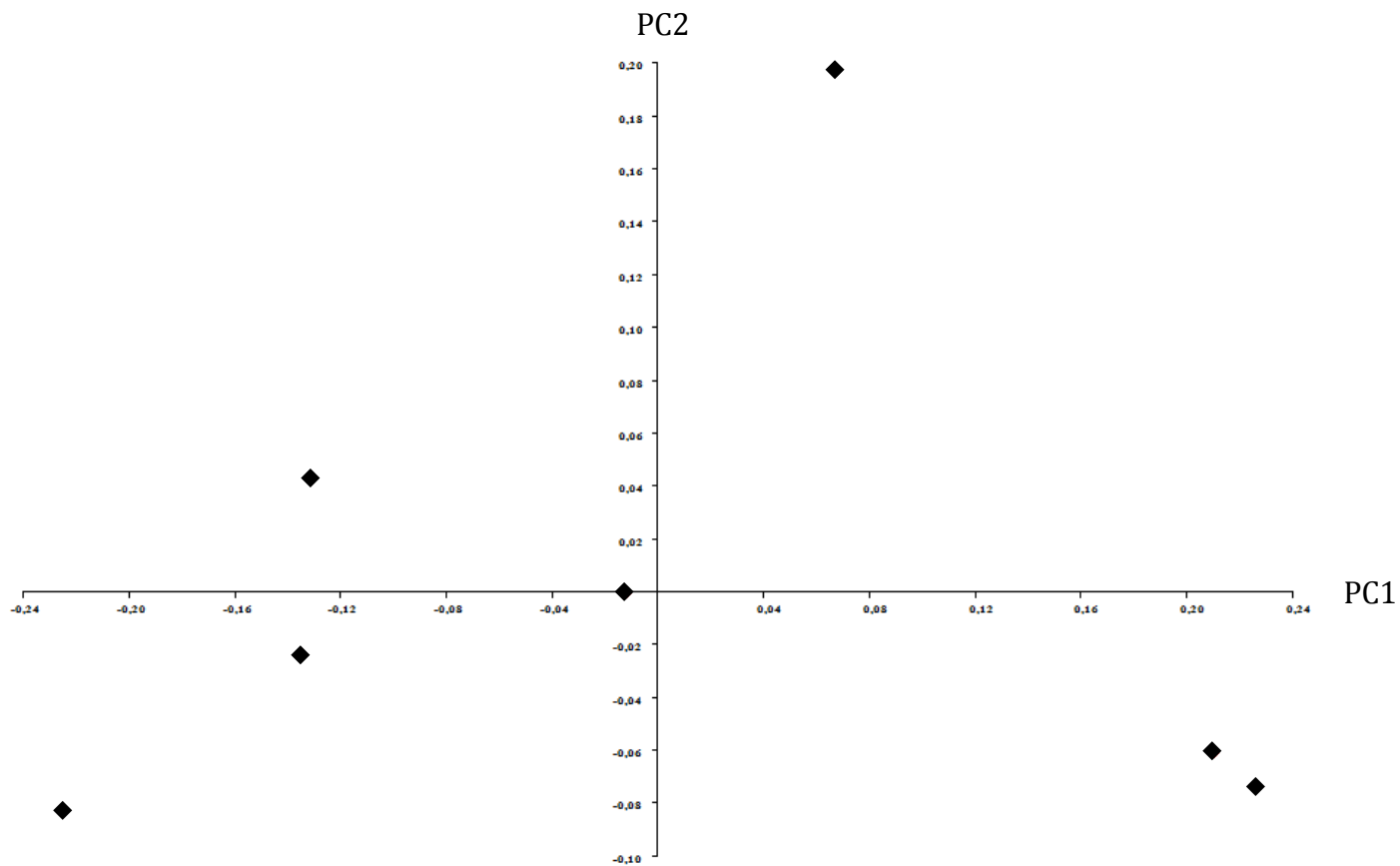


Figura 11. Gráfico gerado através da análise de componentes principais das variações de forma de *U. burgersi*. Ao longo dos eixos principais PC1 e PC2 pode ser observada a distribuição dos 7 indivíduos incluídos para a análise. As formas ilustradas na figura 9 são as extremas encontradas nos extremos de cada eixo deste gráfico.

Em *U. mordax*, a variação dos dados para a análise de componentes principais foi de 85,82% para o PC1 e 5,73% para o PC2 (Figura 12 e 13). Através da visão frontal das variações de forma ao longo do PC1, pode-se notar do extremo positivo para o negativo do eixo que a trajetória ascendente bem retilínea e inclinada tende a se desinclinat para a posição vertical, junto com ela, a trajetória descendente acompanha essa inclinação, porém é menos abrupta. No PC2, observa-se um afastamento dos pontos iniciais de subida e descida conforme os valores do eixo aumentam. Pelo plano sagital, o movimento de aceno de esticado se achata horizontalmente apresentando uma concavidade do movimento ascendente conforme os valores do eixo do PC1 aumentam. Além disso, o movimento se inverte para direção horária com a trajetória ascendente passando a ser realizada mais próxima ao corpo conforme os valores do PC1 diminuem. Conforme os valores do PC2 aumentam, o aceno passa de ereto para apresentar uma pequena deformação no começo da trajetória indicando um movimento amplo para frente no movimento ascendente do aceno. Visto de cima, as trajetórias de subida e descida do aceno tendem de bem unidas sob essa perspectiva a se afastarem com a abertura do movimento descendente de côncavo para retilíneo conforme os valores do PC1 aumentam. Na visão de cima para o PC2, há principalmente uma compressão lateral da trajetória resultando no afastamento dos movimentos ascendente e descendente conforme os valores do eixo aumentam.

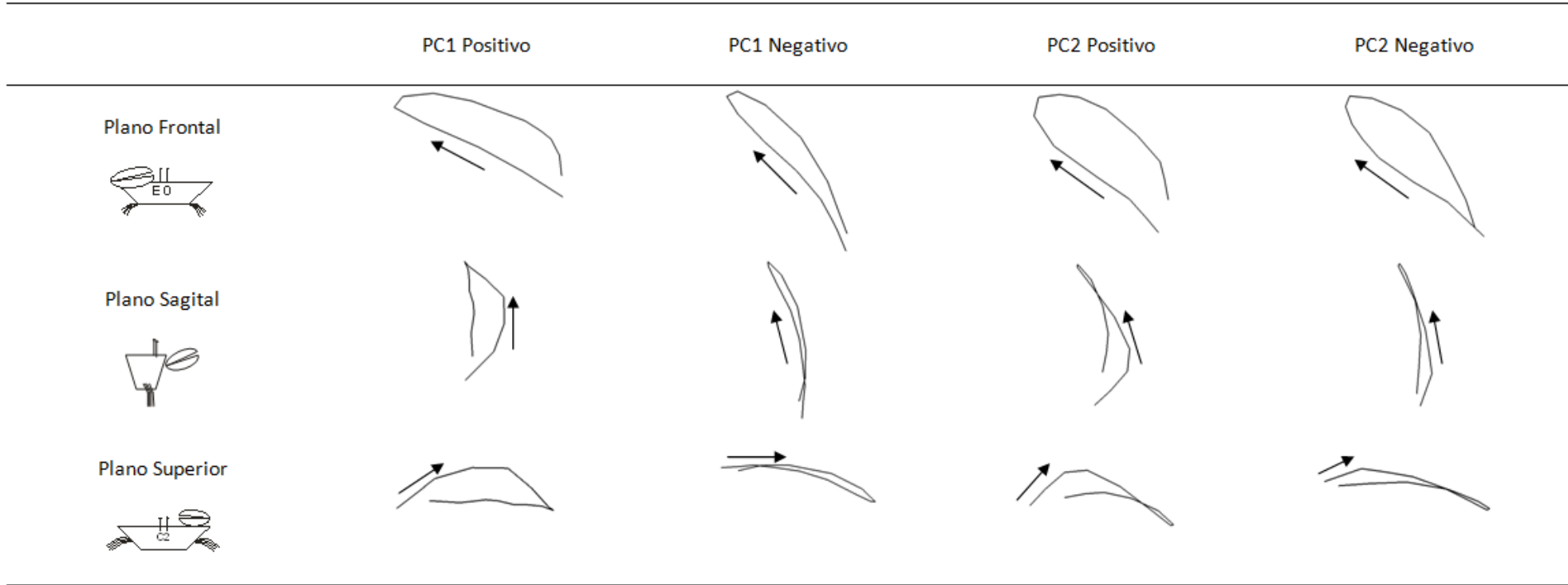


Figura 12. Resultados da análise de componentes principais das formas dos acenos de *U. mordax* já alinhados, proporcionalizados e rotacionados. São exibidas as formas nos extremos dos eixos PC1 e PC2 sob três perspectivas distintas: Plano frontal; Plano sagital; Plano superior. Pelo plano sagital o animal está virado para a direita já pelo plano superior o animal esta em posição C2.

