

Daniela Malgarini Perez

**A evolução do comportamento de aceno em caranguejos chama-maré  
(*Uca* spp., Crustacea, Ocypodidae)**

Curitiba

2009

Daniela Malgarini Perez



**A evolução do comportamento de aceno em caranguejos chama-maré  
(*Uca* spp., Crustacea, Ocypodidae).**

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção de grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Setor Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie.

Curitiba

2009

## **AGRADECIMENTOS**

**Aos meus amigos de laboratório pelas discussões e apoio.**

**Ao professor Marcio Roberto Pie pela orientação e oportunidade de desenvolver este projeto.**

**Ao CNPq.**

**À minha família.**

## SUMÁRIO

LISTAS.....	ii
RESUMO.....	iii
1 – INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA.....	1
2 – OBJETIVOS.....	10
3 – METODOLOGIA.....	11
4 – RESULTADOS.....	15
5 – DISCUSSÃO.....	20
6 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22

## LISTAS

### 1 – FIGURAS

1.1	Figura 1 – Machos de <i>Uca leptodactyla</i> ao redor de suas tocas	2
1.2	Figura 2 – Combate por território entre machos de <i>Uca mjoebergi</i>	3
1.3	Figura 3 – Macho de <i>Uca</i> com um dos olhos protegidos no sulco horizontal da carapaça	5
1.4	Figura 4 – <i>Uca pugnax</i> dimorfismo sexual, fêmea com dois quelípodes pequenos entre dois machos com seus quelípodes avantajados	6
1.5	Figura 5 – <i>Uca lactea</i> forrageando, macho à esquerda e fêmea à direita	6
1.6	Figura 6 – Macho de <i>Uca panamensis</i> acenando com ambos os quelípodes	7
1.7	Figura 7 – Machos de <i>Uca thayeri</i> acenando ambos os quelípodes em sincronia	8
1.8	Figura 8 – Passos de a à e das características do aceno descritas na tabela 1	14
1.9	Figura 9 – O padrão da variação vertical do aceno com os quelípodes maior e menor para cada espécie	15
1.10	Figura 10 – Distribuição das espécies do gênero <i>Uca</i> ao longo dos eixos PPC1 e PPC2, baseadas nos acenos do quelípode maior	18
1.11	Figura 11 - Distribuição das espécies do gênero <i>Uca</i> ao longo dos eixos PPC1 e PPC2, baseadas nos acenos do quelípode menor	19

### 2 – TABELAS

2.1	Tabela 1 – Características dos acenos de <i>Uca</i> spp.	13
2.2	Tabela 2 – Média e desvio padrão de cada componente do aceno para cada espécie de <i>Uca</i> spp.	17
2.3	Tabela 3 – Pesos dos primeiros dois eixos principais filogenéticos para os quelípodes maior e menor.	18

## RESUMO

Machos do gênero *Uca* são conhecidos por possuírem um quelípode altamente desenvolvido, o qual é utilizado em uma diversidade de contextos, incluindo defesa de territórios, interações agonísticas e corte de fêmeas. Este quelípode é freqüentemente empregado em *displays* comportamentais repetitivos chamados de acenos. Os acenos são um comportamento comum da família Ocypodidae, e são muito diversificados ao nível de espécie. Embora o comportamento de aceno seja uma das características mais marcantes do repertório de machos de *Uca*, pouco se sabe sobre a evolução de seus diferentes componentes em um contexto filogenético. O objetivo do presente estudo foi utilizar métodos filogenéticos comparativos para investigar a evolução deste comportamento em 19 espécies de *Uca* da América Central. Vídeos digitais obtidos em campo foram utilizados para quantificar a dinâmica temporal e os diferentes elementos presentes no aceno de cada espécie. Métodos de ordenação multivariada foram usados para avaliar como diferentes elementos do comportamento de aceno podem mostrar dinâmicas evolutivas distintas. A maior parte da variação interespecífica dos acenos inclui diferenças na velocidade destes *displays*, onde todos os elementos do aceno podem tornar-se mais rápidos ou lentos. Apesar de haver uma forte concentração da variância nos dois primeiros eixos de ordenação, não houve evidências de sinal filogenético nos seus respectivos *scores*. Os resultados sugerem que a evolução do comportamento de aceno é evolutivamente lábil, e tende a se concentrar em alguns eixos preferenciais, possivelmente indicando a evolução em linhas de menor resistência. A abordagem empregada no presente estudo reforça a utilidade do método filogenético comparativo para elucidar a evolução de características comportamentais complexas como o aceno de machos de *Uca*, além de fornecer ferramentas fundamentais para entender como diferentes pressões evolutivas afetam sua dinâmica.

## 1 – INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA

A diversidade de sistemas de comunicação entre os animais é resultado de uma variedade de sistemas de sinalização que operam em escalas ecológicas e evolutivas, incluindo seleção sexual (ANDERSSON 1994; ZAHAVI & ZAHAVI, 1997), seleção natural (EDMUNDS 1974; CARO 2005) e as propriedades físicas do ambiente (ENDLER & BASOLO 1998; MAAN et al, 2006). Como consequência desta multiplicidade de pressões seletivas, o entendimento da evolução destes sinais é uma tarefa muito complexa. Dentre os animais que dispõem de uma visão adequada, uma diversa gama de posturas, movimentos e mudanças de cor podem ser empregados como sistemas de comunicação (SMITH, 1980). Muitos destes comportamentos podem apresentar um caráter estereotipado, como é observado em aranhas caçadoras que apresentam um padrão de movimentos com as pernas conforme se aproximam de fêmeas para o acasalamento, ou abelhas *Apis* spp., que por meio de certas manobras indicam às suas companheiras a localização de uma fonte de alimento encontrada (ALCOCK, 1993). Além disso, certos grupos são caracterizados por apresentar padrões de comportamento espécie-específicos, como é o caso do canto de muitos pássaros (GILL & WRIGHT, 2006) ou dos acenos dos caranguejos chama-maré (CRANE, 1975).

Os caranguejos chama-maré (*Uca* spp. Leach, Crustacea: Ocypodidae) são crustáceos pequenos e semi-terrestres típicos da zona entre marés, protegidos em estuários e baías de clima tropical, subtropical e temperado quente (CRANE, 1975; CHRISTY & SALMON, 1984; POPE, 2000; MASUNARI, 2006 a). Há atualmente 97 espécies do gênero descritas com uma distribuição cosmopolita (ROSENBERG, 2001). Estes animais geralmente formam grupos agregados em colônias mistas e simpátricas com indivíduos de várias idades. A maioria dos indivíduos possui um território que não excede 1m<sup>2</sup> ao redor de suas tocas onde concentram as suas atividades diárias (ZEIL & HEMMI, 2006) (Figura 1), sendo fáceis de serem capturados, marcados, manipulados e observados para pesquisa, além de se tornarem fonte rica de alimento para diversos predadores, principalmente aves marinhas (CRANE, 1975).



