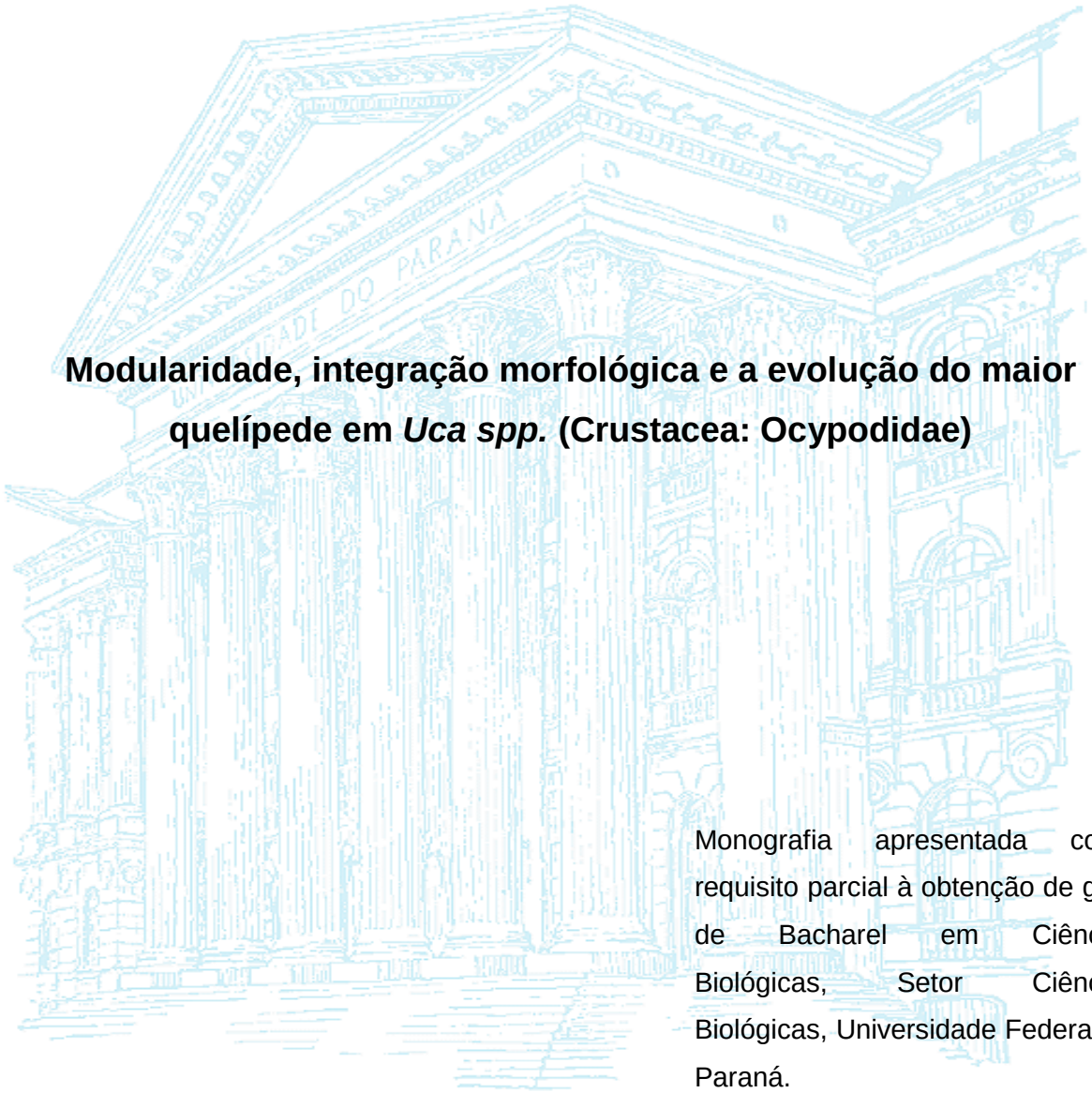
ANA CLAUDIA RORATO VITOR

MODULARIDADE, INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA E A EVOLUÇÃO DO MAIOR QUELÌPEDE EM UCA SPP. (CRUSTACEA: OCYPODIDAE)

CURITIBA

2010

Ana Claudia Rorato Vitor



Modularidade, integração morfológica e a evolução do maior quelípede em *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

2010

AGRADECIMENTOS

Ao professor Marcio R. Pie pela atenção, dedicação, apoio e exemplo de profissional durante a minha orientação nesses anos.

Aos meus colegas de laboratório pelo apoio e discussões. Mas em especial minha amiga e companheira de projeto Daniela Malgarini Perez, parceira de tantas viagens ao longo desses anos.

Aos amigos que contribuíram das mais variadas maneiras: Vinicius M. da Silva, Ricardo Camargo e Marcos R. Bornschein.

Às minhas amadas amigas Clarissa R. Teixeira e Laura Jackson, minhas eternas companheiras.

À minha querida amiga Stela S. de Almeida, minha fiel conselheira.

Às professoras Maria Lúcia Negreiros- Fransozo e Tânia Costa pela ajuda com espécimes e taxonomia.

Ao CNPq.

À minha família que sempre me apoiou em todas as dificuldades e conquistas. Sem vocês nada teria sentido!

“Tudo que vive é teu próximo.”
Mahatma Gandhi

PARTICIPANTES

Ana Claudia Rorato Vitor[1], Marcio Roberto Pie[2] (Orientador).

[1] Aluna do Curso de Graduação em Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

[2] Professor adjunto II da Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

LISTAS

1 – FIGURAS

Figura 1..... 5
Figura 2..... 6
Figura 3..... 7
Figura 4..... 8
Figura 5..... 9
Figura 6..... 10
Figura 7..... 11
Figura 8..... 11
Figura 9..... 15
Figura 10..... 16
Figura 11..... 16
Figura 12..... 19
Figura 13..... 22
Figura 14..... 25
Figura 15..... 26
Figura 16..... 27
Figura 17..... 28
Figura 18..... 29
Figura 19..... 30

2– TABELAS

Tabela 1..... 18
Tabela 2..... 21

RESUMO

Os caranguejos chama-maré (*Uca* spp., Decapoda: Ocypodidae) exibem o mais pronunciado caso de dimorfismo sexual e assimetria bilateral do reino animal. Em particular, os machos de *Uca* possuem um de seus quelípedes desproporcionalmente maior do que o outro, o qual é utilizado em combates, defesa de território e na corte às fêmeas. Apesar do seu impressionante tamanho, que pode chegar à metade da massa corporal do individuo, pouco se sabe sobre as mudanças morfológicas necessárias para desenvolver tal traço exagerado. O objetivo do presente estudo é investigar as mudanças nos padrões de covariância entre diferentes partes do corpo que permitiram a evolução dos quelípedes maiores em *Uca*. Para isto, utilizamos métodos multivariados baseados na modelagem de grafos por independência condicional para visualizar e descrever padrões de integração morfológica em machos de três espécies de caranguejos chama-maré (*Uca thayeri, U. mordax e U. maracoani*). Adicionalmente, padrões de integração morfológica também foram investigados em fêmeas de *U. thayeri.* Diferenças substanciais foram encontradas entre o maior e menor quelípede em machos de todas as espécies, indicando que a evolução de tal nível de assimetria foi associada com a maior reorganização de seus programas de desenvolvimento. Além disso, o grafo de independência das fêmeas de *U. thayeri* mostrou extensa integração entre diferentes regiões do corpo, em oposição a forte dissociação observada nos machos de todas as espécies. Os padrões de covariância observados são contrastantes entre as espécies estudadas, dando indícios para a compreensão da evolução morfológica dos quelípedes maiores ao longo da diversificação de *Uca.*

Palavras chave: Integração morfológica; Modularidade; *Uca;* Chama-Maré; Quelípede; Seleção Sexual.

ABSTRACT

Fiddler crabs include the most extreme deviations from bilateral symmetry in the animal kingdom, in which a greatly enlarged chelipeds is used by males in behavioural displays and intraspecific agonistic interactions. Despite their impressive size, at times rivalling the remaining biomass of a given male, little is known about the morphological changes necessary to develop such exaggerated traits. In this study, we use multivariate methods based on statistical independence graphs to visualize and describe patterns of morphological integration in males of three species of fiddler crab (*Uca thayeri*, *U. mordax* and *U. maracoani*). In addition, integration patterns were also investigated in females of *U. thayeri*. Substantial differences were uncovered between major and minor chelipeds in males of all species, indicating that the evolution of such high level of asymmetry was associated with a major reorganization of their developmental programs. Moreover, the independence graph of *U. thayeri* females showed extensive integration between different body regions, as opposed to the strong dissociation observed in males of all species. These results underscore the usefulness of graphical modelling in the investigation of bilateral asymmetry in fiddler crabs and provide a valuable tool in understanding the varying degrees of asymmetry observed among species.

Keywords: Morphological Integration; Modularity; *Uca*; Fiddler Crabs; Claw; Sexual Selection.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA 5
2. OBJETIVOS.....14
2.1. Objetivo geral 14
2.2. Objetivos específicos 14
MATERIAL E MÉTODOS 15
3.1. Espécies estudadas 15
3.2. Coleta de dados 17
3.3. Análises 20
3. RESULTADOS 23
4. DISCUSSÃO 31
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 35

1. INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O conceito de seleção sexual que explica a existência de estruturas extravagantes em certos grupos de animais foi proposto por Darwin em 1871 em seu livro *The Descendent of Man and Selection in Relation to Sex* (Figura 1). Hoje em dia, a seleção sexual é tratada como um importante agente evolutivo com consequências para morfologia, comportamento, sistemas de reprodução, evolução de história de vida, talvez até mesmo para composição de comunidades biológicas, podendo influenciar a especiação, bem como a extinção (Andersson, 1994).