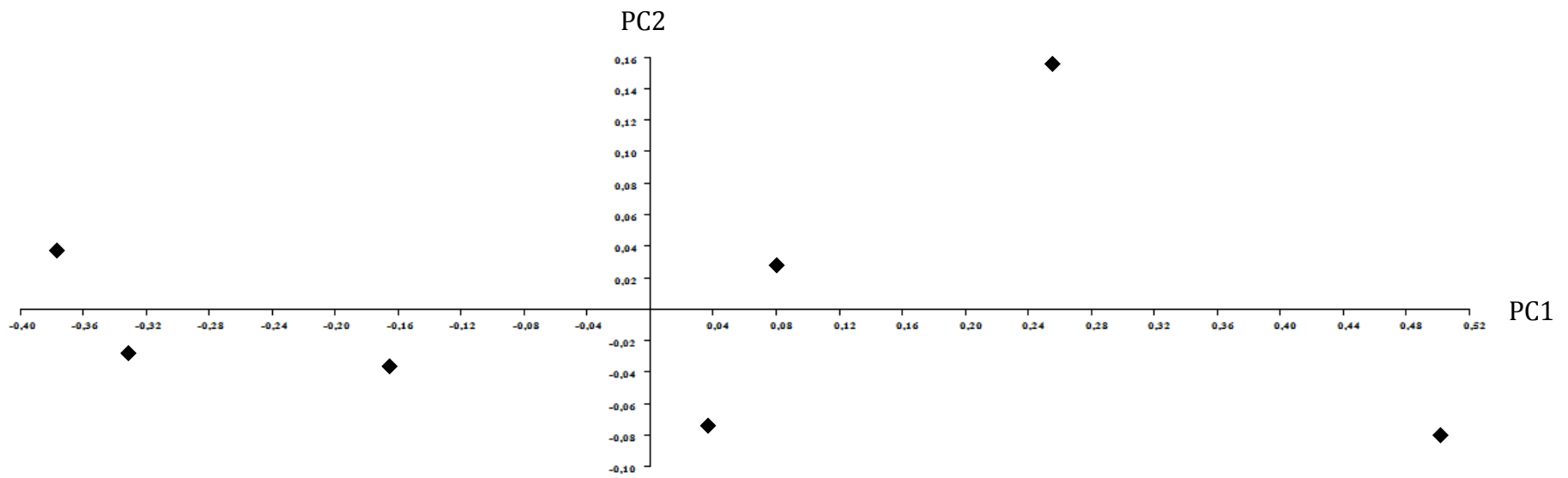


Figura 13. Gráfico gerado através da análise de componentes principais das variações de forma de *U. mordax*. Ao longo dos eixos principais PC1 e PC2 pode ser observada a distribuição dos 7 indivíduos incluídos para a análise. As formas ilustradas na figura 11 são as extremas encontradas nos extremos de cada eixo deste gráfico.

A análise de componentes principais para os acenos de *U. maracoani* também apresentou a maior parte da variação dos dados nos primeiros dois eixos (66,39% no PC1 e 20,35% no PC2, respectivamente) (Figura 14 e 15). Para a visão frontal da trajetória do aceno, do extremo negativo para o positivo do eixo, o PC1 representa a variação de acenos circulares a achatados com movimento ascendente e descendente quase horizontais. Ao passo que o PC2 ilustra uma deformação de arredondada para quase triangular com duas pontas extremas, uma para o lado do corpo correspondente ao do quelípode maior outra para o ponto mais alto da trajetória. No entanto, foi através da observação da visão lateral que se pôde notar que os acenos de *U. maracoani* possuem sua trajetória para trás, começando e terminando o aceno no ponto mais distante ao corpo com o pico de aceno sendo realizado próximo ao corpo. Quanto às outras variações encontradas nos eixos dos componentes principais, observa-se no PC1 uma variação de inclinação onde os acenos se tornavam mais horizontais e aumentavam uma tendência de encontro dos pontos iniciais e finais conforme os valores do eixo aumentam. Ainda pelo do plano sagital, pode-se notar no PC2 um afastamento do corpo do ponto de ápice e um achatamento da trajetória como um todo à medida que os valores do eixo aumentam. Por fim, através do plano superior é possível notar no PC1 que o aceno sofre leve achatamento apresentando trajetórias ascendente e descendente mais retilíneas conforme os valores do eixo aumentam. Já no PC2, há uma tendência ao arredondamento do movimento ascendente e um estiramento do movimento descendente conforme os valores do eixo aumentam.

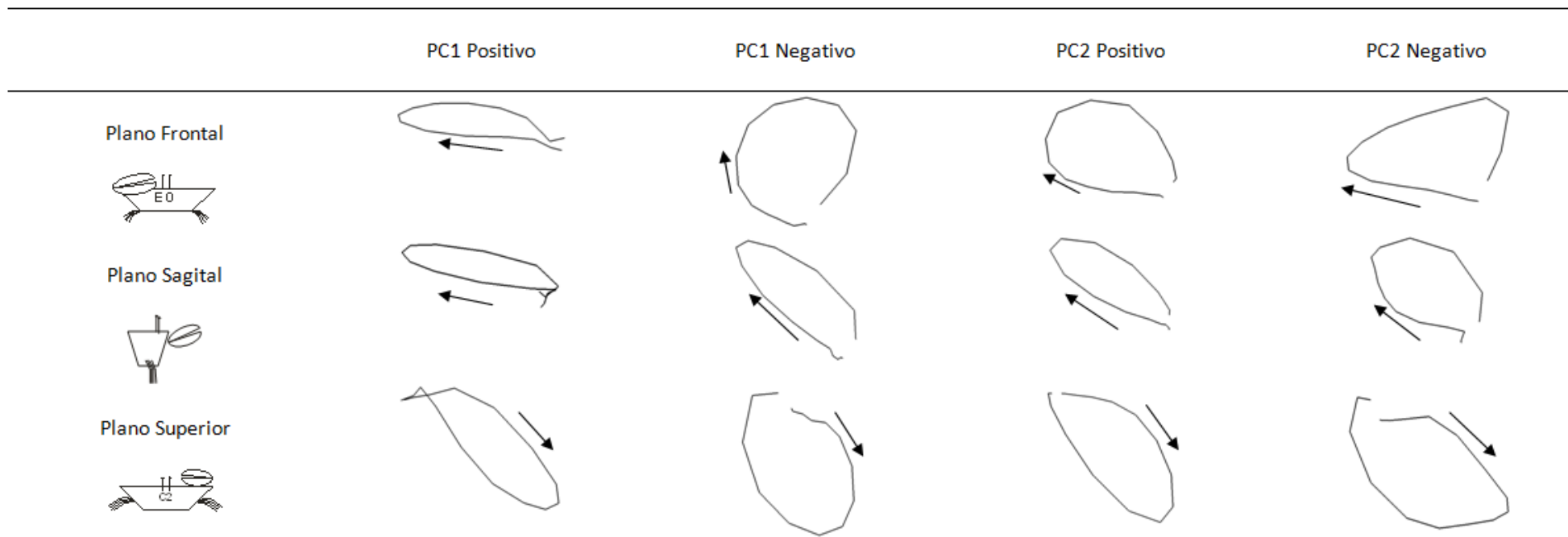


Figura 14. Resultados da análise de componentes principais das formas dos acenos de *U. maracoani* já alinhados, proporcionalizados e rotacionados. São exibidas as formas nos extremos dos eixos PC1 e PC2 sob três perspectivas distintas: Plano frontal; Plano sagital; Plano superior. Pelo plano sagital o animal está virado para a direita já pelo plano superior o animal está em posição C2.