FIGURA 1. MACHOS DE *Uca leptodactyla* AO REDOR DE SUAS TOCAS.  
Fonte: Ana Cláudia Rorato

A distribuição de adultos, juvenis, machos e fêmeas nessas colônias e a dinâmica de ocupação das tocas diferem entre as espécies, habitats e estações (ZEIL & HEMMI, 2006). Entretanto, existe uma constante dinâmica de deslocamento ao redor de suas tocas e a de seus vizinhos, sempre com uma atenção especial voltada aos outros machos que tentam tomar as suas galerias. Porém os machos residentes podem se defender contra esses intrusos em combates individuais ou em conjunto com seus vizinhos (BACKWELL & JENNIONS, 2004) (Figura 2). O abandono voluntário das tocas também pode ocorrer para a procura de parceiros ou por um local com uma vizinhança e recursos ambientais mais favoráveis (ZEIL & HEMMI, 2006). Indivíduos que não possuem tocas durante a maré baixa são geralmente os que não estão em atividade de reprodução. Desta forma há dois tipos de tocas: as temporárias usadas para fuga de predadores e refúgio durante a maré alta e

as tocas usadas para a reprodução, com câmaras onde a fêmea incubará os ovos sem correr o risco de que a água os leve (CHRISTY, 1982 b).



FIGURA 2. COMBATE POR TERRITÓRIO ENTRE MACHOS DE *Uca mjoebergi*.  
Fotografia: Patricia Backwell ®.

Com poucas exceções, os caranguejos chama-maré possuem duas estratégias principais de cópula (CRANE, 1975; CHRISTY & SALMON, 1984; CHRISTY & SALMON, 1991). A primeira, em que a fêmea possui a sua toca e analisa os machos que cortejam ao passarem por ela. A segunda, na qual o macho possui o seu território, delimitado pela toca, e corteja as fêmeas que passam por ali, sendo que antes de fazer a sua escolha a fêmea pode visitar várias tocas (CHRISTY, 1982 b). No primeiro caso, a cópula ocorre na superfície da toca da fêmea. No segundo, a cópula é realizada dentro da toca do macho escolhido e, neste caso, a qualidade da toca constitui um dos critérios de escolha das fêmeas antes de ovipositar e incubar seus ovos ali (BACKWELL & PASSMORE, 1996). Mais de uma fêmea pode se acomodar em câmaras terminais separadas da galeria de um macho (CHRISTY, 1982 b).

As atividades de reprodução e alimentação estão sincronizadas com os períodos de maré através de seus relógios biológicos (PALMER, 1990). A temperatura ambiente também controla fortemente os caranguejos, restringindo

sua atividade ou até forçando a hibernação em suas tocas nos períodos de frio ou muito calor. Nas espécies de locais temperados, a reprodução é restrita aos meses mais quentes ao passo que espécies tropicais são ativas durante o ano todo (CRANE, 1975). Após o período de incubação dos ovos de 12 a 15 dias (CHRISTY, 1982a,b), as larvas zoea são liberadas em picos que variam entre as espécies. Porém, de um modo geral, são sincrônicos com o período de maré de sizígia, de modo que a liberação das larvas ocorre um pouco depois do pico de maré cheia, minimizando os riscos de predação principalmente por peixes (SALMON et al, 1986). Após várias mudas, essas larvas chegam ao estágio de megalopa e retornam com a maré para o estuário até atingir a maturidade (CHRISTY, 1982 a; MASUNARI, 2006 b).

Os chama-maré podem enxergar em cores que ajudam no reconhecimento de conspecíficos com base nos diferentes padrões de coloração da carapaça e dos quelípodas (DETTO et al, 2006). Seus olhos ficam no topo de finos estiletes verticais que podem ser abaixados para proteção em sulcos horizontais na parte dianteira de suas carapaças (Figura 3). O comprimento relativo dos estiletes se relaciona com o tamanho da frente na carapaça. Desta forma, espécies de frente larga tendem a apresentar estiletes curtos, ao passo que espécies de frente estreita apresentam estiletes longos (CRANE, 1975). Possuir olhos no ápice de estiletes longos é vantajoso por servir de periscópios enquanto estão escondidos em suas tocas, além de proporcionar uma visão panorâmica que não pode ser facilmente bloqueada por outros indivíduos da colônia ou pequenos montes de areia (ZEIL & HEMMI, 2006). Desta forma, há uma certa relação entre o comprimento dos estiletes e sua capacidade visual com seu tipo de hábitat, onde as espécies de frente larga e estilete curto tendem a habitar os níveis mais altos da zona entre-marés perto da vegetação e rochas, ao passo que as espécies de frente curta e estiletes longos tendem a habitar locais mais abertos (CRANE, 1975; ZEIL et al, 1986).



FIGURA 3. MACHO DE *Uca* COM UM DE SEUS OLHOS PROTEGIDOS NO SULCO HORIZONTAL DA CARAPAÇA.  
Fonte: Patricia Backwell ®.

Um aspecto muito importante desses organismos é o seu singular dimorfismo sexual: os machos possuem alta assimetria entre seus quelípodes, com o maior medindo até cinco vezes mais em comprimento em relação ao quelípode menor, e aos dois quelípodes simétricos das fêmeas (ROSENBERG, 2001) (Figura 4). Estes quelípodes desproporcionais dos machos são utilizados em uma diversidade de contextos, incluindo defesa de territórios, interações agonísticas e corte de fêmeas (POPE, 2000; POPE, 2005). Já o quelípode menor é usado principalmente para a alimentação, realizada através da raspagem do substrato separando algas, bactérias e detritos do restante do material que é devolvido em forma de pelotas (CRANE, 1975) (Figura 5). A escavação de galerias também contribui para a concentração dessas pequenas bolas de areia em conjunto com uma quantidade de matéria orgânica trazida para a superfície aumentando a disponibilidade de alimento (Figura 5). Desta forma esses caranguejos podem cavar mais buracos do que necessitam, diminuindo a competição por recursos alimentares (GENONI, 1991). Visto que as atividades e demandas metabólicas são similares em ambos os sexos, os machos compensam a desvantagem de possuir somente um quelípode pequeno para a alimentação aumentando a sua velocidade de raspagem e

estendendo seus períodos de forrageamento (VALIELA et al, 1974; MASUNARI, 2006).



FIGURA 4. *Uca pugnax* DIMORFISMO SEXUAL, FÊMEA COM DOIS QUELÍPODES PEQUENOS ENTRE DOIS MACHOS COM SEUS QUELÍPODES AVANTAJADOS.  
Fonte: Michael S. Rosenberg ®.



FIGURA 5. *Uca lactea* FORRAGEANDO, MACHO À ESQUERDA E FÊMEA À DIREITA.  
Fonte: Michael S. Rosenberg ®.

Entretanto o que mais chama a atenção nestes animais são seus *displays* comportamentais repetitivos voltados para a corte de fêmeas chamados de acenos, realizados com o quelípode maior (Figura 6 e 7). O aceno é um dos comportamentos sociais mais típicos característico da família Ocypodidae (ZEIL & HEMMI, 2006). Apresentam uma grande diversificação interespecífica principalmente através da variação de velocidade e, quando não

estão se alimentando, podem estar acompanhados pelo aceno do quelípode menor (Figura 6 e 7), e pelos movimentos dos ambulatórios e pelo movimento de subida e descida com o corpo (CRANE, 1975). Assim, os padrões de aceno ajudam no reconhecimento das espécies, dado que cada uma possui uma forma única de aceno e que organismos simpátricos tendem a empregar acenos que contrastem largamente uns com os outros (CRANE, 1975, HOW et al, 2008).

