



Mapeando comportamentos: caranguejos chama-maré escolhem bem seus vizinhos?

Fernando Rossine

RESUMO: Interações entre organismos podem deixar marcas em suas distribuições espaciais. O macho do caranguejo chama-maré defende seu território com a mesma quela hipertrofiada que usa para cortejar fêmeas. A agregação de machos pode amplificar o sinal de cortejo ou reduzir o tempo disponível para a corte em virtude da alta frequência de combates. Para entender como a interação conflituosa entre os machos se converte em padrões espaciais no nível da população, mapeei todas as tocas de *Uca* sp. em uma área de 16 m² e busquei por padrões de agregação de indivíduos separados por classes de tamanho. Encontrei agregados de indivíduos de tamanhos semelhantes, o que é consistente com a idéia de que machos de tamanhos semelhantes são os vizinhos que geram o maior benefício em termos de oportunidades de cópula. Propus um modelo teórico baseado em custos de oportunidades de cópula para compreender o padrão aqui descrito.

PALAVRAS-CHAVE: interações agonísticas, lek, padrões espaciais, territorialidade, *Uca*

INTRODUÇÃO

A distribuição espacial dos organismos pode refletir propriedades físicas do ambiente como umidade, salinidade ou disponibilidade de nutrientes. Gradientes de condições abióticas determinam a sucessão espacial de fisionomias vegetais com árvores dando lugar a arbustos com o aumento da aridez e a taiga dando lugar à tundra com a diminuição da temperatura (Larcher, 1986). Alternativamente, interações entre indivíduos podem ser responsáveis pela restrição da ocorrência de espécies. A competição por recursos frequentemente impede que uma espécie ocupe uma região com condições compreendidas em seus limites fisiológicos (Begon, 1981). Interações entre predadores e presas podem gerar padrões de distribuição espacial heterogêneos em ambientes completamente homogêneos (Okubo & Levin, 2001).

Interações entre indivíduos de uma mesma espécie também podem afetar a distribuição desses indivíduos. Em menor escala espacial, comportamentos dependentes de densidade podem ser responsáveis por padrões de agregação e desagregação. Animais podem formar grupos para forragear ou evitar predadores, e isso se reflete em seus padrões de agregação (Krebs & Davies, 1966). Espécies de hábitos territoriais patrulham seus recursos e expulsam invasores, fazendo com que se distribuam de maneira regular (Krebs & Davies, 1966).

Caranguejos chama-maré do gênero *Uca* vivem em adensamentos populacionais em mangues e praias (Crane, 1975). Os machos defendem terri-

tórios ao redor de suas tocas, onde se exibem para as fêmeas realizando movimentos de abano com uma quela hipertrofiada (Gonçalves *et al.*, 2008). Os territórios de machos de *Uca* organizam-se em arenas de exibição conhecidas como leks, de modo que a aglomeração de muitos machos abanando tem maior poder de atrair fêmeas (Crane, 1975). É possível que um caranguejo grande e com a quela hipertrofiada bem desenvolvida beneficie seus vizinhos atraindo mais fêmeas, posto que há correlação entre o tamanho do macho e a frequência de sinalização que ele consegue sustentar (Vettorazzo, 2007). Por outro lado, machos de *Uca* engajam em combates rituais por seus territórios. Os perdedores fogem ou se entocam e assim são temporariamente removidos da competição por fêmeas (Guerrin *et al.*, 2008). A duração e o resultado de um combate dependem principalmente do tamanho das quelas dos competidores, com o macho com a maior quela levando significativa vantagem. Assim, a proximidade de um macho grande diminui o tempo de acesso às fêmeas, o que pode reduzir o número de cópulas possíveis, apesar do aumento do número de fêmeas disponíveis.

A vizinhança onde um macho de *Uca* maximiza o número de cópulas é então resultado de um conflito, cujos custos e benefícios são função do tamanho do indivíduo e de seus vizinhos. Para um indivíduo maior, a probabilidade de perder uma luta e, portanto, perder tempo de exibição é menor. Assim, os custos de se aproximar de outros

machos grandes são reduzidos (Crane, 1975). Por outro lado, um macho que já consiga atrair fêmeas têm um benefício relativo menor ao se aproximar de outro macho. O saldo líquido que cada indivíduo obtém ao se aproximar de outro dependerá de como os custos e benefícios escalam com o tamanho. Perguntei-me, portanto, como as interações entre indivíduos de *Uca* podem influenciar a escolha do lugar onde constroem suas tocas e, conseqüentemente, modificar sua disposição no espaço.