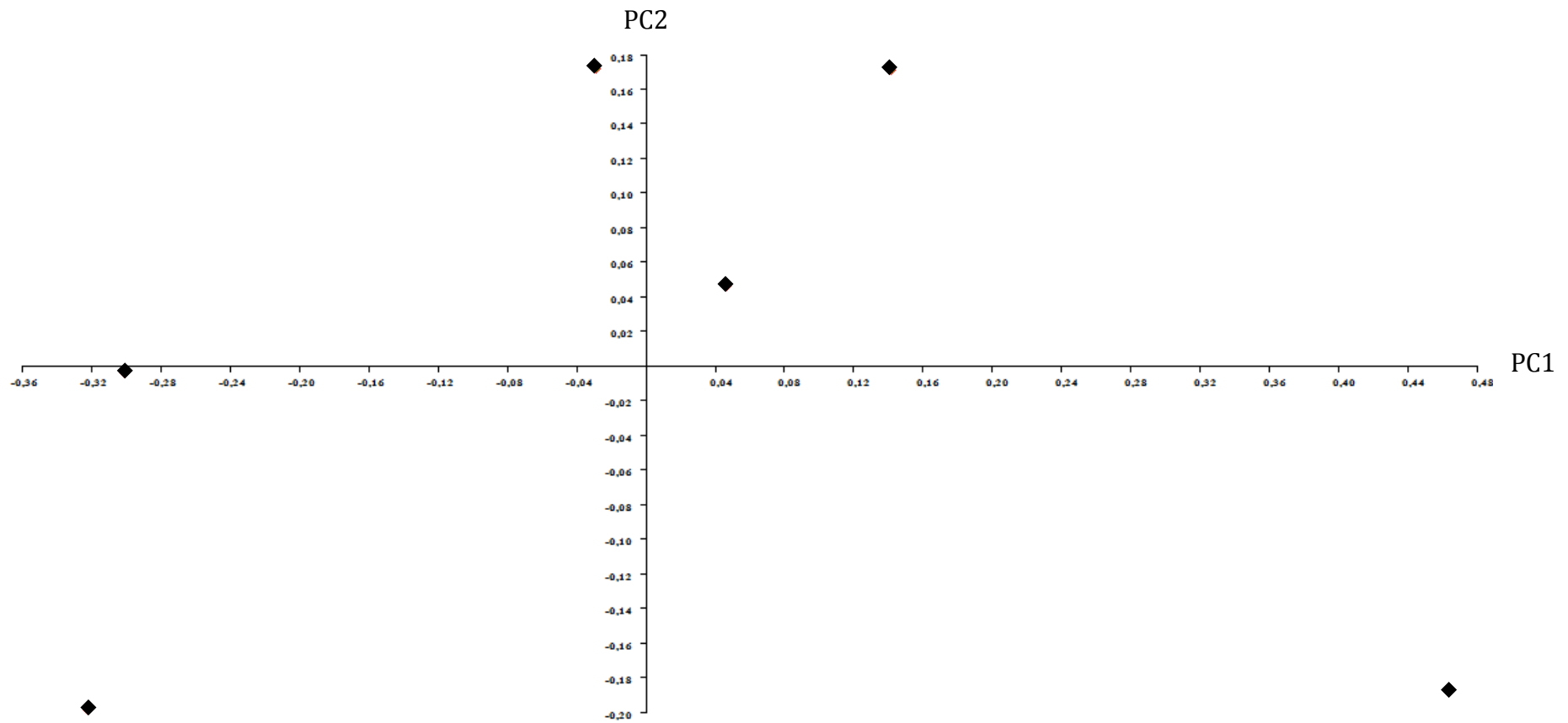


Figura 15. Gráfico gerado através da análise de componentes principais das variações de forma de *U. maracoani*. Ao longo dos eixos principais PC1 e PC2 pode ser observada a distribuição dos 6 indivíduos incluídos para a análise. As formas ilustradas na figura 11 são as extremas encontradas nos extremos de cada eixo deste gráfico.

4.3. Consensos.

As formas dos consensos de cada espécie foram geradas com o intuito de definir o seu padrão médio. Primeiramente em *U. burgersi* (Figura 16) pode-se observar que o aceno médio começa em um movimento ascendente aberto para frente e levemente para o lado do corpo correspondente ao do quelípode em movimento. No fim do movimento de subida, a trajetória se inclina ainda mais para a esquerda pelo plano frontal, porém começa a se fechar e se aproximar do animal novamente pelo plano sagital. Após o ápice, a volta do quelípode para a posição inicial ocorre em uma trajetória circular se vista de frente, porém paralela à carapaça se vista de cima, por fim, se observa uma concavidade pela visão sagital. Nessa espécie, nota-se que as trajetórias ascendentes e descendentes se cruzam quando próximas à carapaça. Em *U. maracoani* (Figura 16), o aceno se mostra bem circular com movimento ascendente quase paralelo ao solo e ao mesmo tempo com uma trajetória que se estende amplamente para frente do animal e para o lado do corpo correspondente ao do quelípode em movimento. Através da visão sagital, o ápice ocorre no ponto mais distante ao corpo, no entanto é difícil de ser reconhecido pela visão frontal pela grande circularidade do aceno como um todo. O movimento descendente é amplo e convexo pelo plano sagital, porém apresenta descida mais abrupta pela visão frontal. Em *U. mordax* (Figura 16), o aceno médio se mostra muito mais achatado que nas demais espécies no plano sagital. O movimento ascendente é quase vertical com leve abertura para frente no plano sagital. Porém no plano frontal, sobe em movimento retilíneo com uma inclinação constante de aproximadamente 45% até pouco antes do ápice do movimento que, por sua vez, ocorre no ponto mais próximo e lateral ao corpo do animal. No plano sagital, o movimento descendente da trajetória apresenta uma leve concavidade, porém mostra-se mais vertical que o ascendente, já no plano frontal ocorre uma leve convexidade que aumenta no fim da trajetória.