Certas diferenças em morfologia, complexidade do aceno, níveis de atividade e padrões de cópula parecem possuir relação com o tipo de hábitat de cada espécie. Segundo as observações de CRANE (1975), espécies que constroem suas tocas em níveis mais altos na zona entre-marés são ativos por períodos mais longos por ciclo de maré do que espécies que fazem suas tocas em níveis mais baixos, e desta forma possuem mais tempo para a alimentação, interações agressivas e sequências de corte. A estrutura dos acenos também pode estar relacionada a fatores ambientais. Segundo DERIVERA E VEHRENCAMP (2001), existe uma relação do aceno com a granulidade do solo, a densidade da população de caranguejos, o tamanho da carapaça e a estratégia de cópula. Desta forma, neste estudo também testamos se a complexidade do comportamento está mesmo relacionada com o hábitat ou o tamanho relativo de cada espécie.



FIGURA 6. MACHO DE *Uca panamensis* ACENANDO COM AMBOS OS QUELÍPODES.  
Fonte: Michael S. Rosenberg ®.



FIGURA 7. MACHOS DE *Uca thayeri* ACENANDO AMBOS OS QUELÍPODES EM SINCRONIA.  
Fonte: Patricia Backwell ®

Entre as espécies do gênero, dois tipos básicos de acenos foram caracterizados por CRANE (1975) levando em conta as diferenças básicas na direção da primeira parte do movimento com o quelípode maior. Com algumas exceções, os acenos laterais e verticais são característicos das espécies com frente larga e estreita respectivamente. O primeiro é mais complexo e conspícuo ao passo que o segundo é menos conspícuo e está relacionado a espécies mais primitivas (CRANE, 1975). Além disso, os dois padrões podem corresponder ao tipo de estratégia de cópula. Os acenos laterais são característicos de espécies onde a fêmea passa para analisar os machos e suas tocas, já os acenos verticais são empregados por espécies onde as fêmeas são residentes e analisam os machos que passam por suas tocas. Nesta última estratégia de cópula, os acenos parecem não possuir um papel muito importante na corte e sim como um sinal territorial (CRANE, 1975; POPE, 2005; HOW, 2008).

Pouco se sabe sobre os mecanismos evolutivos que levaram a diversificação desse sistema de comunicação em uma escala macroevolutiva, principalmente pelo fato de que ferramentas analíticas necessárias para estas questões só foram desenvolvidas nas últimas décadas (FELSENSTEIN, 1985; MARTINS, 1996; MARTINS & HANSEN, 1997). Embora o comportamento de aceno de machos do gênero *Uca* seja conhecido por muito tempo (CRANE, 1975), o primeiro estudo a descrever quantitativamente a estrutura destes displays entre espécies foi publicado recentemente por HOW et al. (2008), no qual sete espécies australianas foram investigadas por meio de gravações de vídeos digitais. Além disso, variações entre indivíduos e localização geográfica, HOW et al. (2008) mostraram evidências de diferenças espécie-específicas na estrutura e tempo dos acenos, nas quais parecem seguir relações filogenéticas. Entretanto, essa sugestão foi baseada na verificação visual dos diversos padrões de aceno, e nenhum estudo até então fez uso de métodos filogenéticos comparativos para investigar o alcance do sinal filogenético nos diferentes componentes dos acenos destes caranguejos.

## 2 – OBJETIVOS

- Descrever quantitativamente o display de aceno em uma diversa amostra de espécies de *Uca*;
- Determinar em quais principais direções o comportamento se desenvolveu ao longo da evolução do gênero;
- Investigar a evolução de diferentes componentes dos acenos em um contexto filogenético;
- Avaliar a existência de relação entre a estrutura dos acenos com o tipo de hábitat e tamanho da carapaça.

### 3 – METODOLOGIA

Foram medidos os acenos de 19 espécies de *Uca* (*U. batuenta*, *U. beebei*, *U. deichmanni*, *U. ecuadoriensis*, *U. festae*, *U. herradurensis*, *U. heteropleura*, *U. inaequalis*, *U. intermedia*, *U. oerstedii*, *U. ornata*, *U. panamensis*, *U. princeps*, *U. pugilator*, *U. saltitanta*, *U. stenodactylus*, *U. stylifera*, *U. tenuipedis*, e *U. terpsichores*) obtidas através de gravações de vídeo cedidas pelo pesquisador Michael Rosenberg (Universidade do Arizona, EUA) entre setembro a novembro de 1997 em três locais no Panamá: Naos (8°57'50.94"N, 79°31'53.05"W, Rodman Naval Base (8°56'58.40"N, 79°34'30.47"W), e Diablo Creek (8°57'50.76"N, 79°34'10.02"W). Versões digitais destes vídeos foram analisadas em uma frequência de 0,034 segundos de intervalo por imagem. Embora este comportamento envolva padrões tridimensionais complexos de movimentos do corpo e dos quelípodas, a análise do presente estudo focou especificamente no movimento vertical dos quelípodas maiores e menores. Para tanto, utilizando o programa VideoPoint© (Vernier Software), duas posições foram marcadas em cada figura: um ponto na ponta do quelípode que realiza o movimento de aceno e um outro fixo em uma parte da carapaça servindo como um ponto de referência. A diferença da posição vertical desses pontos resulta na variação vertical do aceno, descontando os movimentos de subida e descida da câmera e do animal em relação ao solo. A série de pontos dessas medidas foi utilizada para caracterizar graficamente o padrão de aceno de cada espécie. Desta forma, para obter um gráfico preciso da variação vertical, só foram analisados os vídeos em que a imagem do animal fosse horizontal à câmera excluindo *Uca ecuadoriensis* desta análise. Embora exista evidências de diferenças individuais no padrão de aceno (JORDÃO et al, 2007), essas variações se mostram pequenas em relação as diferenças interespecíficas, uma suposição usual em estudos comparativos (MARTINS, 1996).

Medidas adicionais foram utilizadas para caracterizar os principais componentes do aceno para ambos os quelípodas, maior e menor, das diferentes espécies. São estes componentes: A duração do movimento

ascendente, a duração do pico do aceno, a duração do movimento descendente, a duração do aceno completo e a duração entre acenos (Tabela 1 e Figura 8). Os principais padrões dos acenos entre as espécies estudadas foram caracterizadas utilizando uma análise de componentes principais filogeneticamente corrigidos (PPCA) com base na médias de cada medida para cada espécie (REVELL, 2009) (Tabela 2). Este método fornece estimativas da estrutura das medidas que apresentam uma menor variância em relação a precedimentos não filogenéticos, desta forma reduzindo erros do Tipo 1 ao seu nível nominal quando os valores são analisados utilizando métodos filogenéticos. As informações filogenéticas foram retiradas dos estudos de ROSENBERG (2001).

Também foi testado o grau do sinal filogenético na evolução ao longo dos eixos dos componentes principais filogeneticamente corrigidos (Tabela 2). Para tanto foi utilizado a abordagem feita por PAGEL (1999) baseado na extensão de um modelo de passeio aleatório de variância constante (chamado de movimento Browniano) . Sob essas condições o grau de similaridade de um dado traço entre duas linhagens é proporcional à extensão de sua história evolutiva compartilhada, assim indicada pela filogenia, de tal maneira que traços envolvem em cada instante de tempo  $dt$  com uma média de mudança de caráter de zero e uma variância desconhecida mas constante ( $\sigma^2$ ). Pagel introduziu um outro parâmetro, lambda ( $\lambda$ ) para estimar o grau no qual a filogenia pode corretamente predizer padrões de similaridade entre as espécies. Este parâmetro pode oscilar entre 1 (como previsto pelo movimento Browniano) a 0 (a similaridade da característica entre as espécies é independente da filogenia). O teste de hipótese usando essa abordagem é baseada em estatística de proporção de probabilidade, que compara o ajuste de um modelo com os dados de um modelo mais simples que carece de um ou mais parâmetros. A análise usando o método de Pagel foi implementada com o pacote *geiger* (HARMON et al, 2008).