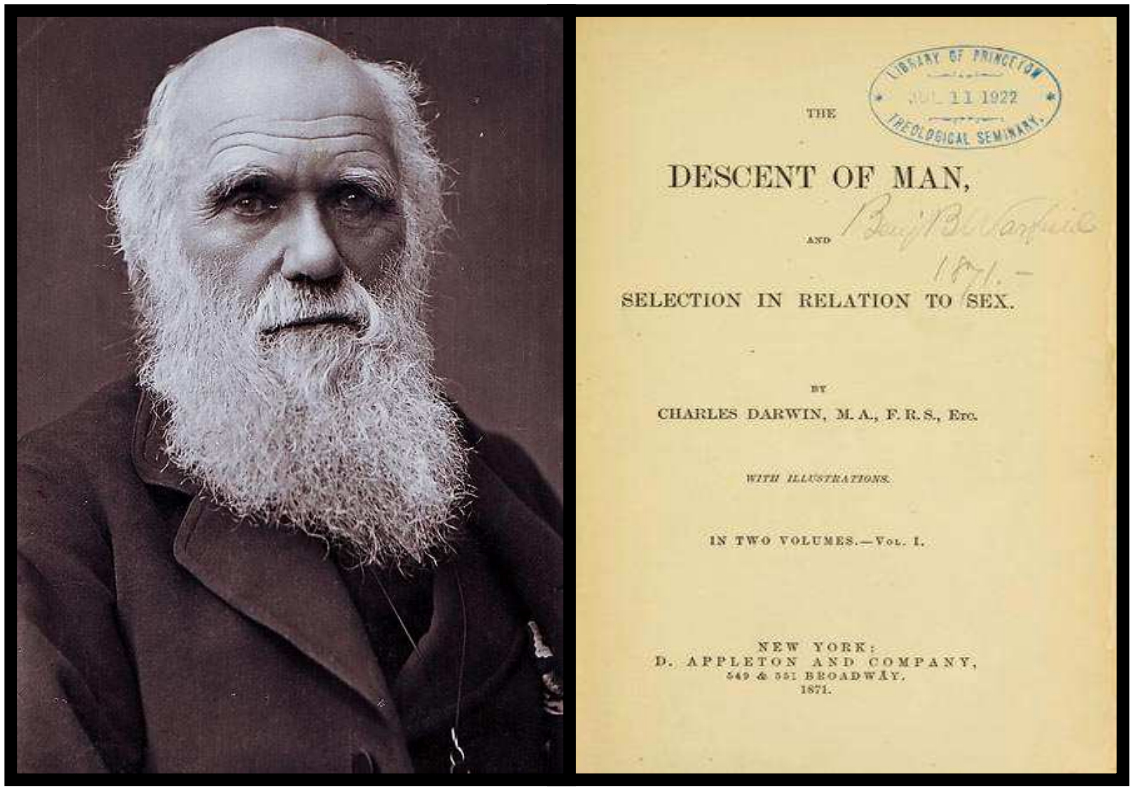


FIGURA 1. Charles Darwin em 1881, fotografia de Hebert Rouse Barraud, à esquerda. Livro *The Descendent of Man and Selection in Relation to Sex,* publicado em 1871, à direita.

A seleção sexual foi o mecanismo encontrado por Darwin para explicar a existência de classes de traços extravagantes e que diferem entre os sexos. Analisando as estruturas que diferem entre machos e fêmeas em diversos grupos, Darwin distinguiu duas classes de traços:

- Características sexuais primárias: estruturas morfologicamente ou funcionalmente ligadas ao ato de acasalamento, como gônodas e órgãos copulatórios, que são favorecidas pela seleção natural.

- Características sexuais secundárias: estruturas que não possuem ligação direta com o ato sexual, encontradas em machos de muitas espécies de animais, como o maior tamanho, força, combatividade, suas armas de ataques e defesa contra rivais, cores berrantes, ornamentos extravagantes e cantos variados, que foram favorecidas por seleção sexual, muitas vezes em oposição à seleção natural (Figura 2) (Andersson, 1994; Allen & Levinton, 2007).

A)

B)

C)

FIGURA 2. Características sexuais secundárias em machos. **A)** Olhos desenvolvidos em moscas “stalk-eyed flies”. **Foto:** Alex Sirota. **B)** Chifres em veados. **Foto:** Texas Parks and Wildlife Department. **C)** Cauda colorida e vistosa nos pavões. **Foto:** Miguel Cebolas.

Segundo Darwin, as pressões seletivas responsáveis pela evolução de características sexuais secundárias, ou seja, dos traços mais conspícuos e marcantes existentes na natureza, estariam relacionadas à competição no acesso à reprodução. Desse modo, se a mudança em um traço resulta no aumento da habilidade de um individuo para atrair parceiro e se reproduzir, ou seja, aumenta seu sucesso reprodutivo, isso será favorecido pela seleção sexual mesmo que diminua a probabilidade de sobrevivência, sendo assim uma força que se opõe à seleção natural (Stearns & Hoekstra, 2000).

Machos de muitas espécies, como besouros (Figura 3) e veados (Figura 2B), investem substancialmente em estruturas que atingem tamanhos extremos. Elas são usadas como armas em encontros agonísticos entre machos durante a seleção intra-sexual, e como ornamentos na atração às fêmeas no contexto da seleção inter-sexual (Andersson, 1994; Berglund, 1996; Borges et al, 1999; Emlen, 2008). O tamanho dessa arma e/ou ornamento é explicado em termos de troca entre o beneficio, gerado com o aumento do sucesso reprodutivo, e os custos para seus portadores, em termos energéticos (Knell et al, 2004) e no aumento do risco de predação (Tuttle & Ryan 1981; Lloyd & Wing 1983).

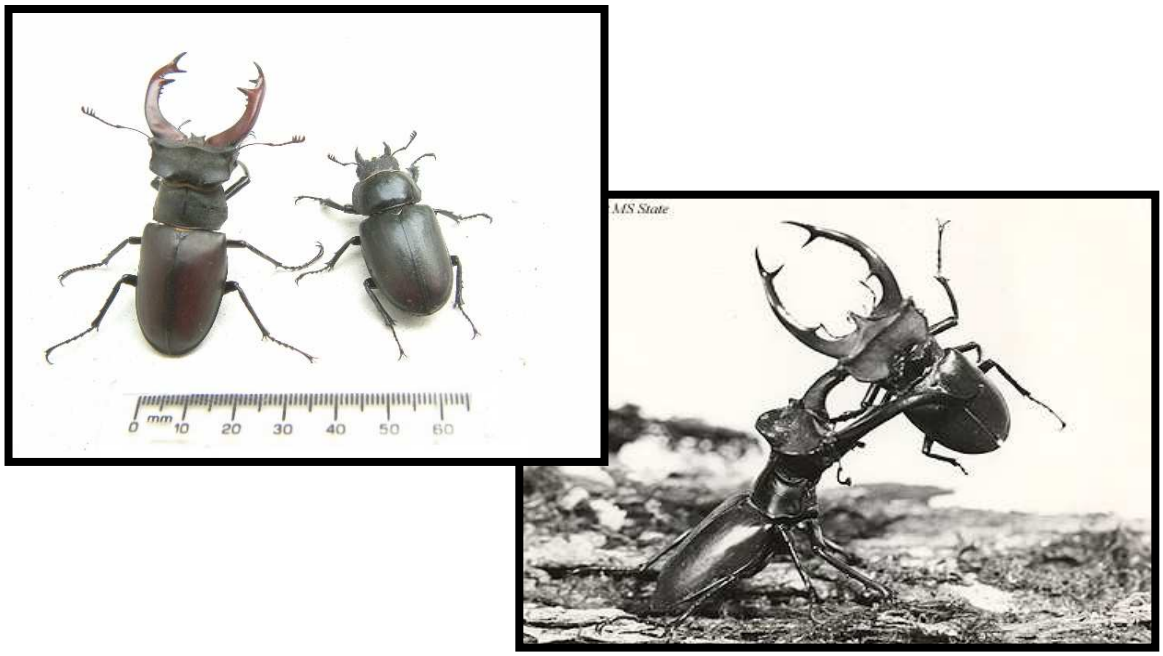


FIGURA 3. Os stag beetles, família Lucanidae, possuem um marcante dimorfismo sexual. Os machos possuem a mandíbula extremamente desenvolvida. **A)** Dimorfismo sexual em stag beetles. **Foto:** Maria Fremlin. England. **B)** Combate entre machos. **Foto:** Copyright MS State.

Caranguejos chama-maré são organismos modelos para testar teorias de seleção sexual: eles fornecem um dos exemplos mais extremos de dimorfismo sexual no reino animal e seu sistema de reprodução envolve ambos competição entre machos e escolha da fêmea (Allen & Levinton, 2007). Os chama-maré constituem um grupo de pequenos caranguejos braquiúros, compondo o gênero *Uca* (*Uca* spp. Leach, Crustácea: Decapoda) da família *Ocypodidae*, típicos da zona entremarés de estuários de clima tropical, subtropical e temperado quente. Habitam tocas de diferentes profundidades durante a maré alta e saem delas nos períodos de maré baixa para realizar atividades de alimentação e reprodução (Crane, 1975; Pope, 2000; Masunari, 2006a). Porém, são particularmente conhecidos por apresentarem um forte dimorfismo sexual (Figura 4) e um marcante ritual de corte desenvolvido pelos machos.

Os machos de *Uca* apresentam uma profunda assimetria entre seus quelípedes, onde o maior quelípede pode chegar a cinco vezes o tamanho do menor e a metade da massa corporal do animal (Rosenberg, 2001; Emlen 2008). Por outro lado, as fêmeas possuem os dois quelípedes equivalentes ao quelípede menor do macho (Figura 4), com os quais se alimentam através da raspagem do substrato separando algas, bactérias e detritos do restante do material que é devolvido em forma de pelotas (Crane, 1975).