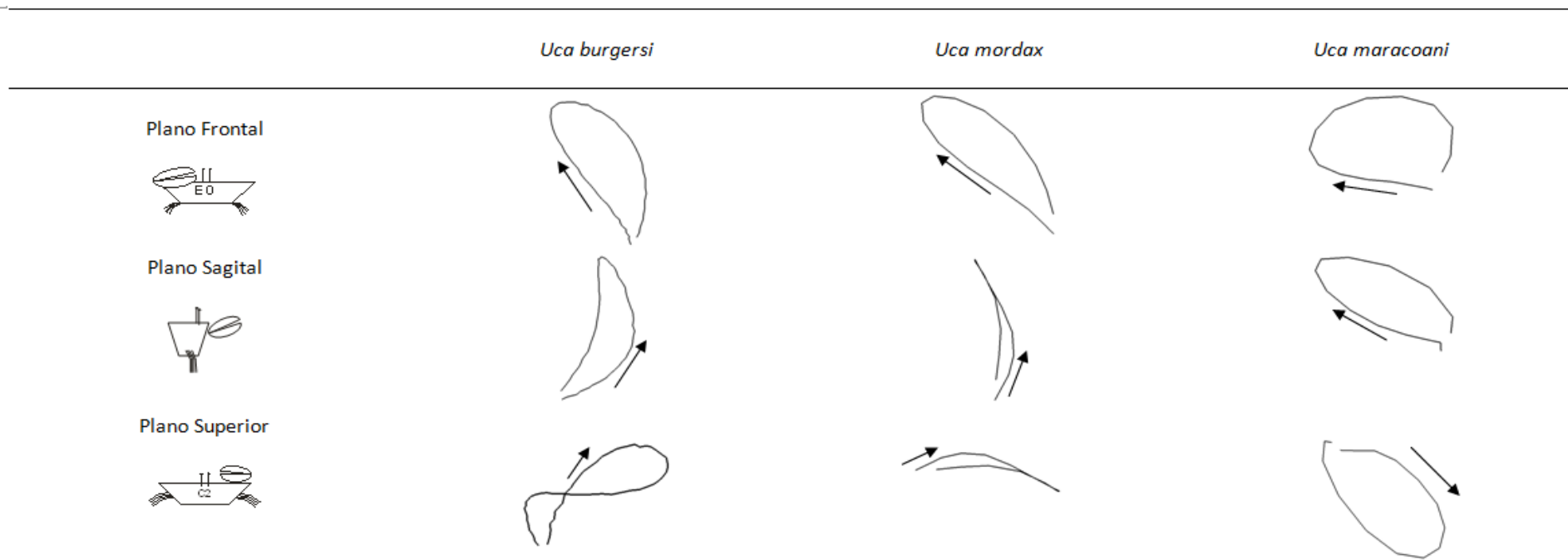


Figura 16. Formas médias dos acenos das espécies *Uca burgersi*, *Uca maracoani* e *Uca mordax* sob três perspectivas distintas: Plano frontal; Plano sagital; Plano superior. Pelo plano sagital o animal esta virado para a direita já pelo plano superior o animal esta em posição C2.

4.4. Tipos de acenos.

Muitas vezes pôde-se observar que os acenos apresentaram sobretudo gradações de intensidade e altura relativa. Contudo, as três espécies analisadas apresentaram três tipos de acenos em comum. O primeiro tipo era caracterizado por um aceno de pequena magnitude que não passava da altura dos olhos. O segundo era facilmente reconhecido consistindo de um movimento amplo com todos os componentes característicos da espécie descritos acima bem representados. Já o terceiro tipo se caracterizava por um aceno mais rápido e agitado, que era realizado acima da altura da carapaça. Tanto o primeiro quanto o terceiro tipo aparentaram ser menos padronizados que o segundo tipo e muitas vezes dificilmente reconhecidos em campo. Somente para *U. mordax* observou-se um quarto tipo de aceno bem raro. Este era composto por uma mistura confusa do aceno do segundo tipo com o aceno do terceiro tipo. Essa mistura consistia em um começo lento e amplo característico do aceno do segundo tipo para se tornar frenético quando chegava acima da altura dos olhos, erguendo e abaixando o quelípode em pequenos socos durante parte da subida e toda a descida. Assim, a fim de verificar se os tipos de acenos diferem em forma, dendrogramas da relação entre todos os acenos de cada espécie foram gerados. Se os clusters da análise correspondessem aos tipos de acenos, seria feita a confirmação de que eles diferem em forma. Por outro lado, se os tipos de acenos se espalhassem entre os clusters, não haveria diferenças estruturais entre eles. No entanto, as análises não evidenciaram nenhuma separação óbvia dos tipos entre os clusters, sendo confirmada a hipótese de que não há diferença estrutural entre os tipos. Somente *U. burgersi* parece ter separado o segundo do terceiro tipo, porém ainda há uma grande mistura nos dois *clusters* com o primeiro tipo.

4.5. Velocidades.

Os dados de velocidades revelaram que somente *U. maracoani* apresenta acenos contínuos, onde a velocidade aumenta gradativamente até o ponto máximo do aceno, para descer rapidamente, porém desacelerando (Figura 17). No entanto, para as espécies *U. burgersi* e *U. mordax*, essa continuidade não foi encontrada (Figuras 18 e 19). Seus gráficos se caracterizam com vários picos de crescimento e decrescimento da velocidade. Isso indica uma descontinuidade no movimento que ocorre em pequenos patamares. Todos os indivíduos dessas duas espécies apresentaram o padrão observado nos gráficos, porém para facilitar a visualização foi feita a plotagem de três e quatro acenos representativos, escolhidos aleatoriamente, para *U. burgersi* e *U. mordax* respectivamente. De fato, nos acenos dessas últimas espécies a descontinuidade pode ser identificada em campo.

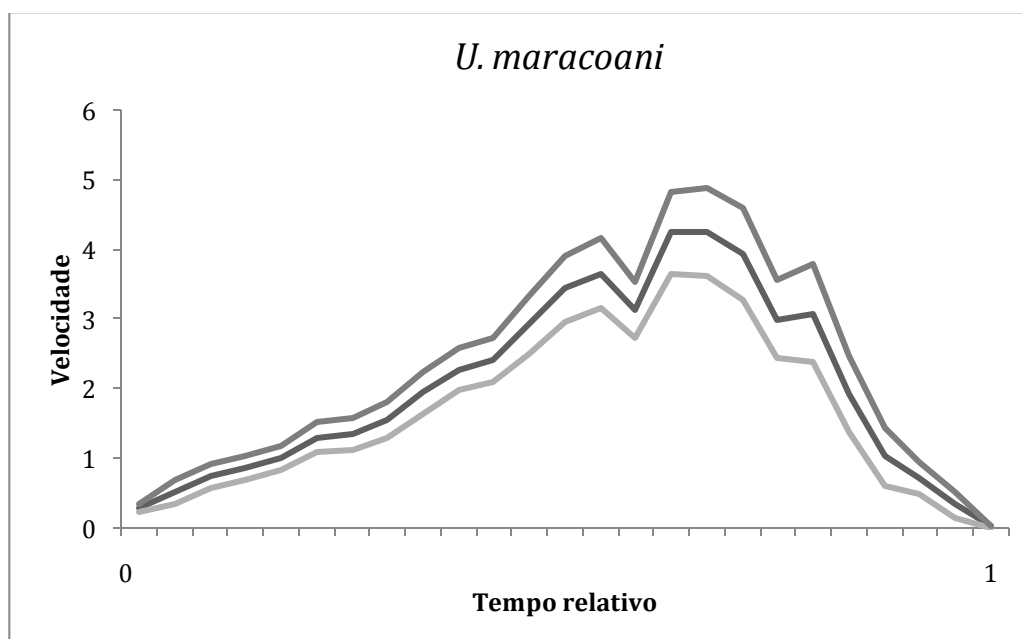


Figura 17. Velocidade relativa tomada durante os acenos de *Uca maracoani*. A média das variações de velocidades nos diferentes momentos do aceno é representada pela linha preta. A linha tracejada representa mais ou menos um erro padrão da média.