TABELA 1. CARACTERÍSTICAS DO ACENO DE *Uca* spp.

Característica	Descrição
(a) Duração do movimento ascendente	A duração do movimento do quelípode a partir sua posição de descanso até o ponto de altura máxima alcançada.
(b) Duração do pico do aceno	Tempo gasto no ponto de altura máxima alcançado.
(c) Duração do movimento descendente	A duração do movimento do quelípode a partir do pico até a posição de descanso.
(d) Duração do aceno completo	Duração do aceno completo.
(e) Tempo médio entre acenos	Duração do intervalo entre o fim de um aceno (c) e o começo de outro (a).

Finalmente, foi usado o método filogenético de quadrados mínimos, PGLS (MARTINS & HANSEN, 1997) para testar o grau em que os valores nos eixos da PPCA estão associados com as diferenças em tamanho corporal (indicado como a largura da carapaça) e os habitats onde as espécies são encontradas – espécies que habitam tanto a zona aberta de maré (*U. beebei*, *U. deichmanni*, *U. heteropleura*, *U. intermedia*, *U. ornata*, *U. princeps*, *U. saltitanta*, *U. stenodactylus*, *U. stylifera*, e *U. terpsicores*) quanto o manguezal (*U. batuenta*, *U. ecuadoriensis*, *U. herradurensis*, *U. inaequalis*, *U. oerstedii*, e *U. tenuipedis*). As espécies restantes não foram incluídas no teste, pois são encontradas em ambientes mais específicos (*U. festae* bancos de lama, *U. panamensis* entre rochas, e *U. pugilator* em costas escondidas com substrato lamoso a arenoso). O tamanho corporal foi incluído na análise como uma variável preditora contínua, ao passo que os ambientes foram contados como variáveis separadas. A análise de PGLS foi implementada usando a função *corBrownian* no pacote APE 2.3-2 (PARADIS et al, 2004) e a função *gls* no pacote *nlme* (PINHEIRO et al, 2008). Dado que a filogenia proposta por ROSENBERG (2001) não inclui o comprimento dos ramos proporcionais ao tempo de divergência entre as linhagens, a análise mencionada acima foi repetida com todos os ramos iguais a 1 ou usando a transformação de comprimento de ramo proposta por GRAFEN (1989)

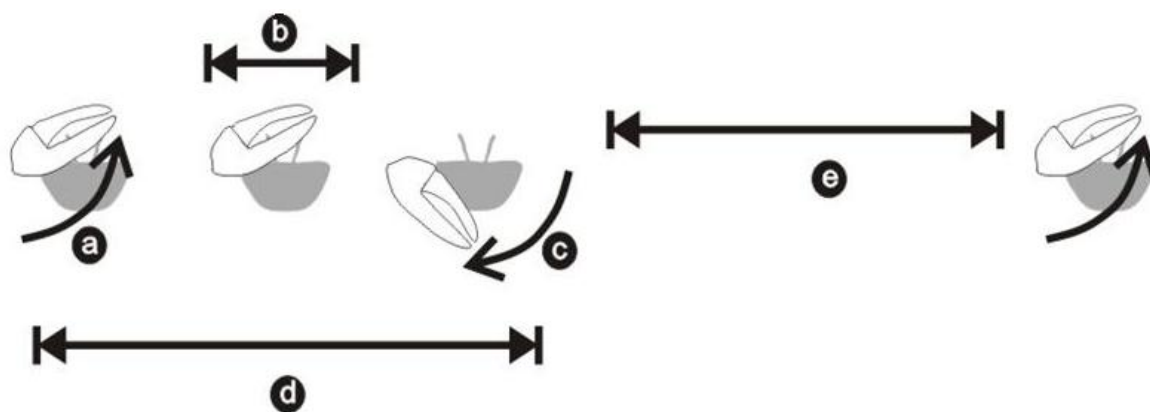


FIGURA 8. PASSOS DE a À e DAS CARACTERÍSTICAS DO ACENO DESCRITAS NA TABELA 1.

#### 4 – RESULTADOS

Uma considerável variação de acenos pôde ser notada entre as espécies de chama-maré estudadas, desde o movimento ascendente lento de *U. herradurensis*, ou as simples oscilações de *U. stylifera*, até o aceno rápido e esporádico de *U. princeps*. Interessantemente, a dinâmica temporal do movimento com o quelípede menor em cada espécie parece seguir o padrão do quelípede maior, desconsiderando as diferenças óbvias de amplitude entre os dois. Somente uma espécie – *U. deichmanni* – não apresentou evidência de aceno com seu quelípede pequeno (ROSENBERG, 2001) (Figura 9).