FIGURA 4. Dimorfsimo sexual em *Uca.* **Foto:** Rich Galianto.

O quelípede desenvolvido é usado em diferentes contextos: exibições visuais de corte às fêmeas (Figuras 5 e 6), combates entre machos (Figura 7) e defesa de território (Figura 8) (Pope, 2000; Rosenberg, 2002). As exibições de corte são chamadas de acenos (displays) e são realizadas com o quelípede maior, ocorrendo grande variação interespecífica em relação à velocidade e movimento desse aceno (Figuras 5 e 6) (Crane, 1975). Atualmente existem 97 espécies de *Uca* descritas, com distribuição cosmopolita, e o comportamento de aceno está presente na grande maioria dessas espécies (How et al, 2007).

FIGURA 5. Macho de *Uca leptodactylus* em comportamento de aceno (displays) em momentos distintos: início do movimento ascendente (à esquerda); quelípede maior no ápice do movimento (no centro); descida do quelípede (à direita).
Foto: Ana Claudia Rorato.

Segundo Crane (1975) a grande variação morfológica do quelípede grande encontrada entre as espécies de *Uca* pode estar relacionada às diferentes formas de combates. Embora ambos os quelípedes possuam trajetórias de desenvolvimento alométrico, a forma do maior quelípede não é uma simples extrapolação alométrica do menor. As mudanças na forma associadas com o desenvolvimento do maior quelípede têm relevância funcional: elas conferem ao maior quelípede a produzir mais força que o menor (Rosenberg, 1997).

Apesar de ser uma estrutura exagerada o quelípede maior não parece reduzir a eficiência forrageadora masculina e não se sabe o que impede um maior aumento em seu tamanho. Ambos os machos e fêmeas defendem as suas tocas e a área circundante de intrusos, e o quelípede grande é uma arma muito eficaz nestas disputas (Figura 8) (Pope, 2000).

A) **B)**

C)

FIGURA 6: Caranguejos chama-maré em comportamento de aceno. **A) Foto:** Tanya Detto. **B) Foto:** Patricia Backwell ® . **C) Foto:** Martin How, ANU.

FIGURA 7. Machos de *Uca* em combate travado com o uso dos quelípedes maiores.
Foto: Patricia Backwell ®.

FIGURA 8. Defesa de território (toca) em *U. leptodactylus.*
Foto: Ana Claudia Rorato

A extrema assimetria entre os quelípedes nos machos de *Uca e* seu particular sistema de reprodução vem despertando grande curiosidade e interesse há muito tempo (Masunari, 2006a) e estudos têm sido desenvolvidos em diversos contextos como: seleção sexual (Christy & Salmon, 1984; Backwell *et al.,*1999; Pope, 2000), sistemática e taxonomia (Crane, 1975; Rosenberg, 2001; Melo et al, 1996), alometria e morfometria (Huxley, 1932; Miller, 1973; Rosenberg, 2002; Negreiros-Fransozo, 2003; Masunari, 2005), comportamento (Crane, 1975; Pope, 2000; How et al, 2007; Zeil & Hemmi, 2006) , reprodução (Christy, 1978; Kim et al, 2003) e displays (How et al, 2008; Pope, 2005; Crane, 1975). Muitos trabalhos, em geral, referem-se à alometria.

O conceito de alometria foi desenvolvido por Huxley (1927) utilizando caranguejos chama-maré como modelo. A descrição original da equação de alometria examinou a relação entre a massa do corpo e a massa do maior quelípede em *Uca pugnax* (Rosenberg, 2002; Huxley, 1932). A alometria desde então têm sido uma ferramenta utilizada amplamente em estudos morfométricos, em diversas espécies, para comparação de taxas de crescimento entre duas classes de variáveis e explanação das variações no tamanho e na forma de caracteres fenotípicos. Em particular, os estudos de alometria em *Uca* referem-se à relação entre o comprimento do maior quelípede e a carapaça em machos, e a largura do abdome (onde ocorre a incubação da massa ovígera) e o tamanho da carapaça nas fêmeas. A estrutura utilizada em cada um dos sexos está associada com a atividade reprodutiva e possui certo grau de dimorfismo sexual na fase adulta (Masunari, 2005). Considerando que alometria é o crescimento de estruturas morfológicas em taxas diferentes a ausência dessa diferença resulta num crescimento equivalente, onde diferentes estruturas crescem a taxas iguais, conhecida como isometria (Rosenberg, 2002). Sendo assim, quando uma característica possui um crescimento desproporcionalmente maior que o resto do seu corpo, com coeficiente alométrico maior que 1, essa relação é dita hiperalométrica (ex: quelípede maior nos machos). E quando o crescimento é menor que o corpo, com coeficiente menor que 1, a relação, então, é definida como hipoalométrica (ex: quelípedes nas fêmeas). Porém, essas explanações alométricas limitam-se a análise conjunta de apenas dois tipos de traços, sendo assim, uma análise bivariada.

Os conceitos de modularidade e integração morfológica estão relacionados à observação de que características fenotípicas não evoluem de forma independente

de outras características, mas sim se influenciam mutuamente, em níveis diferentes, fazendo com que diferentes estruturas desenvolvam-se de forma apropriada (Olson & Miller, 1958; Cheverud, 1982). A idéia de modularidade, aqui aplicada, consiste na subdivisão de certos conjuntos de traços fenotípicos em módulos de acordo com diferentes níveis de integração entre si (Klingenberg, 2008; Mitteroecker & Bookstein, 2007). Enquanto o termo integração morfológica aplica-se à ocorrência de uma influência recíproca entre traços resultando em uma evolução conjunta (Pie & Traniello 2007; Klingenberg, 2008).

Recentes avanços, particularmente no estudo de evolução multivariada e integração morfológica (Olson & Miller, 1958; Cheverud, 1982, Magwene, 2001; Pie & Traniello, 2006), têm mostrado que a organização da variação fenotípica é multivariada por natureza e envolve gradações e hierarquias que se sobrepõem. Um importante avanço nesta área foi a introdução da modelagem gráfica para visualizar padrões de covariação dos traços em termos de independência condicional (Magwene 2001). Magwene (2001) desenvolveu uma importante ferramenta para a análise de padrões fenotípicos com a união do conceito estatístico de independência condicional e a técnica de modelagem por grafos, tornando mais fácil a geração e verificação de hipóteses de integração e interação de características fenotípicas. Este método já foi usado com sucesso para descrever a variação morfológica entre castas de formigas (Pie & Traniello 2006). Apesar de despertar interesse da biologia comparada desde Cuvier e Buffon, somente recentemente foram desenvolvidas as técnicas analíticas e conceituais apropriadas para estudar esses fenômenos de forma mais rigorosa, principalmente no contexto de padrões de covariância fenotípica (Magwene, 2001; Pie & Traniello, 2006).

Compreender os padrões de variação morfológica e suas causas evolutivas está entre os principais objetivos da ecologia funcional (Pie & Traniello, 2006). Assim, análises comparativas de variância e correlação fenotípica podem ser úteis para avaliar a estabilidade dos padrões de variâncias hereditárias e na tentativa de reconstruir o passado responsável pela seleção diferencial na diversidade morfológica no clado (Cheverud, 1989). O objetivo do presente estudo é usar o método de Magwene (2001) para descrever as mudanças morfológicas na covariação dos traços associados com a presença do quelípede maior em três espécies de caranguejos chama-maré, particularmente com respeito a sua assimetria bilateral.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

O objetivo do presente estudo é descrever os padrões de covariância morfológica associados às características sexuais secundárias de espécies do gênero *Uca* utilizando ferramentas estatísticas baseadas em modelagem por grafos.

2.2. Objetivos Específicos

- Analisar as diferenças existentes no padrão morfológico entre machos de três espécies do gênero *Uca*.

- Comparar o padrão morfológico entre machos e fêmeas de *Uca thayeri*.

- Explicitar graficamente os resultados obtidos a fim de permitir a visualização dos padrões morfológicos que mostram as taxas de modularidade e integração morfológica entre as diferentes estruturas do corpo desses animais.

- Destacar de que forma essas alterações foram conduzidas durante o desenvolvimento e evolução desse grupo que permitiram essa marcante assimetria corporal encontrada nos machos de *Uca*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Espécies estudadas

Foram avaliados os padrões morfológicos de três espécies de *Uca* presentes na costa brasileira: *Uca mordax* coletada em um brejo na baía de Guaratuba, PR; *U. thayeri* coletada na região de Ubatuba, SP; e U. *maracoani* coletada na região do Baixio Mirim, também na baía de Guaratuba, PR. *Uca mordax* (Figura 9) é uma espécie típica de regiões com menor salinidade e substrato lodoso de margens de riachos e manguezais (Melo, 1996). Possui fronte larga e está incluída no subgênero *Minuca,* segundo a classificação de Rosenberg (2001). *Uca thayeri* (Figura 10) é típica de regiões lamacentas da periferia de manguezais, muitas vezes, na área de sombra (Melo, 1996). É a única espécie que possui fronte intermediária no Brasil e está incluída no subgênero *Boboruca* (Rosenberg, 2001). *Uca maracoani* (Figura 11) é típica de regiões ao longo das margens de baías calmas, ocorrendo sempre ao nível de maré vazante máxima, em substratos lodosos, perto de árvores de mangues (Melo, 1996). É a única espécie no Brasil como fronte estreita, sendo incluída no subgênero *Uca*, o mais basal de todos (Rosenberg, 2001). Os espécimes foram coletados e fixados em formol 10%, e conservados em álcool 70% posteriormente.

FIGURA 9. Machos de *U. mordax.* **Foto:** Ana Claudia Rorato.

FIGURA 10. Macho de *Uca thayeri*. **Foto:** Heideger Nascimento.

FIGURA 11. Macho de *Uca maracoani.* **Foto:** Mariângela Di Benedetto.