Considerando duas categorias de tamanhos de machos de *Uca*, grandes e pequenos, levantei um esquema de hipóteses a respeito das interações possíveis entre eles. Machos grandes e pequenos podem se atrair, repelir ou ser indiferentes simétrica ou assimetricamente. Como caranguejos *Uca* são visualmente orientados (Ruppert & Barnes, 1994) e as interações se dão em uma escala local, não deve haver efeitos de longa distância na estruturação do padrão espacial da população. Considerarei que quando dois machos disputam o mesmo sítio, o maior vence. Assim, na situação em que o saldo líquido de aproximação de machos grandes é maior que o da aproximação de um grande e um pequeno, os grandes se aglomerariam. Nesse cenário, a distribuição dos machos menores por entre os agregados de machos grandes poderia assumir três configurações: (1) se pequenos se atraem por grandes, haveria formação de cinturões ao redor dos aglomerados de machos grandes (Figura 1a), (2) se pequenos em geral se repelem ou são indiferentes, haveria dispersão dos pequenos por todo o espaço vacante (Figura 1c) e (3) se pequenos também se beneficiam mutuamente, haveria formação de agregados de machos menores por entre os agregados de machos maiores (Figura 1b). Se os machos grandes se repelem ou são indiferentes entre si, esperar-se-ia um padrão de dispersão dos machos grandes sobreposto pelo padrão que os pequenos gerassem (Figura 1d).

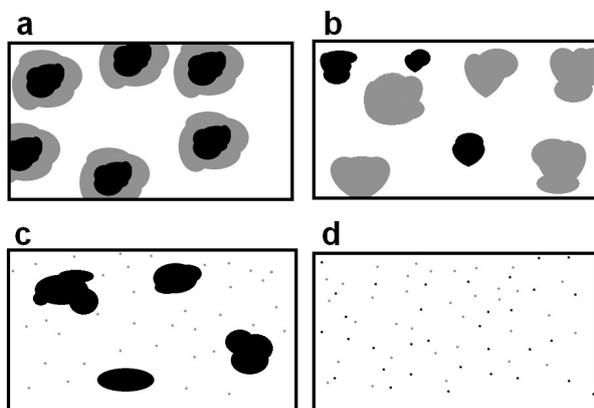


Figura 1. Quatro possíveis padrões de espacial de machos de *Uca* em arenas de exibição. Em cinza,

representei densidades de indivíduos pequenos e em preto, densidades de indivíduos grandes. (a-c) Quando os indivíduos grandes se atraem, espera-se que eles formem agregados. (a) Se além de formarem agregados, os indivíduos pequenos também se atraem pelos indivíduos grandes, é esperado que se forme um cinturão de indivíduos pequenos ao redor dos agregados de grandes. (b) Se os indivíduos pequenos se atraem mutuamente mais intensamente que aos grandes, esperam-se agregados independentes. (c) Se os indivíduos pequenos se repelem ou são indiferentes, espera-se que ocupem toda a área vacante entre os agregados de indivíduos grandes. (d) Se os indivíduos grandes se repelem, espera-se que eles se espalhem e se sobreponham ao padrão gerado pelos indivíduos pequenos. No caso, está representada a situação onde todos os indivíduos se repelem.

MATERIAL & MÉTODOS

Registro das tocas e zonas de marés

O presente estudo foi realizado em uma área de substrato lodoso às margens do rio Una, situado dentro da Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una, no município de Peruíbe, São Paulo. Uma parcela de 16 m², subdividida em 16 quadrados delimitados por barbantes, foi fotografada e as tocas foram medidas e mapeadas nas imagens. Distorções de perspectiva foram corrigidas no programa Adobe Photoshop usando as subdivisões de barbante da parcela como régua.

Para controlar possíveis efeitos de condições abióticas na distribuição espacial das tocas, a localização da parcela foi escolhida pela homogeneidade do tempo de inundação. No dia da coleta, entre o momento em que a água encostou na parcela e o momento em que a parcela estava completamente submersa, transcorreram menos de 20 min. Ao longo de um mês, o alagamento da parcela nunca levou mais do que 40 min. Nas fotos tomadas em campo, a maré foi registrada em três momentos: quando a parcela estava inteiramente seca e em dois momentos de alagamento intermediário. As áreas alagadas foram mapeadas em cada momento definindo três zonas com tempos de submersão diferentes.