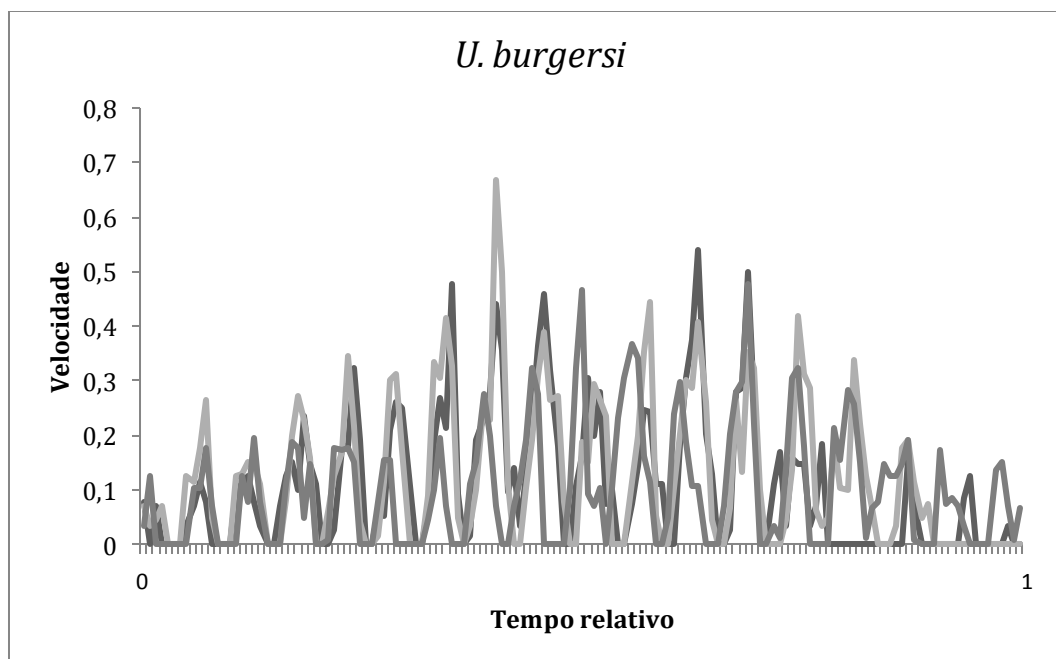


Figura 18. Velocidade relativa tomada durante os acenos de *Uca burgersi*. As três linhas são acenos representativos que indicam descontinuidade dos *displays*.

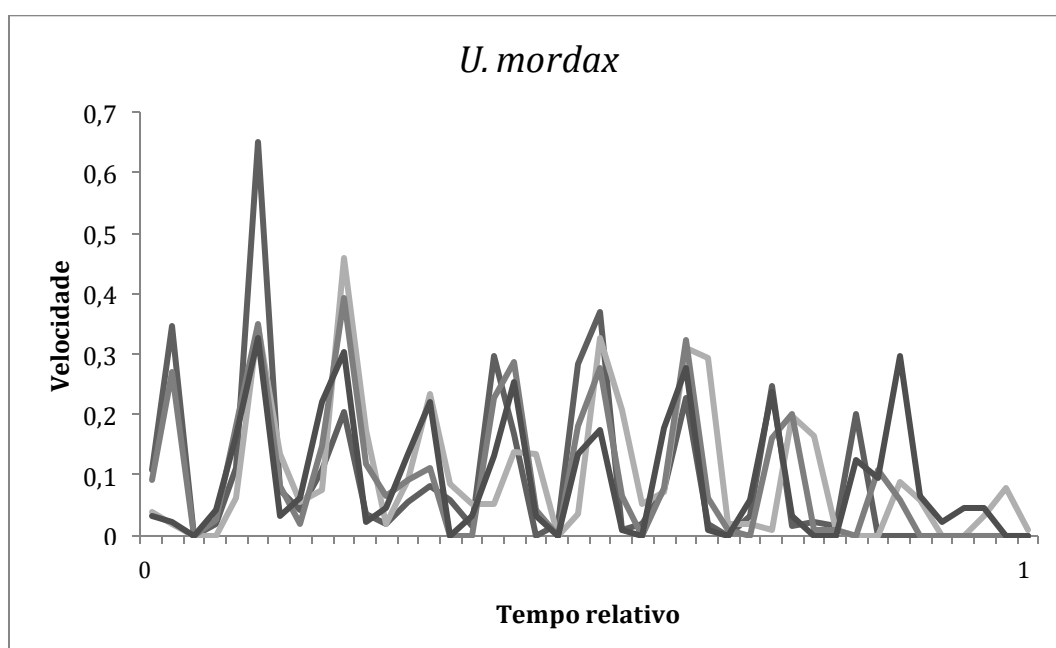


Figura 19. Velocidade relativa tomada durante os acenos de *Uca mordax*. As quatro linhas são acenos representativos que indicam descontinuidade dos *displays*.

Houve diferenças consideráveis entre espécies na duração média dos acenos. A espécie *U. burgersi* apresentou a maior média de duração de 4,9 s ao passo que *U. maracoani* se mostrou a mais veloz entre as três espécies com 1,7 s de média. Já *U. mordax* se mostrou bem próxima à *U. burgersi* com 4 s de média (Figura 20). Quanto à duração máxima e suas frequências, *U. burgersi* se mostra novamente a mais lenta, com

acenos de até 9,4 segundos de duração. Por outro lado, *U. maracoani* não apresentou acenos com mais de 3,3 segundos. É interessante notar que *U. maracoani* não só é a espécie mais rápida, como também apresentou a menor variação temporal entre indivíduos (Figura 20).

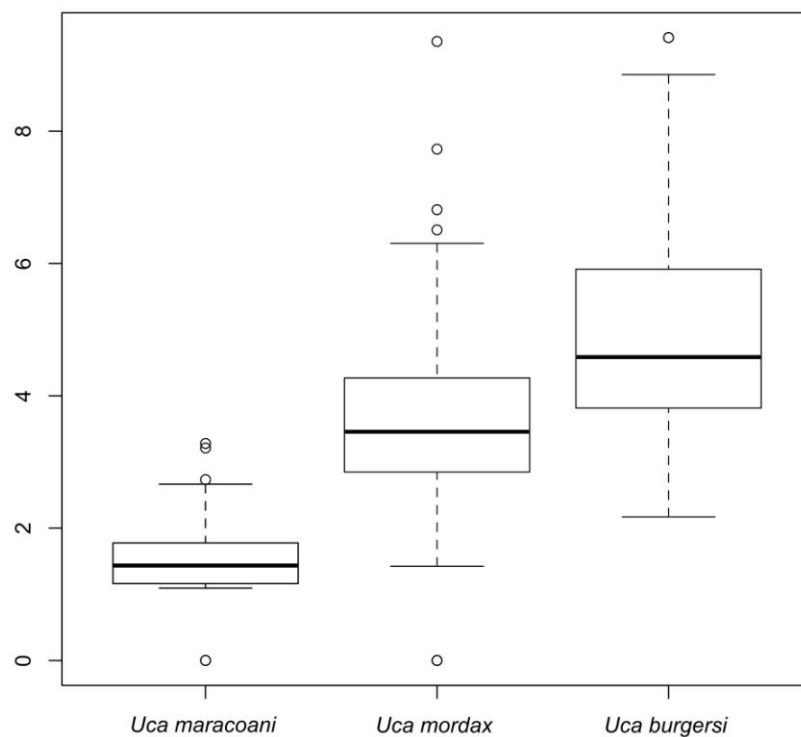


Figura 20. *Boxplot* dos dados temporais das três espécies do estudo *U. maracoani*, *U. mordax* e *U. burgersi*. Durações médias, menores e maiores valores extremos e o intervalo entre quartis dos dados temporais dos acenos são representados por esta figura.

5. DISCUSSÃO

5.1. Inclinações.

Por representarem um comportamento conspícuo e altamente elaborado, os acenos também frequentemente caracterizam-se por elementos secundários (Crane, 1975; Pope, 2000, 2005; How, 2008). Esses elementos variam de movimentações dos pereópodes, acenos com o quelípode pequeno, até inclinações com corpo (Crane, 1975; von Hagen, 1982). Até o presente pouco se sabe sobre o real papel dessas inclinações (Muramatsu, 2010). No entanto, grande parte desse comportamento tem função de ressaltar determinados elementos da trajetória dos acenos, principalmente o aumento de amplitude no movimento de subida ou descida (Figura 9). Já que os caranguejos chama-maré possuem maior sensibilidade a objetos que se estendem verticalmente no seu campo de visão (Land & Layne, 1995; Zeil & Al-Mutairi, 1996) e de que há uma preferência por acenos mais altos em estudos com outras espécies (Oliveira & Custódio, 1998; Murai & Backwell, 2006; Jordão *et al.*, 2007), as inclinações observadas no presente estudo devem possuir um grande papel na atração das fêmeas através do realce do elemento vertical dos acenos.