3.2. Coleta de dados

A coleta de dados foi realizada da seguinte forma: foram mensuradas as medidas morfométricas de 100 caranguejos machos de cada uma das três espécies (*Uca thayeri, U.mordax e U.maracoani*), bem como 100 fêmeas de *Uca thayeri*, totalizando assim 31.200 medições.

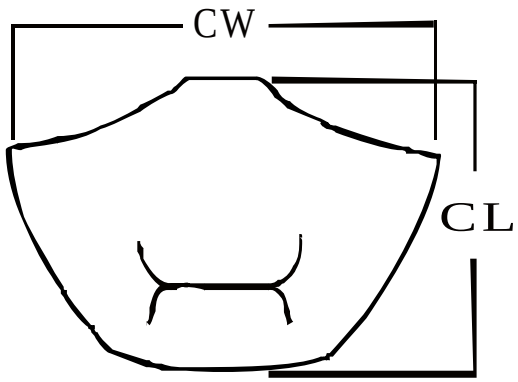
As medidas usadas no trabalho representam as 26 principais estruturas externas dos animais (Figura 12), e foram obtidas através da medição com um paquímetro digital. Dentre as estruturas consideradas estão: largura e comprimento da carapaça, comprimento de cada segmento dos pereópodes (pernas ambulacrais), largura e comprimento dos quelípedes e comprimento do dáctilo dos quelípedes (Tabela 1). Foram mensurados 4 pereópodes de cada individuo, ambos do mesmo lado. Para machos foram medidos os pereópodes do lado correspondente ao quelípede maior. Já para as fêmeas foram mensurados os pereópodes do lado direito do corpo. Para as fêmeas também existiram diferenças quanto às medidas dos quelípedes pelo fato de ambos serem pequenos. Nesse caso, os dois quelípedes foram medidos e classificados como um sendo maior e outro menor, de acordo com uma pequena variação em seus tamanhos. Para precisar a coleta de dados, todos os caranguejos foram medidos pela mesma pessoa e o tamanho atribuído para cada caráter foi à média de três medições efetuadas. Os dados foram compilados em uma matriz que foi posteriormente empregada nas análises. Cada espécie foi analisada separadamente, bem como as fêmeas e machos de *Uca thayeri*.

Tabela 1. Estruturas morfológicas mensuradas.

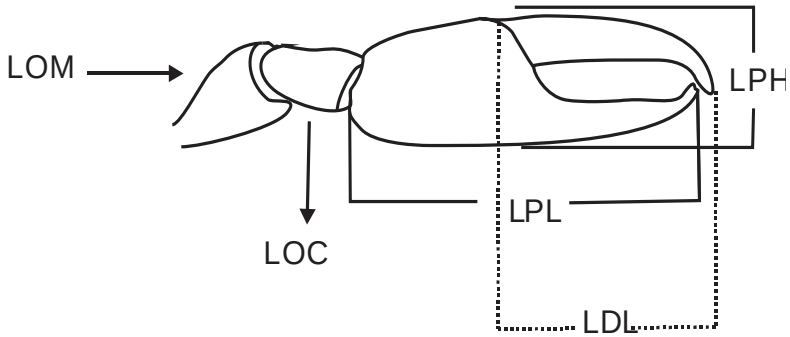
Código	Medidas morfológicas
	Medidas da carapaça
1.CW	Largura da carapaça
2.CL	Comprimento da carapaça
	Medidas do quelípede maior*
3.LPL	Comprimento do própode
4.LPH	Altura do quelípede
5.LDL	Comprimento da dáctilo
6.LOC	Comprimento do carpo
7.LOM	Comprimento do mero
	Medidas do quelípede menor
8.SPL	Comprimento do própode
9.SPH	Altura do quelípede
10.SDL	Comprimento do dáctilo
	Medidas dos pereópodes
11.LM	Comprimento do mero
12.LC	Comprimento do carpo
13.LP	Comprimento do própode
14.LD	Comprimento do dáctilo

***** Quelípede maior para as fêmeas com base na mínima diferença de tamanho entre eles.

A)



B)



C)

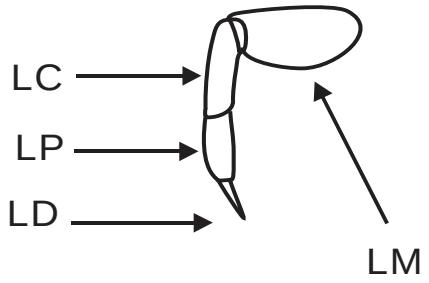


FIGURA 12. Estruturas morfológicas mensuradas. **A)** Medidas da carapaça. **B)** Medidas dos quelípedes. **C)** Medidas dos pereópodes.

3.3. Análises:

Correlação Parcial:

As médias obtidas através das medições foram empregadas na geração de uma matriz de correlação parcial utilizando os conceitos estatísticos de independência condicional e modelagem por grafos propostos por Magwene (2001) para explanar os conceitos de modularidade e integração morfológica. Esse conceito estatístico baseia-se na análise multivariada de caracteres fenotípicos, que resulta numa caracterização quantitativa da modularidade morfológica (Magwene, 2001).

O conceito de independência condicional é empregado na forma de uma análise estatística que consiste na geração de uma matriz de correlação parcial, onde são descritos os valores de correlação correspondentes de todas as estruturas morfológicas entre si, levando-se em consideração todas as outras estruturas. A correlação parcial difere de uma correlação simples entre duas variáveis no sentido de que cada valor de correlação controla correlações indiretas. Duas idéias são essenciais na compreensão desse conceito:

1) A matriz resultante possui uma diagonal principal, que representa os valores de correlação entre cada estrutura com ela mesma; desse modo, fica claro pensarmos que a correlação correspondente entre CW x CW é igual a 1.

2) Valores iguais a zero representam a independência completa entre duas características fenotípicas, dadas as demais características.

A matriz resultante foi empregada em uma última análise que consistiu na eliminação dos valores de correlações parciais não significativos, ou seja, os valores de correlação entre as estruturas que foram próximos ou iguais a zero. Essa eliminação foi feita através do cálculo de exclusão de desvio de bordas, que emprega o teste de distribuição de X^2, onde todos os valores menores que 3,84 (o ponto de 5% com g.l.=1) podem ser rejeitados.

Todas as análises foram desenvolvidas com o programa estatístico R. Os métodos empregados estão descritos detalhadamente em Magwene (2001) e Pie & Traniello (2006).

Dessa forma, a essência desse novo método desenvolvido por Magwene (2001) é representar os valores de integração morfológica, existentes entre os diferentes subconjuntos fenotípicos, de acordo com suas diferentes intensidades e desconsiderando os valores não significativos.

Modelagem por grafos:

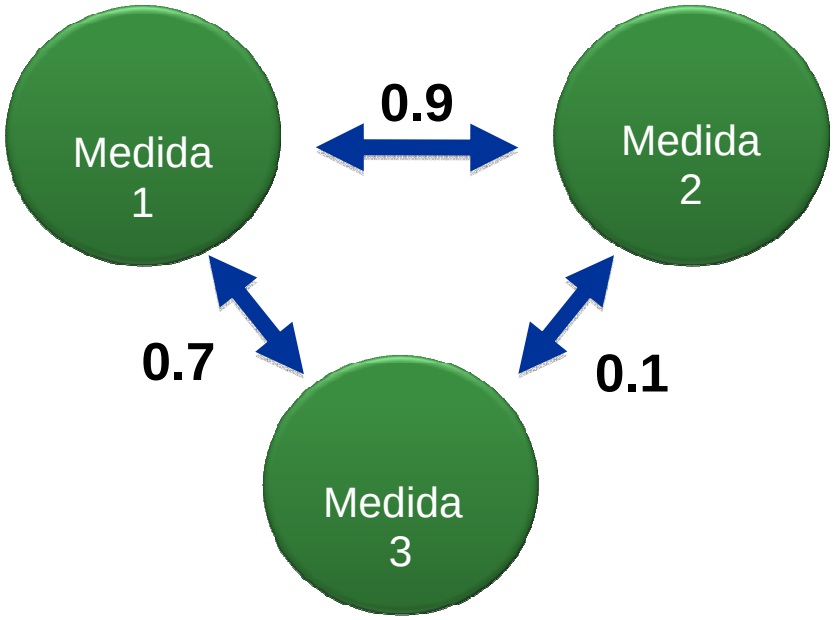
A representação dessa matriz é feita, por sua vez, com a incorporação da técnica de modelagem por grafos. O grafo é um objeto matemático composto por dois conjuntos: as bordas e os vértices, onde as bordas representam os valores de correlação parcial entre os vértices, que são as estruturas fenotípicas. O grafo é uma representação gráfica do padrão de integração morfológica dos dados estudados. Como ele mostra quais variáveis dependem uma das outras e quais variáveis são independentes, ele é chamado simplesmente de grafo de independência (Figura 13). Com esse método podem ser explanados os padrões morfológicos de integração e modularidade de um animal levando-se em conta diversos traços fenotípicos.

O grafo foi desenvolvido com as 26 estruturas externas mensuradas dos animais (os vértices) e as linhas que as conectam representando os graus de intensidade de correlação parcial entre elas. Para facilitar a representação e visualização dessas diferentes interações, os valores de correlação parcial entre as estruturas foram classificados em três classes (Tabela 2). Assim o grafo de independência projeta o padrão corporal com seus diferentes subconjuntos fenotípicos e suas diferentes intensidades.

TABELA 2. Tabela das classes de intensidades dos valores de correlação parcial.