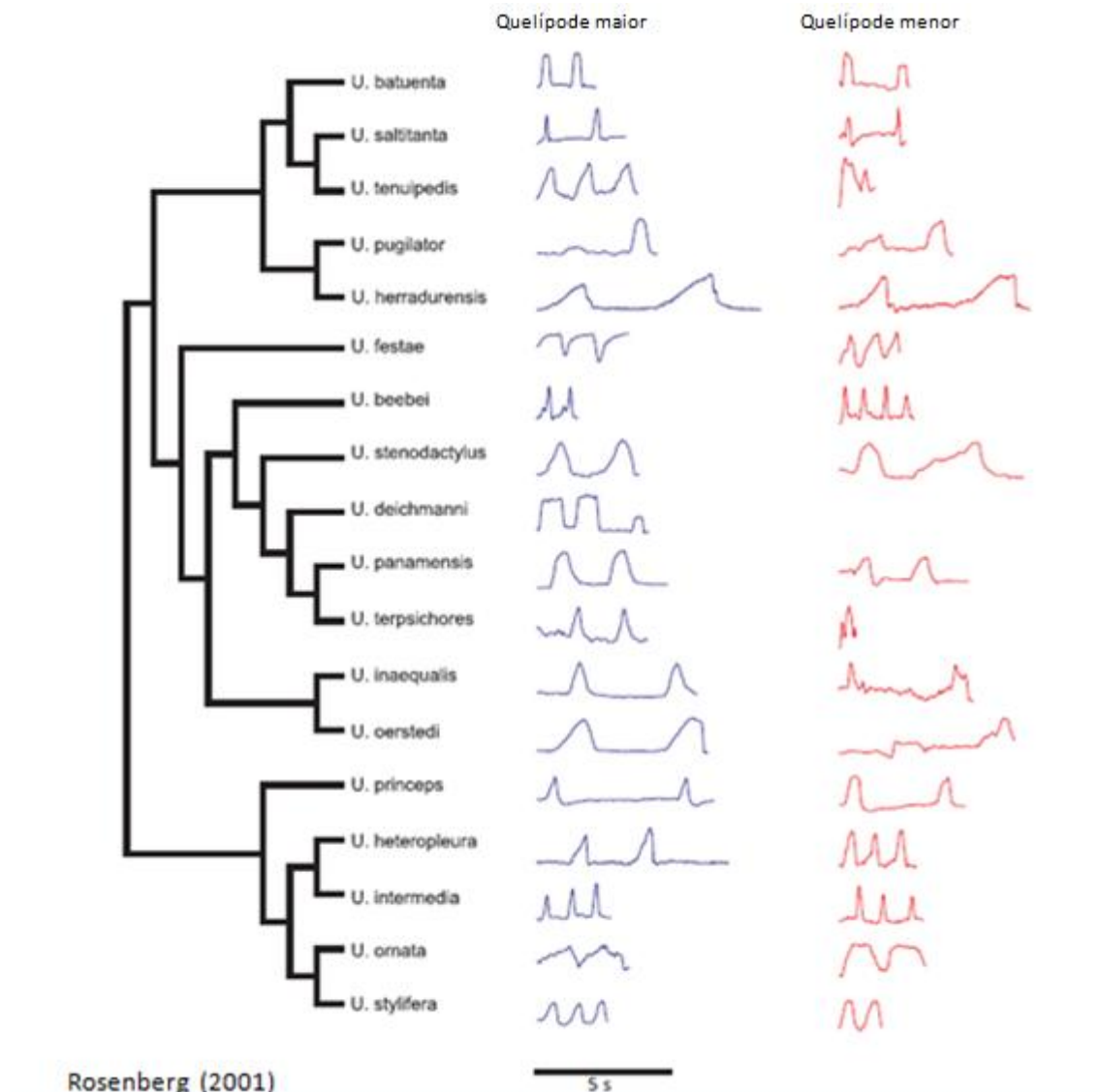


FIGURA 9. O PADRÃO DA VARIAÇÃO VERTICAL DO ACENO COM OS QUELÍPODES MAIOR E MENOR PARA CADA ESPÉCIE.

Informações mais precisas na estrutura do comportamento de aceno foram obtidas através da análise de aproximadamente 3500 acenos (Tabela 2). Medições do tempo de componentes distintos do aceno de cada espécie foram usadas para calcular os valores médios de suas características principais (Tabela 2). Esses valores foram integrados com as suas relações filogenéticas baseadas em ROSENBERG (2001) para calcular o PPCA usando o comprimento dos ramos baseado em GRAFEN (1989). Grande parte da variância se concentrou no primeiro PPC (68% e 71% para os quelípodes maiores e menores, respectivamente) e no segundo PPC (22% e 18% para os quelípodes maiores e menores, respectivamente). Tanto para os quelípodes maiores e quanto para os menores os valores no primeiro PPC tiveram magnitude similares de mesma direção (Tabela 3). Em geral, o primeiro PPC pode ser interpretado como sendo um indicativo da velocidade global dos *displays* (Figura 10 e 11), existindo somente, uma tendência do tempo de pico de aceno e do tempo médio entre acenos se destacarem dentre as outras variáveis no quelípode maior e menor, respectivamente (Tabela 3). Os valores para o segundo PPC foram distintos para cada quelípode. Os valores do quelípode maior mostraram um destaque da duração do pico do aceno, separando as espécies de acordo com a velocidade do pico de seu aceno (Figura 10). O mesmo ocorreu para o quelípode menor onde o intervalo entre acenos que se destacou, indicando que as espécies se separam de acordo com o tempo gasto entre os acenos (Tabela 3) (Figura 11). A distribuição das espécies nesses dois eixos pode ser visualizada nos figuras 10 e 11.

TABELA 2. MÉDIA E DESVIO PADRÃO DE CADA COMPONENTE DO ACENO PARA CADA ESPÉCIE DE *Uca* SPP. INVESTIGADA NESTE ESTUDO. G E P INDICAM AS MEDIDAS DOS ACENOS COM OS QUELÍPODES GRANDES E PEQUENOS, RESPECTIVAMENTE.

Espécie		N	Tempo médio entre acenos	Duração do movimento ascendente	Duração do pico do aceno	Duração do movimento descendente	Duração média do aceno completo
<i>U. batuenta</i>	G	27	1.314 (0.62)	0.192 (0.15)	0.15 (0.08)	0.135 (0.09)	0.478 (0.17)
	P	10	0 (0)	0.101 (0.03)	0.2 (0.08)	0.079 (0.03)	0.38 (0.1)
<i>U. beebei</i>	G	326	0.429 (0.45)	0.246 (0.07)	0 (0)	0.09 (0.04)	0.337 (0.08)
	P	53	0.326 (0.18)	0.167 (0.06)	0.008 (0.02)	0.104 (0.04)	0.279 (0.07)
<i>U. deichmanni</i>	G	100	0.466 (0.51)	0.2 (0.05)	0.494 (0.15)	0.153 (0.06)	0.847 (0.16)
	P						
<i>U. ecuadoriensis</i>	G	16	0.305 (0.41)	1.222 (0.79)	0.091 (0.09)	0.455 (0.4)	1.767 (0.93)
	P	4	2.035	0.241 (0.12)	0.035 (0.05)	0.233 (0.13)	0.509 (0.11)
<i>U. festae</i>	G	489	0.105 (0.36)	1.268 (0.61)	1.046 (0.89)	0.437 (0.17)	2.751 (1.07)
	P	22	0.529 (0.69)	0.718 (0.54)	0.029 (0.09)	0.323 (0.20)	1.07 (0.61)
<i>U. herradurensis</i>	G	6	4.27 (2.53)	5.732 (1.80)	0.146 (0.14)	1.072 (0.36)	6.95 (2.19)
	P	7	8.506 (3.13)	2.316 (0.33)	1.024 (0.41)	0.144 (0.02)	3.483 (0.62)
<i>U. heteropleura</i>	G	62	1.316 (0.71)	0.619 (0.20)	0.002 (0.01)	0.279 (0.18)	0.899 (0.29)
	P	34	0 (0)	0.299 (0.09)	0.003 (0.01)	0.145 (0.06)	0.448 (0.14)
<i>U. inaequalis</i>	G	13	2.439 (0.31)	0.744 (0.07)	0 (0)	0.454 (0.15)	1.198 (0.19)
	P	5	0 (0)	0.207 (0.06)	0.143 (0.06)	0.28 (0.09)	0.631 (0.15)
<i>U. intermedia</i>	G	240	0.47 (0.29)	0.174 (0.04)	0.005 (0.01)	0.089 (0.02)	0.268 (0.05)
	P	59	0.417 (0.15)	0.15 (0.03)	0.001 (0.01)	0.095 (0.03)	0.246 (0.05)
<i>U. oerstedii</i>	G	106	1.176 (0.41)	0.884 (0.31)	0.256 (0.13)	0.319 (0.10)	1.459 (0.38)
	P	82	1.316 (0.54)	0.316 (0.15)	0.417 (0.14)	0.166 (0.07)	0.899 (0.22)
<i>U. ornata</i>	G	117	0.01 (0.04)	0.466 (0.25)	1.417 (0.98)	0.363 (0.08)	2.246 (1.01)
	P	64	0.344 (0.21)	0.583 (0.54)	1.262 (1.63)	0.304 (0.18)	2.149 (1.87)
<i>U. panamensis</i>	G	149	3.914 (2.16)	0.454 (0.11)	0.239 (0.12)	0.404 (0.15)	1.097 (0.20)
	P	52	4.459 (2.68)	0.328 (0.08)	0.349 (0.11)	0.271 (0.09)	0.948 (0.15)
<i>U. princeps</i>	G	160	2.497 (0.99)	0.348 (0.10)	0.08 (0.06)	0.222 (0.09)	0.65 (0.13)
	P	72	2.488 (0.54)	0.254 (0.09)	0.099 (0.08)	0.199 (0.08)	0.552 (0.12)
<i>U. pugilator</i>	G	134	0.554 (0.55)	0.287 (0.10)	0.235 (0.18)	0.29 (0.14)	0.811 (0.26)
	P	36	0.662 (0.48)	0.258 (0.31)	0.288 (0.26)	0.191 (0.08)	0.738 (0.38)
<i>U. saltitanta</i>	G	111	0.813 (0.33)	0.272 (0.09)	0.003 (0.01)	0.116 (0.09)	0.391 (0.13)
	P	49	0 (0)	0.109 (0.04)	0.008 (0.03)	0.081 (0.04)	0.198 (0.06)
<i>U. stenodactylus</i>	G	251	0.717 (0.56)	0.567 (0.29)	0.141 (0.15)	0.513 (0.22)	1.22 (0.45)
	P	51	0.547 (0.29)	0.203 (0.11)	0.268 (0.23)	0.209 (0.15)	0.68 (0.30)
<i>U. stylifera</i>	G	194	0.32 (0.15)	0.418 (0.15)	0.089 (0.07)	0.2 (0.12)	0.706 (0.19)
	P	83	0.385 (0.15)	0.311 (0.17)	0.138 (0.10)	0.137 (0.05)	0.587 (0.16)
<i>U. tenuipedis</i>	G	28	0.924 (1.05)	0.549 (0.16)	0.079 (0.13)	0.385 (0.24)	1.012 (0.26)
	P	9	0.728 (0.23)	0.406 (0.16)	0.215 (0.25)	0.212 (0.07)	0.833 (0.20)
<i>U. terpsichores</i>	G	181	0.598 (0.68)	0.569 (0.26)	0.053 (0.20)	0.242 (0.76)	0.864 (0.86)
	P	53	0.035 (0.07)	0.085 (0.05)	0.04 (0.07)	0.079 (0.05)	0.204 (0.12)