5.2. Variações intraespecíficas nos acenos.

Por muitos anos, estudos sobre descrições do comportamento de aceno tem sido base de pesquisas onde se buscava entender o real papel dos *displays* no contexto social de chama-marés, com a estrutura dos acenos qualitativamente descrita e comparada entre as espécies (Crane, 1975; How, 2007; How *et al.*, 2009). Porém, até o presente, nenhum estudo havia sido baseado em análises precisas das principais variações e padrões dos acenos de uma espécie. O presente trabalho abre caminho para uma investigação mais acurada desses *displays* revelando aspectos nunca vistos nos acenos de três espécies do litoral paranaense. A discussão dos resultados no presente trabalho é uma tarefa desafiadora, visto que os acenos nunca foram analisados dessa maneira e a comparação deste com outros trabalhos se torna simples e subjetiva. Desta forma, a proposta da discussão é buscar montar um conceito das variações e padrões do aceno procurando relacionar os diferentes planos de visão.

Primeiramente em *U. burgersi* (Figura 10 e 11), as principais variações de forma dos acenos entre os indivíduos seguiram tendências de sua maior compressão ou

arredondamento. Para o PC1, conforme o aceno varia sua inclinação quando visto de frente, há uma tendência para o encontro das trajetórias de subida e descida para o plano sagital, ao passo que comprimem-se lateralmente pelo plano superior. No PC2 notou-se que acenos que começam com forma mais arredondada pela visão frontal também começam o movimento com uma abertura para frente quase horizontal ao solo para depois começarem o movimento ascendente vertical através da visão lateral. Essa abertura se confirma com a interpretação da variação do PC2 no trajeto visto de cima. Uma grande variação ainda no PC2 do movimento descendente poder ser apontada pela visão superior, onde uma trajetória paralela ao corpo ocorre mais afastada ou próxima ao corpo.

Em *U. mordax*, (Figura 12 e 13) na medida em que os valores do PC1 aumentam, se observa-se um achatamento e inclinação dos acenos, sob a visão frontal quanto sob a visão lateral, diminuindo sua amplitude vertical. Isso se confirma com a análise da visão superior, onde os acenos tendem a se comprimir horizontalmente, causando um afastamento das trajetórias ascendente e descendente sob essa perspectiva. Somente nessa espécie, dado à alta compressão das trajetórias de subida e descida, notou-se uma inversão desses movimentos pela visão lateral conforme os valores do PC1 diminuíram. É interessante ressaltar que os acenos dessa espécie já haviam sido caracterizados por trajetórias mais comprimidas no trabalho de von Hagen (1982) relacionando com a análise de suas proporções corporais, de maneira que *U. mordax* teria grandes limitações físicas para realizar os acenos amplos de *U. burgersi*. Quanto às outras características que variaram ao longo dos eixos, está também o afastamento dos pontos iniciais e finais do aceno conforme os valores aumentam no PC2 que são, na verdade, resultado de um movimento descendente que termina mais alto do que os pontos iniciais. Além disso, pode-se notar um arredondamento da trajetória logo no começo do aceno constatado pela visão lateral e superior.

Em *U. maracoani*, (Figura 14 e 15) o que mais se destaca são os acenos realizados para trás. Esse é um aspecto nunca notado antes e conjuntamente com esse comportamento único, o animal apresenta uma inclinação do corpo para trás chegando a se apoiar nos últimos dois pares de pereópodes. É curioso notar que essa alteração não afeta o aceno visto de frente que, por sua vez, exhibe padrões semelhantes às demais espécies do estudo. Dados sobre a orientação dos machos em relação às fêmeas poderiam revelar o grau de importância desses acenos para trás (Land & Layne, 1995), no entanto essas informações não foram coletadas. Quanto às variações indicadas nos eixos dos componentes principais, é indicado no PC1 uma variação geral nos acenos em arredondamento onde há uma alteração para acenos mais achatados na visão frontal

que logicamente acompanha a deformação para acenos mais horizontais na visão lateral. No PC2 já se observa a variação de determinados elementos da trajetória do aceno. Através da posição lateral nota-se que o movimento ascendente se altera de arredondado a mais retilíneo conforme os valores do eixo aumentam, esta variação também acompanha a deformação do aceno de arredondado a inclinado e achatado pelo plano superior. Além disso, é importante apontar a relação da deformação do aceno dos planos frontal e superior. Se analisados em conjunto, esses planos revelam que há um momento do aceno onde a trajetória alcança maior lateralidade antes de começar o movimento ascendente mais engajado. Em seguida, nota-se que o pico de maior altura ocorre próximo ao corpo seguido de um movimento descendente curto.

A alta circularidade revelada nos acenos de *U. maracoani* já havia sido descrita antes por Crane (1975). Por ser uma espécie classificada no grupo mais basal com distância interorbital estreita, *U. maracoani* representaria acenos mais simples que as demais espécies do estudo. No entanto, os acenos fortemente circulares dessa espécie indicam mais complexidade do que a esperada conforme a classificação antiga, apresentada na introdução deste trabalho, que relaciona acenos simples a grupos mais basais com distância interorbital estreita. Casos que fogem a essa regra já haviam sido reportados, colocando em dúvida a validade dessa classificação (Crane, 1975; Salmon & Zucker 1988; Levinton *et al.*, 1996; Sturmbauer *et al.*, 1996; How, 2009; Perez *et al.*, no prelo).

5.3. Consensos.

Os caranguejos chama-maré possuem preferências por determinadas perspectivas dos acenos notadas por seus conspecíficos, entretanto a orientação do animal que acena com papel mais importante para o contexto social desses animais pode variar entre as espécies (ex. Land & Layne, 1995). Contudo, movimentos realizados em outras perspectivas poderiam potencialmente também desempenhar um papel no *display*, levando à necessidade de avaliar os acenos em três dimensões. Com base na descrição de forma das trajetórias consenso de cada espécie geradas através dos métodos de Procrustes, nota-se que *U. maracoani* se destaca das demais pelo seu aceno fortemente circular em todos os planos e por sua grande inclinação no plano sagital (Figura 16). A orientação dos acenos pelo plano sagital e superior é outro aspecto contrastante dessa espécie. Os acenos são realizados para trás dado à uma inversão dos dados da coordenada z da trajetória. Por outro lado, *U. burgersi* e *U. mordax* (Figura 16) não

apresentam essa inversão e se mostram mais semelhantes, com acenos elípticos pela visão frontal e com algum grau de concavidade tanto na trajetória ascendente quanto na descendente pela visão sagital. Porém, no plano frontal, nota-se que *U. burgersi* apresenta uma trajetória mais vertical que *U. mordax*. Ao passo que no plano sagital, observa-se uma grande compressão no eixo horizontal do aceno de *U. mordax*, tornando-o quase vertical. No plano superior, *U. burgersi* foi a única espécie a apresentar um cruzamento das trajetórias de subida e descida, ao passo que *U. mordax* apresentou um aceno quase que inteiramente comprimido horizontalmente, sendo a única a coincidir o ponto de maior altura com o momento em que o quelípode está mais próximo ao corpo, e não mais distante como nas outras duas espécies. Curiosamente, *U. burgersi* e *U. mordax* são consideradas espécies-irmãs, sendo que seu comportamento seria um dos critérios usados para a identificação dessas espécies em campo (Crane, 1975; Rosenberg, 2001). Entretanto, houve uma maior dificuldade no reconhecimento das diferenças nos acenos dessas espécies, o que já tinha sido reportado em um estudo por von Hagen (1982) que visou comparar diversos aspectos comportamentais dessas duas espécies-irmãs através de métodos visuais mais simples. Este estudo pôde revelar várias características igualmente notadas no presente trabalho, como a maior circularidade dos acenos de *U. burgersi* em relação à *U. mordax*. Entre elas estão aspectos sobre movimentos acessórios aos acenos, como acenos com o quelípode menor, movimentação dos pereópodes e intervalos de acenos que se revelaram como características que mais variavam do comportamento entre as duas espécies. No entanto, pela falta de métodos de análise mais avançados, todo o trabalho foi basicamente fundamentado na comparação visual de todos os acenos montados graficamente sem análises morfométricas nem a construção de formas consenso. Assim, o presente trabalho foi crucial para dar mais embasamento à suposição de que as relações apontadas entre *U. burgersi* e *U. mordax* tenham muita influência da sua proximidade filogenética, uma vez que para o grupo como um todo já se hipotetizava um possível sinal filogenético nas formas dos acenos (Crane, 1975; von Hagen, 1982; Rosenberg, 2001, How, 2007; How *et al.*, 2009).