Classe	Valor de correlação parcial entre duas estruturas	Grossura da linha no grafo de independência
1	Valores até 0, 333	0, 7 mm
2	Valores entre 0, 333 e 0, 666	1, 5mm
3	Valores acima de 0, 666	3 mm

A)



B)

	Medida 1	Medida 2	Medida 3
Medida 1	1	0.9	0.1
Medida 2	0.9	1	0.7
Medida 3	0.1	0.7	1

FIGURA 13. Diagrama de Independência condicional. **A)** Grafo de independência condicional, onde os círculos representam as estruturas morfológicas (vértices) e as setas os valores de correlação parcial (bordas). **B)** Matriz de correlação parcial. A alta correlação entre as medidas 1 e 2 não pode ser explicada por correlações indiretas com a medida 3. Nesse exemplo, o valor de correlação entre as medidas 1 e 3 seria eliminada por ser próxima de zero. Diagonal principal com valores igual a um.

4. RESULTADOS

Os resultados obtidos das análises de correlação parcial mostraram mudanças substanciais associadas à morfologia desse grupo. Essas mudanças se mostram bastante evidentes quando comparamos os diferentes grafos entre machos e fêmeas da espécie *Uca thayeri* (Figura 15 e Figura 16) e entre machos de *U. mordax*, *U. maracoani* e *U. thayeri* (Figuras 17, 18 e 15). Os diferentes padrões morfológicos encontrados, para cada espécie e para *U. thayeri,* em ambos os sexos, são notórios quando se olha para os grafos de uma maneira geral (Figura 14). Em geral, foram obtidos 31 valores significativos de correlação parcial para as fêmeas de *U. thayeri,* 26 valores para os machos de *U. thayeri* e *U. mordax,* e 21 valores significativos para U*. maracoani.*

Grande parte das interações significativas ocorre entre medidas da mesma estrutura, como: comprimento e largura da carapaça; mero, carpo e dáctilo do mesmo pereópode (ex: Figura 17, grafo dos machos de *U. mordax*, L4M x L4Cx L4D). Também houve interações significativas entre medidas correspondentes de estruturas diferentes, como é o caso dos quatro pereópodes que apresentam muitos valores significativos entre seus meros, carpos, própodes e dáctilos (ex: Figura 17, grafo dos machos de *U. mordax,* L1D x L2D x L3D).

Analisando de forma global, o grafo das fêmeas apresentou um número maior de valores de correlação entre diferentes estruturas do corpo em relação aos machos. Esse maior número de interações ocorre entre diferentes estruturas do corpo, como os dois quelípedes, entre os pereópodes, e entre ambos os quelípedes e pereópodes. Porém, não existem valores entre a carapaça e nenhuma outra estrutura. Já nos machos o padrão geral exibe menos interações entre diferentes características fenotípicas, e concentra os valores de correlações entre medidas da mesma estrutura ou entre medidas correspondentes, como no caso dos pereópodes.

Entre os sexos a diferença mais pontual acontece na ausência de valores significativos entre as medidas dos dois quelípedes nos machos de *Uca thayeri e U. mordax*, em oposição à presença de correlações significativas entre os dois quelípedes nas fêmeas de *U. thayeri*. Nas três espécies de machos observou-se um mesmo padrão entre as estruturas dependentes de cada quelípede: valores de correlações entre LPL x LDL (classe 3) no maior quelípede e SPL x SDL (classe 3 e 2) no menor quelípede (Figura 19b). Por outro lado, o padrão de correlação dos

quelípedes nas fêmeas apresentou valores significativos entre os dois quelípedes, LPL x SDL e LPH x SPH (Figura 19a).

Em relação aos padrões morfológicos dos machos podemos observar que houve uma dissociação do padrão de covariância entre os quelípedes grandes e o resto do corpo. Em particular, parece existir uma tendência de dissociação entre o maior e o menor quelípede nas três espécies estudadas (Figuras 15, 17 e 18). Para os machos de *U. thayeri* e *U. mordax* não foram obtidos valores de correlação parcial significativos entre os dois quelípedes. Para a terceira espécie, *Uca maracoani,* apenas um valor (classe 1) foi observado entre os dois quelípedes (Figura 18), medidas LOC x SPH. São evidentes as diferenças no padrão morfológico entre as três espécies de *Uca,* porém observam-se algumas semelhanças que podem ser comparadas. Nas três espécies de machos existem poucas correlações entre os pereópodes e o resto do corpo: uma em *U. thayeri*, quatro em *U. mordax* e duas em *U. maracoani*.

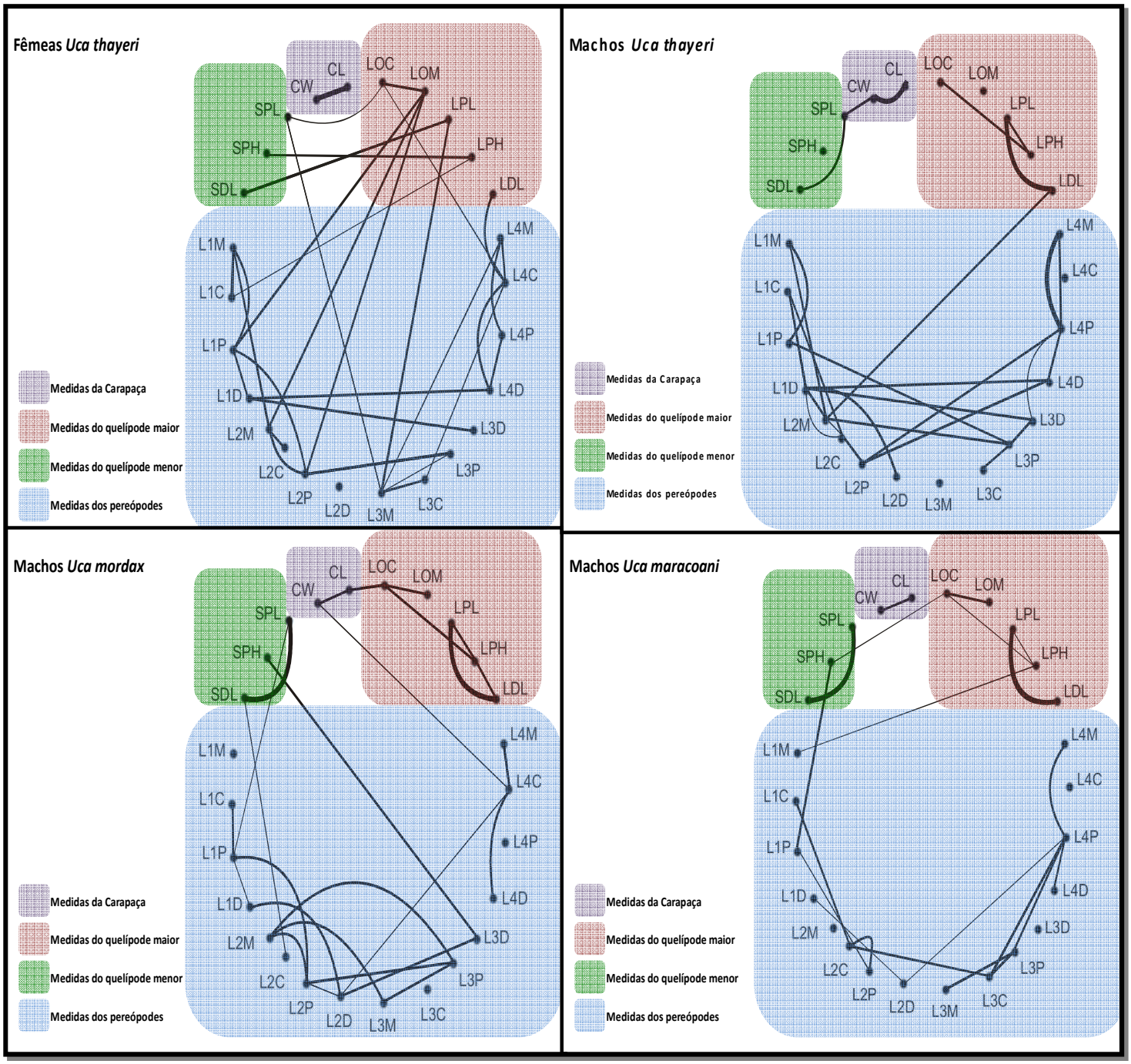


FIGURA 14. Grafos obtidos nas análises. Fêmeas de *Uca thayeri*, machos de *U. thayeri, U. mordax e U. maracoani.*