TABELA 3. PESOS DOS PRIMEIROS DOIS EIXOS PRINCIPAIS FILOGENÉTICOS PARA OS QUELÍPODES MAIOR E MENOR DE *Uca* spp.

Variável	Quelípode grande		Quelípode pequeno	
	PPC1	PPC2	PPC1	PPC2
Tempo médio entre acenos	-0,80	0,33	-0,54	0,80
Duração do movimento ascendente	-0,95	0,10	-0,91	0,01
Duração do pico do aceno	-0,17	-0,97	-0,85	-0,39
Duração do movimento descendente	-0,95	-0,03	-0,88	0,15
Duração média do aceno completo	-0,97	-0,16	-0,97	-0,23
Variância explicada	68%	22%	71%	18%

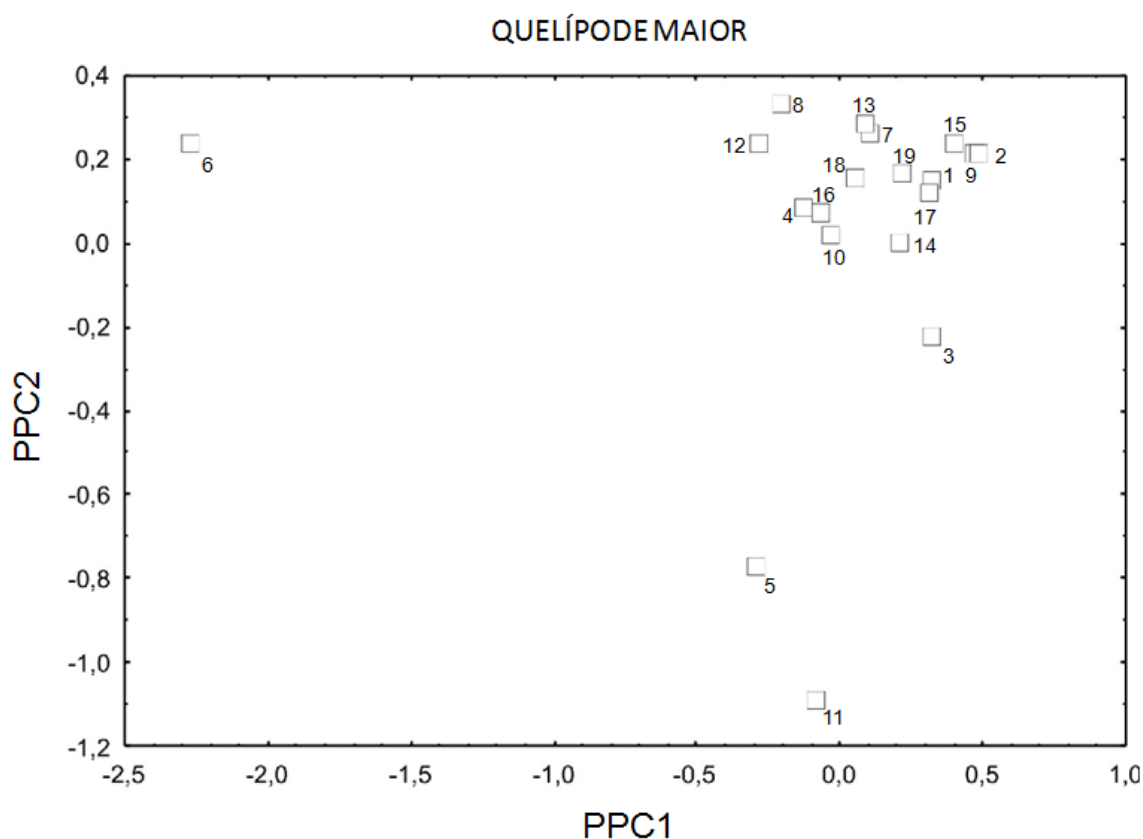


FIGURA 10. DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *UCA* AO LONGO DOS EIXOS PPC1 E PPC2, BASEADA NOS ACENOS DO QUELÍPODE MAIOR. ENUMERADAS DE ACORDO COM SUA ORDEM ALFABÉTICA (1 *U. batuenta*, 2 *U. beebei*, 3 *U. deichmanni*, 4 *U. ecuadoriensis*, 5 *U. festae*, 6 *U. herradurensis*, 7 *U. heteropleura*, 8 *U. inaequalis*, 9 *U. intermedia*, 10 *U. oerstedii*, 11 *U. ornata*, 12 *U. panamensis*, 13 *U. princeps*, 14 *U. pugilator*, 15 *U. saltitanta*, 16 *U. stenodactylus*, 17 *U. stylifera*, 18 *U. tenuipedis*, e 19 *U. terpsichores*).