Trabalhos sobre a descrição tridimensional dos acenos revelam aspectos dos formatos não vistos em campo. Desta forma, uma visão mais detalhada dos padrões e variações desse comportamento pode elucidar informações precisas para futuras reproduções dos displays em modelos e protótipos robóticos (Leeann *et al.*, 2008).

5.4. Tipos de acenos.

Os tipos de acenos das espécies *U. burgersi*, *U. maracoani* e *U. mordax* não apresentaram diferenças qualitativas, sugerindo que não há diferenças expressivas de forma entre eles. Estudos anteriores em *U. tangeri* também revelaram semelhanças entre os tipos de acenos apresentados pela espécie (Jordão *et al.*, 2007). Assim, uma possível explicação para a similaridade entre os tipos é que eles são identificados por apresentar variações somente quanto ao tamanho, velocidade ou posicionamento do quelípode em relação ao corpo durante o aceno. Porém, essas variações apontadas visualmente em um primeiro momento, não influenciavam nas diferenças de forma após as etapas do método de Procrustes. Isso porque o método desconta os efeitos de tamanho e orientação na busca de variações entre as formas alinhadas. No entanto, apesar da forma seguir um padrão homogêneo entre os tipos, não se descarta a hipótese de que eles existam. Durante o comportamento de corte em *Uca*, vários elementos além da forma são percebidos por conspecíficos. Esses elementos, como velocidade e altura relativa do quelípode, são facilmente notados e devem possuir grande papel social (Murai & Backwell, 2006; Callander, 2012). Desta maneira, para a investigação mais acurada dos tipos de acenos, outros métodos que levassem mais variáveis em conta deveriam ser aplicados.

5.5. Velocidades

A fim de compreender os elementos temporais dos acenos, foi dado enfoque às velocidades e durações dos acenos das três espécies *U. burgersi*, *U. maracoani* e *U. mordax*. As investigações revelaram vários fatores antes despercebidos na análise morfométrica. Entre esses fatores, está a duração média de cada espécie (Figura 20). Curiosamente, *U. burgersi* e *U. mordax*, espécies bem próximas filogeneticamente, inclusive com tamanho e proporções muito semelhantes (Crane, 1975; von Hagen, 1982; Rosenberg, 2001, 2002), apresentaram durações de acenos mais semelhantes quando comparados à *U. maracoani*. É interessante notar que a duração dos acenos de *U. burgersi* e *U. mordax* já haviam sido reportadas em outros trabalhos e se mostram bem semelhantes com valores que variam de 3 a 6 segundos (Crane, 1975; von Hagen, 1982)

Os gráficos da variação da velocidade tomadas ao longo do aceno também revelam importantes aspectos de continuidade ou descontinuidade do comportamento. Em *U. burgersi* e *U. mordax*, pode-se claramente observar que os picos de aumento e

diminuição das velocidades indicam que seus acenos são descontínuos (Figuras 18 e 19). Essa descontinuidade consistiria em acenos em pulsos durante toda a sua trajetória. Novamente, *U. burgersi* e *U. mordax* se assemelham em seus acenos, porém agora quanto aos padrões temporais de descontinuidade apontando mais uma vez alguma possível relação filogenética no comportamento desses animais (Crane, 1975; von Hagen 1982). No entanto, em *U. maracoani* já não se observa esse padrão (Figura 17). Seus acenos são claramente mais contínuos, onde inicialmente há um aumento gradativo da velocidade para depois se manter constante e diminuir mais rapidamente. O fato desses animais possuírem acenos mais contínuos pode ter grande relação com a baixa variação temporal encontrada. Isso dado que os acenos apresentam menos elementos que podem aumentar sua complexidade, como os patamares de descontinuidade encontrada nas outras espécies. É importante notar que os acenos dessa espécie já haviam sido descritos por Crane (1975) e se caracterizavam por não apresentarem pausa no momento de pico confirmando com os resultados obtidos onde não é observado em nenhum momento durante os acenos em que a velocidade permanece

6. CONCLUSÕES

As principais variações dos acenos dos indivíduos de cada espécie são importantes na revelação dos elementos que podem ter sofrido maiores mudanças durante a sua evolução. Assim, elementos variáveis dos acenos, são identificados como lábeis e teriam sofrido mais mudanças evolutivas. Ao passo que os padrões fixos identificados não teriam sofrido grandes mudanças. Além disso, foi possível reconhecer padrões únicos dos acenos de cada espécie onde são apontados elementos característicos de cada uma delas. Tais investigações nunca antes exploradas nas demais espécies de *Uca* seriam essenciais para o entendimento dos principais caminhos tomados na evolução do comportamento de aceno.

As inclinações observadas no estudo possuem o provável papel em evidenciar a amplitude dos movimentos ascendente ou descendente dos acenos, uma vez que se é conhecido desses animais, uma preferência por elementos verticais dos comportamentos de acenos. Quanto aos tipos de acenos, não foram reveladas diferenças em forma. Isso dado que suas diferenças estejam fundamentadas nos fatores de velocidade, amplitude e posição relativa ao corpo. Desta forma, métodos alternativos aplicados para a investigação do papel desses elementos são essenciais para a confirmação em que esses tipos se diferenciam.

Os padrões de velocidade revelaram grande semelhança entre as espécies-irmãs *U. burgersi* e *U. mordax* por seus acenos descontínuos. Já as velocidades tomadas por *U. maracoani* caracterizadas por uma continuidade indicam grande relação com sua baixa variação temporal, uma vez que menos elementos acessórios são incluídos durante a trajetória.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, B.J. & Levinton, J.S. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Functional Ecology*. 21: 154-161. 2007.
- Andersson, M. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press. 1994.
- Berglund, A. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*. 58: 385-399. 1996.
- Bezerra, L.E.A., Dias, C.B., Santana, G.X. & Matthews-Cascon, H. Spatial Distribution of Fiddler Crabs (Genus *Uca*) in a Tropical Mangrove of Northeast Brazil. *Scientia Marina*. 70: 759-766. 2006.
- Borges, A., Menezes, C., Pinto, L. P. & Vettorazzo, V. Seleção Sexual no tamanho da quela do chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Brachyura). In: Machado, G., Prado, P.I.K. & Oliveira, A.A., eds. *Ecologia da mata atlântica*. 1999.
- Callander, S., Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. The effect of claw size and wave rate on female choice in a fiddler crab. *Animal Behaviour*. 30: 151-155. 2012.
- Christy, J.H. Burrow Structure and the Use in the Sand Fiddler Crab, *Uca pugilator*. *Animal Behaviour*. 30: 687-694. 1982.
- Christy, J.H. & Salmon, M. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Reviews*. 59: 483-509. 1984.
- Christy, J.H. & Salmon, M. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler-crabs. *American Zoologist*. 31: 229-237. 1991.
- Crane J. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca*. Princeton: Princeton University Press. 1975.
- Cummings, M.E., Jordão, J.M., Cronin, T.W. & Oliveira, R.F. Visual ecology of the fiddler crab, *Uca tangeri*: effects of sex, viewer and background on conspicuousness. *Animal behavior*. 75: 175-188. 2008.
- Darwin, C. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray. 1871.