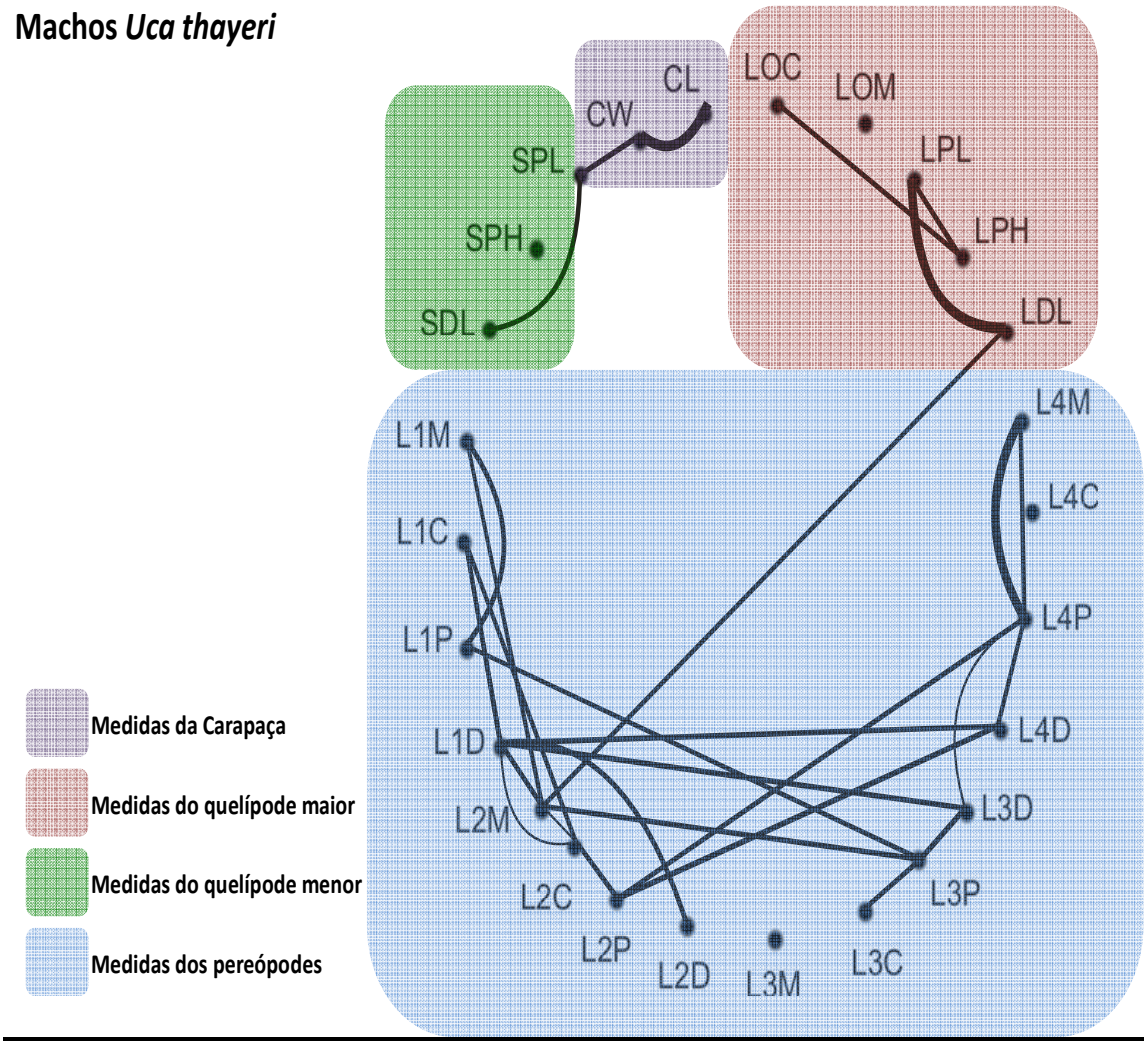


FIGURA 15. Grafo dos machos de *Uca thayeri*.

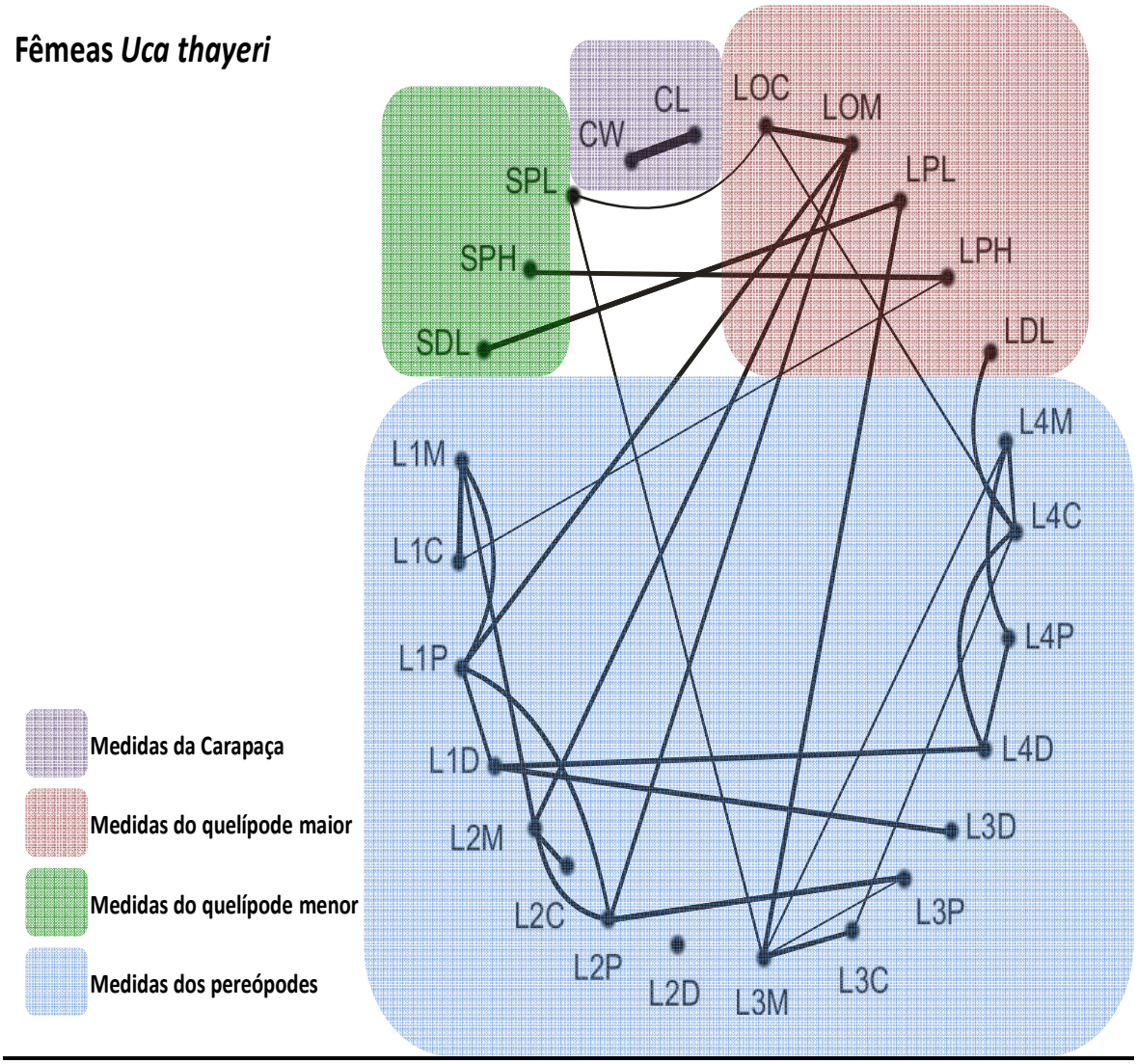


FIGURA 16. Grafo das fêmeas de *Uca thayeri*.

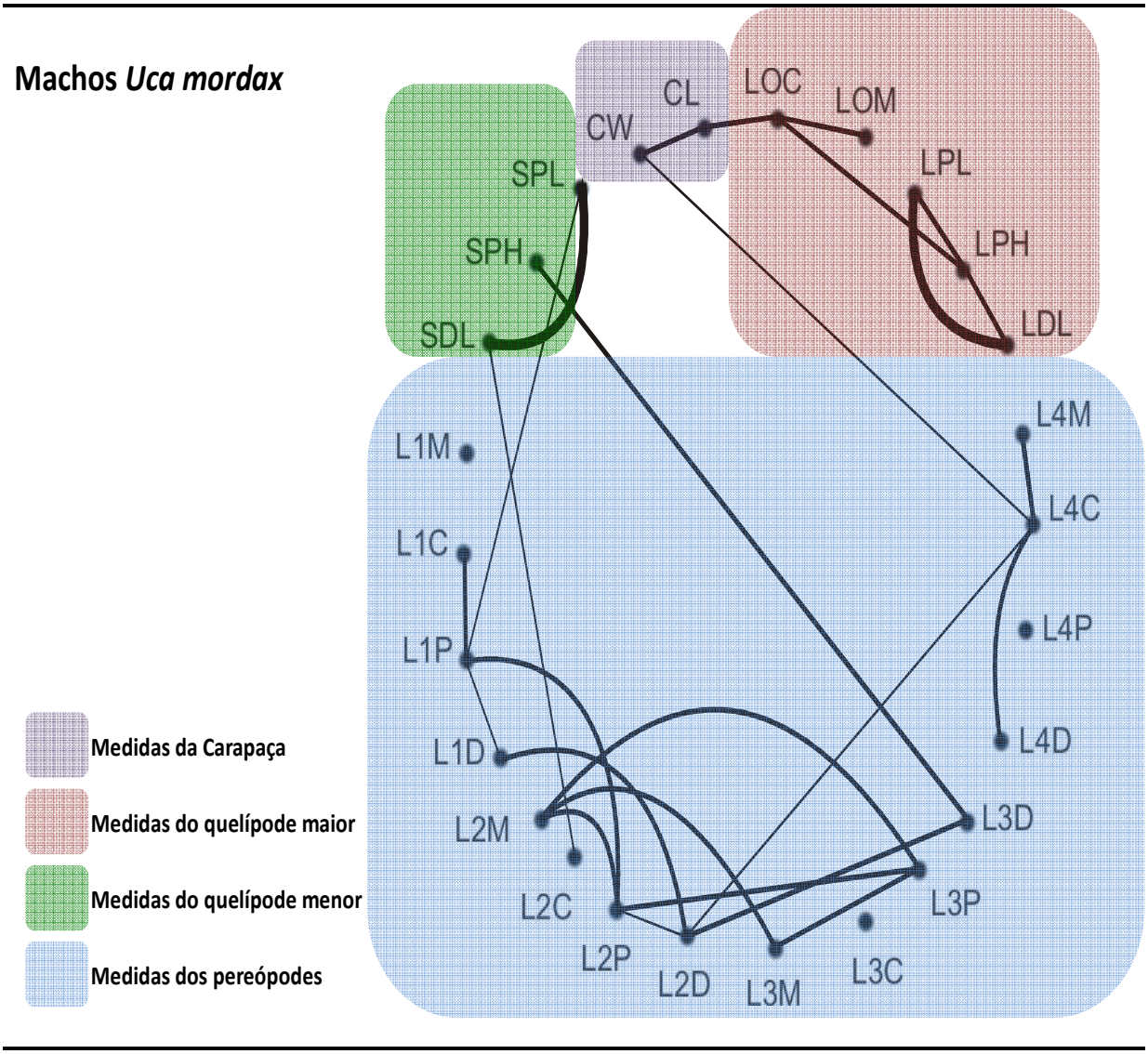


FIGURA 17. Grafo dos machos de *Uca mordax*.