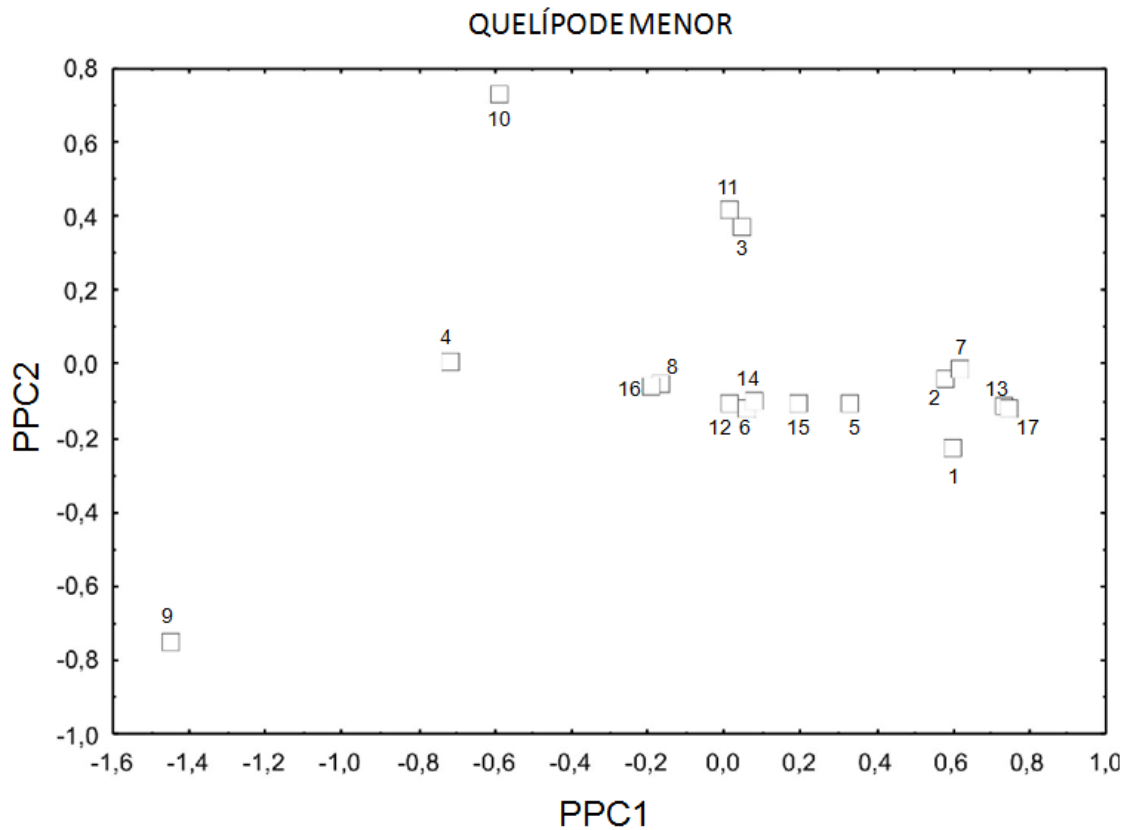


FIGURA 11. DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *UCA* AO LONGO DOS EIXOS PPC1 E PPC2, BASEADA NOS ACENOS COM O QUELÍPODE MENOR. ENUMERADAS DE ACORDO COM SUA ORDEM ALFABÉTICA (1 *U. batuenta*, 2 *U. beebei*, 3 *U. ecuadoriensis*, 4 *U. festae*, 5 *U. heteropleura*, 6 *U. inaequalis*, 7 *U. intermedia*, 8 *U. oerstedii*, 9 *U. ornata*, 10 *U. panamensis*, 11 *U. princeps*, 12 *U. pugilator*, 13 *U. saltitanta*, 14 *U. stenodactylus*, 15 *U. stylifera*, 16 *U. tenuipedis*, e 17 *U. terpsichores*).

Por fim, não foi detectado nenhuma evidência estatisticamente significativa de sinal filogenético nos valores de PPC1 e 2 para cada espécie, tanto para o quelípode grande quanto para o pequeno, sugerindo que houve uma divergência rápida entre as espécies ao ponto que a história filogenética do aceno se torna obscura. Este resultado se contrasta largamente com a alta concentração de variância ao longo dos primeiros dois PPCs e sugere que a evolução do comportamento tem sido largamente restringida por esses dois eixos. Finalmente, através da análise de PGLS não foi detectado nenhuma evidência da relação entre tamanho corporal nem ambiente nos resultados de PPC para os quelípodes maior e menor.

## 5 – DISCUSSÃO

Embora tendo intrigado carcinólogos por várias décadas, os acenos de caranguejos chama-maré tradicionalmente tem sido estudados qualitativamente, com representações pictóricas dos padrões típicos de cada espécie (CRANE, 1975, mas ver HOW et al, 2009, JORDÃO et al, 2007), levando a uma classificação tradicional em acenos em verticais e laterais dependendo das diferenças básicas na direção da primeira parte do movimento com o quelípode (CRANE, 1975). A abordagem quantitativa empregada no presente estudo foi capaz de elucidar vários padrões interessantes sobre a variação interespecífica nos acenos e representa um importante avanço no estudo deste sistema de comunicação. Em particular, apesar da considerável variação interespecífica na estrutura dos acenos, cerca de três quartos das diferenças entre as espécies envolvem predominantemente variação global na velocidade do aceno, com todos os elementos correspondentes sendo acelerados ou atrasados (Tabela 2). Este padrão é intrigante tendo em vista que não houve evidência de sinal filogenético nos scores do PPCA, sugerindo que houve uma divergência rápida entre as espécies ao ponto que a história filogenética dos acenos se tornou obscura. A ausência de sinal filogenético também contradiz afirmações de vários autores sugerindo que espécies relacionadas parecem possuir acenos similares (e.g. HOW et al, 2009; CRANE, 1975). A grande labilidade na evolução dos acenos, mesmo que concentrada em poucos eixos de variação, é consistente com a hipótese de evolução em linhas de menor resistência, a qual tem sido sugerida para características morfológicas (SCHLUTER, 1996, MARROIG & CHEVERUD, 2005) e poderia representar o primeiro caso sugerido para um fenótipo comportamental. Estudos mais detalhados dos padrões de covariância intraespecífica nos acenos serão cruciais para avaliar esta hipótese.

A comparação da variação vertical do aceno com o quelípode maior e o quelípode menor indicou uma correspondência entre eles (Figura 9). O movimento com o quelípode menor é um aspecto pouco estudado do *display* de machos *Uca*. Apesar de não estar presente em todas as espécies, a sua

estrutura nunca havia sido analisada como no presente estudo. Em geral, os resultados da PPCA foram similares entre os quelípodes maiores e menores, mas algumas diferenças ainda podem ser observadas, particularmente no intervalo entre acenos do quelípode menor de PPC2 (Tabela 2) que tende a contrastar com a duração de pico do aceno de PPC2 do quelípode maior. Isso pode ser interpretado como uma maneira de compensar as diferenças de velocidade devido a desvantagem de tamanho entre os dois quelípodes, visto que os acenos com o quelípode menor tendem a seguir a mesma frequência do quelípode maior na maioria das espécies do estudo. Talvez isso ocorra porque estes animais possuem dificuldades em apresentar frequências diferentes em cada quelípode.