- De Groot, I., Lockwood, C.A. & Aiello, L.C. Technical note: A new method for measuring long bone curvature using 3D landmarks and semi-landmarks. *American Journal of Physical Anthropology*. 141: 658-664. 2010.
- deRivera, C.E. & Vehrencamp, S.L. Male versus female mate searching in fiddler crabs: a comparative analysis. *Behavioral Ecology*. 12:182–191. 2001.
- Detto, T., Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. Experimental evidence for a seasonal shift in the strength of a female mating preference. *Behavioral Ecology*. 21:311–316. 2010.
- Doherty, J.A. Stereotypy and the effects of temperature on some spatio-temporal subcomponents of the “courtship wave” in the fiddler crabs *Uca minax* (Le Conte) and *Uca pugnax* (Smith) (Brachyura, Ocypodidae). *Animal behavior*. 30: 352–363. 1982.
- Emlen, D.J. The Evolution of Animal Weapons. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39: 387-413. 2008.
- Fisher, R. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press. 1930.
- Hyatt GW. Quantitative analysis of size-dependent variation in the fiddler crab wave display (*Uca pugilator*, Brachyura, Ocypodidae). *Marine Behavior & Physiology*. 5: 19–36. 1977.
- How, M.J. The fiddler crab claw-waving display: An analysis of the structure and function of a movement-based visual signal [tese de doutorado]. The Australian National University. Australia. 2007.
- How, M.J., Hemmi, J.M., Zeil, J. & Peters, R. Claw waving display changes with receiver distance in fiddler crabs, *Uca perplexa*. *Animal Behaviour*. 75: 1015–1022. 2008.
- How, M.J., Zeil, J. & Hemmi, J.M. Variability of a dynamic visual signal: the fiddler crab claw-waving display. *Journal of Comparative Physiology A*. 195: 55–67. 2009.
- Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. Variation in courtship rate in the fiddler crab *Uca annulipes*: is it related to male attractiveness? *Behavioral Ecology*. 9: 605–611. 1998.
- Jordão, J.M., Curto, A.F. & Oliveira, R.F. Stereotypy and variation in the claw waving display of the fiddler crab *Uca tangeri*. *Acta Ethologica*. 10: 55–62. 2007.

- Kim, T.W., Christy, J.H., Rissanen, J.R., Ribeiro, P.D. & Choe, J.C. Effect of food addition on the reproductive intensity and timing of both sexes of an intertidal crab. *Marine Ecology Progress Series*. 401: 183-194. 2010.
- Kirkpatrick, M. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*. 18: 43-70. 1987
- Kirkpatrick, M. & Ryan, M.J. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*. 350: 33-38. 1991.
- Kitaura, J., Nishida, M. & Wada, K. The evolution of social behaviour in sentinel crabs (*Macrophthalmus*): implications from molecular phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*. 88: 45–59. 2006.
- Kitaura, J. & Wada, K. Evolution of waving display in brachyuran crabs of the genus *Ilyoplax*. *Journal of Crustacean Biology* 26: 455–462. 2006.
- Kodric-Brown, A. & Brown, J.H. Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evolutionary Ecology*. 1: 95-105. 1987.
- Land, M. & Layne, J.E. The visual control of behaviour in fiddler crabs I. Resolution, thresholds and the role of the horizon. *Journal of Comparative Physiology A*. 177:81–90. 1995.
- Leeann, T.R., Sims, R.A., Sims, S.W.M., Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. Experiments with robots explain synchronized courtship in fiddler crabs. *Current Biology*. 18: 62-63. 2008.
- Levinton, J., Sturmbauer, C. & Christy, J.H. Molecular data and biogeography: resolution of a controversy over evolutionary history of a pan-tropical group of invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 203: 117–131. 1996.
- Masunari, S. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 23: 901-914. 2006.
- Matsumasa, M. & Murai, M. Changes in blood glucose and lactate levels of male fiddler crabs: effects of aggression and claw waving. *Animal Behaviour*. 69: 569-577. 2005.

- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. & Hornik, K. cluster 2-02: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version 1.14.2. 2011.
- Milner, R.N.C, Detto, T., Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. Experimental evidence for a seasonal shift in the strength of a female mating preference. *Behavioral Ecology*. 21: 311-316. 2010.
- Monteiro, L.R. & Reis, S.F. *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Editora. 1999.
- Murai, M., Goshima, S. & Henmi, Y. Analysis of the mating system of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Animal Behaviour*. 35: 1334-1342. 1987.
- Murai, M. & Backwell, P.R.Y. A conspicuous courtship signal in the fiddler crab *Uca perplexa*: female choice based on signal size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 736–741. 2006.
- Muramatsu, D. For whom the male waves: four types of claw-waving display and their audiences in the fiddler crab, *Uca lactea*. *Journal of Ethology*. 29: 3–8. 2010.
- Oliveira, R.F. & Custódio, M.R. Claw size, waving display and female choice in the European fiddler crab, *Uca tangeri*. *Ethology Ecology & Evolution*. 10: 241–251. 1998.
- Perez, D.M., Rosenberg, M.S. & Pie, M.R. The evolution of waving displays in fiddler crabs (*Uca* spp., Crustacea, Ocypodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. No prelo.
- Pope, D.S. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 47: 432–437. 2000.
- Pope, D.S. Waving in a crowd: fiddler crabs signal in networks. In: McGregor PK, ed. *Animal communication networks*. Cambridge: Cambridge University Press. 252–276. 2005.
- R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>. 2011.
- Ryan, M.J. Receiver biases, sexual selection and the evolution of sex differences. *Science*. 281: 1999-2003. 1998.

- Rosenberg, M.S. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*. 21: 839–869. 2001.
- Rosenberg, M.S. Fiddler crab claw shape variation: A geometric morphometric analysis across the genus *Uca*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 75: 147–162. 2002.
- Salmon, M. & Atsides, S.P. Visual and acoustical signalling during courtship by fiddler crabs (genus *Uca*). *American Zoologist*. 8: 623–639. 1968.
- Salmon, M., Hyatt, G.W., McCarthy, K. & Costlow, J.D.Jr. Display specificity and reproductive isolation in the fiddler crabs, *Uca panacea* and *U. pugilator*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 48: 251–276. 1978.
- Salmon, M. & Zucker, N. Interpreting differences in the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*). In: Chelazzi, G. & Vannini, M. eds. *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*. New York: Plenum Press. 387–407. 1988.
- Searcy, W.A. The Evolutionary Effects of Mate Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 57-85. 1982.
- Smith, H.G & Montgomerie, R. Sexual selection and the tail ornaments of North American barn swallow. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 28: 195-201. 1991.
- Stearns, S. & Hoekstra, R. F. *Evolution: an introduction*. Oxford: Oxford University Press. 2000.
- Sturmbauer, C., Levinton, J.S. & Christy, J. Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: Test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 93: 10855–10857. 1996.
- von Hagen, H.O. Visual and acoustic display in *Uca mordax* and *U. burgersi*, sibling species of neotropical fiddler crabs. I. Waving display. *Behaviour* 83: 229–250. 1982.
- Williams, G.C. *Sex and Evolution*. Princeton, N.J: Princeton University Press. 1975.
- Williams, G.C. *Natural selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford: Oxford University Press. 1992.

Zahavi, A. and Zahavi, A. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*.
Oxford: Oxford University Press. 1997.

Zeil, J. & Al-Mutairi, M.M. The variation of resolution and of ommatidial dimensions in the compound eyes of the fiddler crab *Uca lactea annulipes* (Ocypodidae, Brachyura, Decapoda). *Journal of Experimental Biology*. 199: 1569–1577. 1996

Zeil, J. & Hemmi, J.M. The visual ecology of fiddler crabs. *Journal Of Comparative Physiology A Neuroethology Sensory Neural And Behavioral Physiology*. 192: 1-25. 2006.