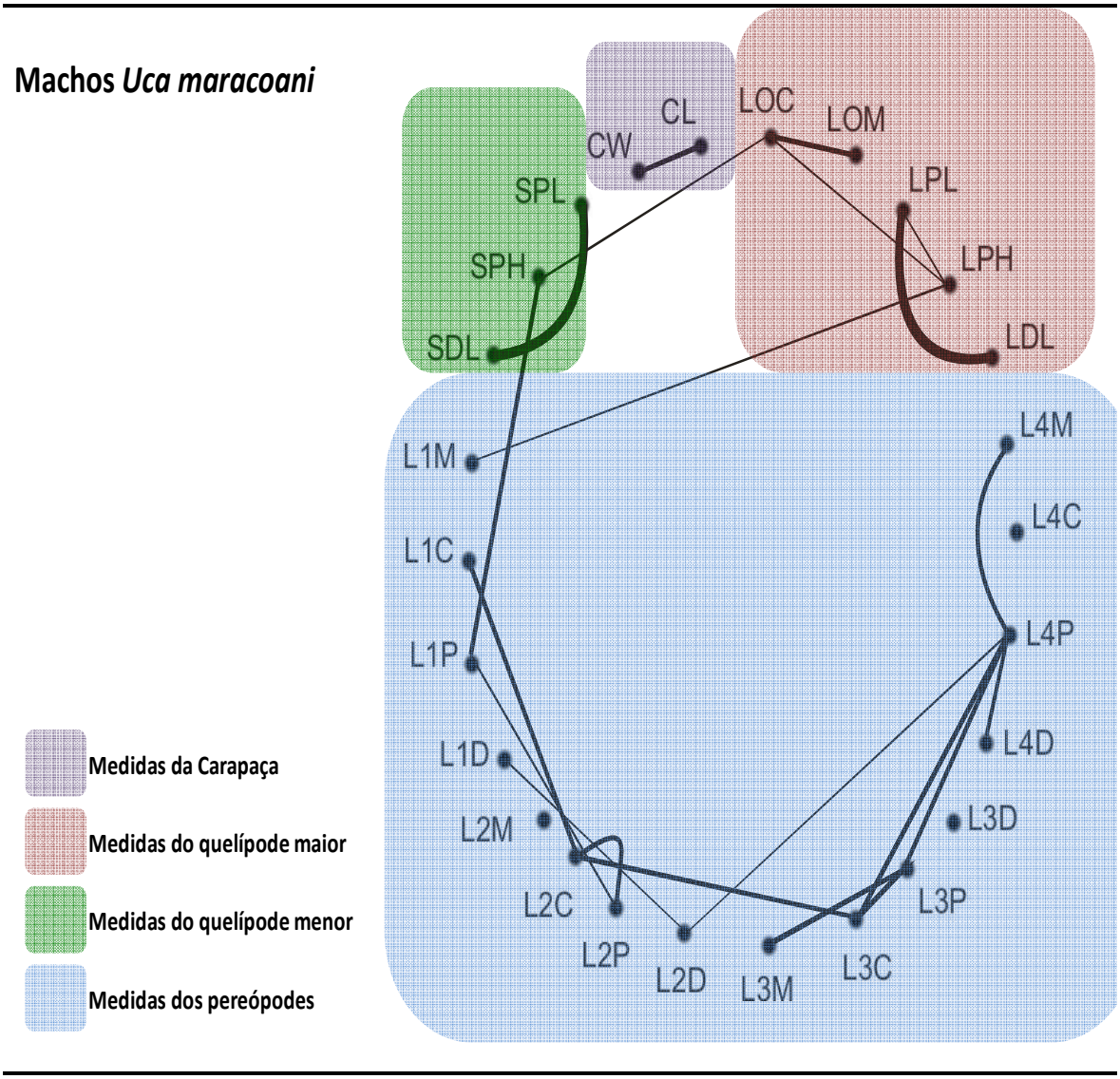
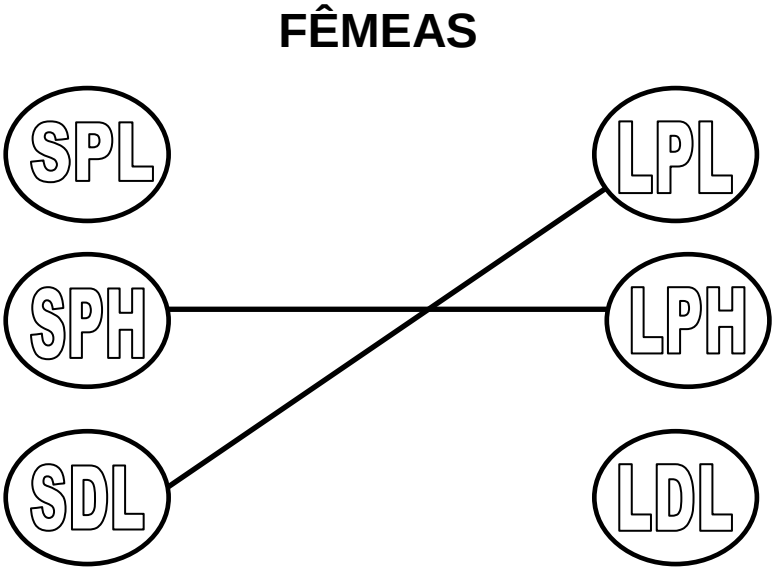


FIGURA 18. Grafo dos machos de *Uca maracoani.*

A)



B)

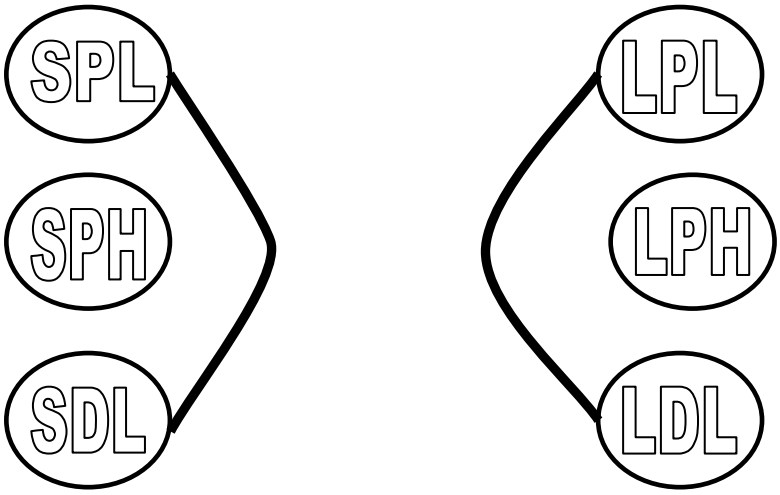


FIGURA 19. Padrões de correlação entre os quelípedes**. A)** Nas fêmeas de *U. thayeri*. **B)** Nos machos de *U.thayeri*, *Uca mordax* e *U. maracoani*.

5. DISCUSSÃO

Por muito tempo os caranguejos chama-maré vêm despertando grande interesse de estudiosos, principalmente em relação a sua marcante assimetria corporal (Masunari, 2006; Rosenberg, 2002). Muitos trabalhos de morfometria e alometria foram então desenvolvidos para elucidar questões referentes ao desenvolvimento desse traço tão conspícuo presente nos machos dessas espécies. Porém, essas análises limitam-se ao estudo de duas variáveis fenotípicas, sendo assim consideradas análises bivariadas. Em geral, os estudos com *Uca* demonstram a relação entre o tamanho da carapaça e o quelípede maior nos machos, e o tamanho da carapaça e a largura do abdome nas fêmeas (Masunari, 2005). Com o avanço dos conceitos de modularidade, integração morfológica e análises multivariadas, tornou-se possível ampliar a discussão e o estudo de características fenotípicas em uma maior escala. O desenvolvimento dessas ideias permitiu a análise de diversas estruturas fenotípicas em conjunto, a análise multivariada. Em 2001, Magwene publicou um estudo sobre a aplicação desses conceitos. A análise proposta por ele baseou-se nos conceitos de independência condicional e modelagem por grafos, que foram utilizadas nesse estudo para explanar os padrões morfológicos de caranguejos do gênero *Uca.* Essa nova ferramenta possui grande relevância, dado que, estruturas fenotípicas respeitam um mesmo padrão de desenvolvimento corporal por serem partes estruturantes de um mesmo indivíduo.

Os dados obtidos no presente estudo apontam uma profunda diferenciação no padrão corporal dos caranguejos do gênero *Uca*. A presença dos grandes quelípedes em machos de *Uca* (Figuras 15, 17 e 18) está associada a uma ampla reorganização do programa de desenvolvimento em relação às fêmeas (Figura 16), destacando assim uma forte diferença que existe entre os dois sexos em relação à modularidade corporal.

Analisando os grafos obtidos para as três espécies de machos e para as fêmeas de *U. thayeri* (Figura 14), logo se percebe uma considerável variação em seus padrões de desenvolvimento corporal. Em particular, as fêmeas apresentaram mais valores de correlação parcial entre diferentes estruturas. Além de correlações entre medidas da mesma estrutura ou entre estruturas correspondentes, elas possuem um número considerável de correlações significativas entre diferentes estruturas como: quelípedes X pereópodes; quelípede maior X quelípede menor.

Essa grande quantidade de correlações existe, pois o desenvolvimento corporal nas fêmeas ocorre de maneira integral, ou seja, existe um maior grau de integração morfológica entre as diferentes estruturas do corpo nas fêmeas do que nos machos.