O aceno com o quelípode menor é um comportamento que não é realizado a todo momento, já que o quelípode menor também é uma ferramenta para a alimentação (ROSENBERG, 2001; VALIELA et al., 1974). Desta forma ele é empregado quando o animal está completamente envolvido em comportamento de corte, pois deixa de se alimentar para complementar o *display* que já está sendo realizado com o quelípode maior (CRANE, 1975). A utilização ou não dos acenos com os quelípodes pequenos pode representar um importante “trade-off” entre alimentação e seleção sexual, podendo ser um indicativo do vigor dos machos em atividade de aceno.

Embora o presente estudo foi baseado em um número desigual de acenos (Tabela 2) em algumas das 19 espécies, a utilização de médias das mensurações dos acenos de cada espécie provavelmente minimizou potenciais vieses. Além disso, estudos mais detalhados incluindo digitalizações tridimensionais, poderiam revelar padrões mais sutis na evolução dos sinais de aceno em *Uca* spp.

## 7 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. **Animal Behavior: An Evolutionary Approach**. 5<sup>o</sup> edição. Sunderland: Sinauer Associates, 1993.
- ANDERSSON, M. **Sexual Selection**. Princeton: Princeton University Press, 1994.
- BACKWELL, P. R. Y.; PASSMORE, N. I. Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 38, p. 407-416, 1996.
- BACKWELL, P. R. Y.; JENNIONS, M. D. Coalition among male fiddler crabs. **Nature**, v. 430, p. 417, 2004. CARO, T. **Antipredator Defenses in Birds and Mammals**. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.
- CHRISTY, J. H. Adaptive significance of semilunar cycles of Larval Release in Fiddler Crabs (Genus *Uca*): Test of an Hypotesis. **Biological Bulletin**, v. 163. p. 251-263. 1982 a.
- CHRISTY, J.H.b Burrow Structure and the Use in the Sand Fiddler Crab, *Uca pugilator*. **Animal Behaviour**, v. 30. p. 687–694, 1982 b.
- CHRISTY, J. H; SALMON, M. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*). **Biological Reviews**, v. 59, p. 483-509, 1984.
- CHRISTY, J. H; SALMON, M. Comparative studies of reproductive behavior in mantis shrimps and fiddler-crabs. **American Zoologist**, v. 31, p.229-237, 1991.
- CRANE, J. **Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca**. Princeton: Princeton University Press, 1975.
- DETTO, T.; BACKWELL, P. R. Y.; HEMMI, J. M.; ZEIL, J. Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). **Proceedings of the royal society B-Biological Sciences**, v. 273, p. 1661-1666, 2006.
- DERIVERA, C. E.; VEHRENCAMP, S. L. Male versus female mate searching in fiddler crabs: a comparative analysis. **Behavioral Ecology**, v. 12, p. 182-191, 2001.
- EDMUNDS, M.; EDMUNDS, M. **Defence in Animals: A Survey of Anti-predator Defences**. Harlow: Longman Group Limited, 1974.
- ENDLER, J. A. & BASOLO, A. L. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, p. 415-420, 1998.

- FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the comparative method. **American Naturalist**, v. 125, p. 1-15, 1985.
- GENONI, G. P. Increased burrowing by fiddler-crabs *Uca rapax* (Smith) (Decapoda, Ocypodidae) in response to low food-supply. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 147, p. 267-285, 1991.
- GILL, F.; WRIGHT, M. **Birds of the World: Recommended English Names**. Princeton: Princeton University Press, 2006.
- GRAFEN, A. The phylogenetic regression. **Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 326, p. 119-157, 1989.
- HARMON, L. J.; WEIR, J. T.; BROCK, C. D.; GLOR, R.E.; CHALLENGER, W. Geiger: Investigating evolutionary radiations. **Bioinformatics**, v. 24, p. 129-131, 2008.
- HOW, M. J.; HEMMI, J. M.; ZEIL, J. PETERS, R. Claw waving display chances with receiver distance in fiddler crabs, *Uca perplexa*. **Animal Behaviour**, 75 p. 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**. v. 195, p. 55-67, 2009.
- 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**, v. 10 p. 55-62, 2007.
- MAAN, M. E.; HOFKER, K. D.; VAN ALPHEN J. J. M.; SEEHAUSEN, O. Sensory drive in cichlid speciation. **American Naturalist**, v. 167, p. 947-954, 2006.
- MARROIG, G.; CHEVERUD, J.M. Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in New World monkeys. **Evolution**, v. 59, p. 1128-1142, 2005.
- MARTINS, E. P.; HANSEN T. F. Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. **American Naturalist**, v. 149, p. 646-667, 1997.
- MARTINS, E. P. **Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior**. Oxford: Oxford University Press, 1996.
- MASUNARI, S. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, p. 901-914, 2006 a.
- MASUNARI, S. Caranguejos *Uca* (Crustacea, Brachyura, Ocypodidae), os incansáveis cortejadores do entremarés. In: MONTEIRO-FILHO, E. L. A.;

- ARANHA, J. M. R. **Revisões em Zoologia – I**. Curitiba: M5 Gráfica e Editora, p. 153-180, 2006 b.
- ORD, T. J.; MARTINS E. P. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. **Animal Behaviour**, v. 71, p. 1411-1429, 2006.
- PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, p 877–884, 1999.
- PALMER, J. D. Comparative studies of tidal rhythms. A dissection of the persistent activity rhythms of the crab, *sesarma*. **Marine Behaviour and Physiology**. V. 17, p. 177-187, 1990.
- PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, v. 20, p. 289-290, 2004.
- PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; THE R CORE TEAM. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version, v. 3, p. 1-90, 2008.
- POPE, D. S. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavior Ecology Sociobiology*. Vol 47. p 432–437, 2000.
- POPE, D. S. Waving in a crowd: fiddler crabs signal in networks. In: McGregor, P. K. **Animal communication networks**. Cambridge: Cambridge University Press. p. 252-276, 2005.
- REVELL, L. J. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. **Evolution**, v. 63, p. 3258-3268, 2009.
- ROSENBERG, M. S. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: A phylogeny of the genus *Uca*. **Journal of Crustacean Biology**, v. 21, p. 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**, v. 75, p. 147–162, 2002.
- SALMON, M.; SEIPLE, W. H.; MORGAN, S. G. Hatching rhythms of fiddler-crabs and associated species at Beaufort, North-Carolina. **Journal of Crustacean Biology**, v. 6, p. 24-36, 1986.
- SEARCY, W. A.; NOWICKI, S. **The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems**. Princeton: Princeton University Press. 2005.
- SCHLUTER, D. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. **Evolution**, v. 50, p. 1766–1774, 1996.

SMITH, W. J. **The Behavior of Communicating. An Ethological Approach.** Cambridge: Harvard University Press, 1980.

VALIELA, I.; BABIEC, D. F.; ATHERTON, W.; SEITZINGER, S.; KREBS, C. Some consequences of sexual dimorphism: feeding in male and female fiddler crabs, *Uca pugnax* (Smith). **Biological Bulletin**, v. 147, p. 652-660, 1974.

ZAHAVI, A. & ZAHAVI, A. **The Handicap Principle: A missing piece of Darwin 's puzzle.** New-York, Oxford: Oxford University Press, 1997.

ZEIL, J.; NALBACH, G.; NALBACH, H. O. Eyes, eye stalks and the visual world of semiterrestrial crabs. **Journal of comparative physiology A**, v. 159, p. 801-811, 1986.

ZEIL, J.; HEMMI, J. M. The visual ecology of fiddler crabs. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 192, p. 1-25, 2006.