Os machos por sua vez, nas três espécies, apresentaram menos valores de correlação parcial. Esses valores concentraram-se em interações entre medidas da mesma estrutura ou entre estruturas correspondentes. Sendo assim, possuem poucas correlações entre estruturas diferentes, indicando um menor grau de integração morfológica. Ao que parece, os machos sofreram uma reorganização em seus padrões corporais aumentando seu grau de modularidade, uma vez que, o corpo parece responder com um desenvolvimento diferenciado para certos conjuntos fenotípicos. Observando o grafo dos machos de *U. thayeri* (Figura 15) pode-se notar a tendência de um padrão de desenvolvimento basicamente dividido em diferentes subconjuntos fenotípicos. Com exceção de dois valores de correlação (entre LDL x L2M e entre SPL x CW) o padrão de desenvolvimento corporal pode ser dividido em quatro módulos diferentes: módulo dos pereópodes, módulo da carapaça, módulo do quelípede maior e módulo do quelípede menor. Para as outras duas espécies de machos, *U. mordax e U. maracoani,* essa tendência de modularidade parece também ocorrer. Em *U. maracoani* três correlações fogem a esse padrão, sendo que as outras 18 seguem perfeitamente a tendência de subdivisão nesses quatro módulos. E em *U. mordax,* cinco valores são exceção, sendo as outras 21 pertencentes a esse padrão modular. Em contrapartida, nas fêmeas essa tendência de modularização não parece ocorrer, dado que existem muitos valores significativos entre diferentes estruturas, fazendo com que o corpo siga um desenvolvimento mais uniforme e conjunto.

Nos resultados entre machos e fêmeas a diferença que mais se destaca, e deve implicar no desenvolvimento do traço mais conspícuo desse grupo, é a tendência de dissociação entre o quelípede maior e o menor nos machos. No grafo das fêmeas observa-se a presença de valores de correlação entre os dois quelípedes, indicando que estas duas características apresentam certa associação em seus desenvolvimentos e evolução. Porém, nos resultados obtidos para os machos, encontra-se uma forte propensão à dissociação entre os dois quelípedes. Apenas um valor significativo foi encontrado entre o quelípede maior e o menor para as três espécies de machos (em *U. maracoani*, Figura 18). Esse aumento na modularidade, ou seja, a subdivisão em diferentes módulos parece ser necessária

para que somente um dos quelípedes seja avantajado. Caso contrário, poderia se esperar que os machos mantivessem o padrão de covariação presente nas fêmeas. Dessa maneira, o rompimento desse crescimento e desenvolvimento conjunto, entre ambos os quelípedes, pode ter possibilitado o surgimento de uma das características sexuais mais marcantes do reino animal.

A presença do maior quelípede nos machos deve ser responsável, em grande parte, pela diferença marcante nos padrões morfológicos entre os sexos. A existência de estruturas exageradas associadas à seleção sexual envolve um custo energético considerável (Knell et al., 2004) e este custo parece ser substancial no caso dos chama-maré, já que o quelípede maior pode representar cerca de metade da massa corporal total em algumas espécies (Crane, 1975). Dessa forma, a evolução desse maior quelípede pode ter afetado profundamente a evolução e o padrão corporal, como um todo, em machos desse grupo. Pois, além de um grande custo energético devem existir mudanças referentes ao suporte dessa estrutura tão desenvolvida.

As variações existentes entre as espécies do gênero *Uca* vão além de diferenças morfológicas. Elas se exprimem em diferentes formas de combate, diferentes formas de acenos, diferentes colorações e diferentes rituais de acasalamento, conforme descrição detalhada por Crane (1975). A seleção a favor da eficiência nos combates desempenhou um importante papel na evolução do maior quelípede (Rosenberg, 1997) e deve ser responsável, pelo menos em parte, pela diversificação desse grupo. Segundo Begon (2006) as diferentes formas de rituais de corte e os diferentes sinais de atração entre os sexos podem ser as formas mais efetivas em manter distintas as espécies recentemente evoluídas. Dessa forma, parece clara a importância dessa característica sexual secundária exibida pelos machos em *Uca*. O quelípede maior pode ser considerado um traço de dupla finalidade, pois ele é usado em contextos de seleção intra-sexual em encontros agonísticos entre machos por diferentes recursos como território ou parceiras reprodutivas, bem como em rituais de exibição e atração das fêmeas na forma de seleção inter-sexual (Berglund, 1996). Tendo assim grande participação no desempenho reprodutivo entre os machos de todas as espécies.

Alguns estudos testaram os custos impostos pela presença do quelípede avantajado nos machos, quanto a sua capacidade de locomoção e forrageamento, e surpreendentemente seus portadores não parecem sofrer para realizar essas

atividades. O quelípede maior torna o macho mais visível do que a fêmea, porém a velocidade de fuga parece ser equivalente entre os dois sexos. E em relação ao forrageamento parece existir uma compensação com o aumento da velocidade em retirar o alimento do substrato e leva-lo até a boca pelo quelípede menor nos machos (Pope, 2000; Masunari, 2006b).

O uso de análises multivariadas para comparação de traços fenotípicos possui grande relevância para estudos que buscam elucidar questões sobre características sexuais secundárias, bem como para explicar a trajetória filogenética de diferentes grupos. Esses conceitos ainda estão dando seus primeiros passos em estudos de comparação morfológica, porém vêm se mostrando muito eficientes na elucidação de questões referentes à evolução fenotípica.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allen, B.J. & Levinton, J.S. **Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab**. Functional Ecology, v. 21, p. 154–161, 2007.

Andersson, M. (1994). **Sexual Selection**. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Backwell, P.R.Y.; Jennions, M.D.; Christy, J.; Passmore, N.I. **Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*.** Ethology, v. 105, p. 415-421, 1999.

Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. **Fundamentos em ecologia.** Porto Alegre, Artmed, 2006.

Berglund, A**. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility.** Biological Journal of the Linnean Society, v. 58, p. 385-399, 1996.

Borges, A; Menezes, C; Pinto, L. P.; Vettorazzo, V. **Seleção Sexual no tamanho da quela do chama-maré Uca sp. (Crustacea: Brachyura)**. Ecologia da mata atlântica, 1999.

Cheverud, J.M. **Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium.** Evolution, v.36, p. 499-516, 1982.

Cheverud, J.M; Wagner, G. & Dow, M. **Methods for the comparative analysis of variation patterns.** Systematic. Zoology, v. 38, p. 201–213, 1989.

Crane, J. **Fiddler Crabs of the World** (Ocypodiade: Genus Uca). Princeton. CT: Princeton University Press, 1975.

Christy, J.H. **Adaptive significance of reproductive cycles in the fiddler crab *Uca pugilator*: a hypothesis**. Science, New Series, v. 199, p. 453-455, 1978.

Christy, J.H.; Salmon, M. **Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*).** Biological Reviews, v. 59, p. 483-509, 1984.

Darwin, C. **The descendent of man and selection in relation to sex.** London, Murray, 1871.

Emlen, D. J. **The Evolution of Animal Weapons.** The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v.39, p. 387-413, 2008.

How, M.J.; Zeil, J.; Hemmi, J.M. **Differences in context and function of two distinct waving displays in the fiddler crab, Uca perplexa (Decapoda:Ocypodidae)**. Behavioral Ecology Sociobiology, v.62, p. 137-148, 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, v.75, p. 1015-1022, 2008.

Huxley, J. S. **Problems of relative growth**. Dial Press edition, 1932.

Kim, T.W.; Kim, K.W.; Srygley, R.B.; Choe, J.C**. Semilunar courtship rhythm of the fiddler crab *Uca lactea* in a habitat with great tidal variation**. Journal of Ethology, v. 22, p. 63-68, 2003.

Klingenberg, C. P. **Morphological Integration and Developmental Modularity.** The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 39, p. 115-132, 2008.

Knell, R.J.; Pomfret, J.C. & Tomkins, J.L. **The limits of elaboration: curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetles**. Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences , v. 271, p. 523 – 528, 2004.

Lloyd, J. E.; Wing, S. R. **Nocturnal aerial predation of fireflies by light-seeking fireflies**. Science v. 222, p. 634-635, 1983.

Magwene, P.M. **New tools for studying integration and modularity**. Evolution, v. 55, p. 1734–1745, 2001.

Masunari, S.; Dissenha, N. **Alometria no crescimento de Uca mordax (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil**. Revista Brasileira de Zoologia, v. 22, p. 984-990, 2005.

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, 2006a.

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, 2006b.

Melo, G.A.S. **Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro**. São Paulo, Plêiade/FAPESP, 604 p, 1996.

Miller, D. C. Growth in Uca, 1. **Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda Ocypodidae)**. Crustaceana, v. 24, p. 119-131, 1973.

Mitteroecker, P.; Bookstein, F. **The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration**. Systematic Biology, v. 56, p. 818-836, 2007.

Negreiros-Fransozo, M.L.; Colpo, K.D. & Costa,T.M. **Allometric growth in the fiddler crab *Uca thayeri* (Brachyura, Ocypodidae) from a subtropical mangrove**. Journal of Crustacean Biology, v. 23, p. 273-279, 2003.

Olson, E.C.; Miller, R.L. **Morphological integration**. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1958.

Pie, M.R.; Traniello, J.F.A. **Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus Pheidole**. Journal of Zoology, v. 27: 99, 2006.

Pope, D. **Testing function of fiddler crab claw waving by manipulation social context**. Behavioral Ecology Sociobiology, v.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.

Rosenberg, M.S. **Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae).** Journal of Crustacean Biology, v.17, p. 52-59, 1997.

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 (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae).** *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 75, p.147-162, 2002.

Stearns, S. & Hoekstra, R. F. **Evolution: an introduction.** Oxford University Press, 2000.

Tuttle, M.D.; Ryan, M.J. **Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the Neotropics**. Science, v. 214, p. 677-678, 1981.

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