As tocas na região mapeada podem pertencer a machos ou fêmeas. Como fêmeas não são territoriais e não competem por machos (Crane, 1975), o padrão de distribuição no espaço de suas tocas deve ser menos determinado por interações entre indivíduos e mais por fatores abióticos. Se a região compreendida na parcela for homogênea o bastante, é razoável supor que as tocas de fêmeas devem estar distribuídas ao acaso. Assim, os padrões detectados deverão ser resultado principalmente

das interações entre os machos.

O tamanho dos indivíduos residentes em cada toca foi estimado a partir do diâmetro das tocas. Como a relação entre o tamanho das tocas e o tamanho dos residentes é fraca (Borges *et al.*, 2007), trabalhei com variáveis categóricas. As 20% maiores tocas foram consideradas como sendo habitadas por indivíduos grandes e as outras 80% foram consideradas como sendo habitadas por indivíduos pequenos. Apesar da região estudada ser ocupada por muitas outras espécies de caranguejos que também fazem tocas, apenas tocas de tamanhos consistentes com as de *Uca* foram mapeadas. Dado que poucas espécies fazem tocas de tamanhos semelhantes às de *Uca*, e as que fazem são muito pouco abundantes (obs. pess.), deve haver pouco ruído introduzido por tocas de outras espécies.

Análise estatística

Para avaliar o efeito de condições abióticas sobre a preferência relativa de indivíduos grandes e pequenos na escolha da localidade de construção de suas tocas, calculei a proporção de indivíduos grandes e pequenos em cada zona de maré. Para gerar um cenário nulo com o qual comparar as proporções encontradas, a posição de cada toca foi aleatorizada 10.000 vezes. Para cada vez, foram recalculadas as estatísticas. O valor de p foi determinado como sendo a proporção de resultados mais extremos que os valores obtidos a partir dos dados reais. Como a localização da parcela foi escolhida para minimizar os efeitos abióticos na escolha de sítio para construção de toca, espero que não haja diferença entre as proporções de machos grandes e pequenos nas diferentes zonas de maré. Com essa informação, o argumento de que os padrões observados são gerados por interações entre os organismos é fortalecido. Como as fêmeas de *Uca* são menores que os machos, se não houver diferenças entre as proporções de tocas pequenas e grandes entre as diferentes zonas de maré, é provável que a propensão das fêmeas a fazer tocas em cada uma dessas áreas não difira da propensão dos machos.

Para caracterizar os padrões espaciais, a área ao redor de cada toca foi envolvida em círculos concêntricos com raios variando entre 3 cm e 3 m e a densidade de tocas pequenas e grandes foi calculada dentro dessas áreas. Apenas as tocas dentro da parcela foram contadas e apenas a área dos círculos que intersecta com a parcela foi usada para calcular as densidades. Para cada raio dos

círculos centrados em tocas pequenas, calculei a média da densidade de tocas grandes e a média da densidade de tocas pequenas. O mesmo procedimento foi realizado para os círculos centrados em tocas grandes. Se em média há uma alta densidade de tocas grandes nos círculos centrados em tocas grandes, por exemplo, há um indício de agregação das tocas grandes. É importante notar que essa análise revela os raios a partir dos quais a densidade cumulativa é maior que a média. Assim, se há uma região espaçada ao redor de uma região densa, a densidade dentro de um círculo que englobe a região espaçada ainda poderá ser mais denso que a média. Existe, portanto, um atraso na resposta dessa estatística a mudanças de densidade e isso deve ser levado em conta ao analisar os gráficos.

Mais uma vez, a posição de cada toca foi aleatorizada 1.000 vezes e as densidades médias de cada tipo de toca dentro de círculos centrados em tocas grandes e pequenas foram calculadas para cada aleatorização. As médias dos resultados obtidos nas aleatorizações representam a expectativa da densidade de tocas grandes ou pequenas em círculos centrados em tocas grandes ou pequenas. Para cada raio de círculos centrados em tocas grandes ou pequenas, foi estimado um intervalo de confiança a partir da distribuição de densidades gerada pelas aleatorizações.

RESULTADOS

Foram marcadas, referenciadas e medidas 2.461 tocas que se supunham ser de *Uca* sp.. Como era esperado, não houve diferença na proporção de tocas grandes e pequenas entre as diferentes zonas de maré ($p = 0,26$). Porém, foram detectados padrões na distribuição espacial das tocas grandes e pequenas. Na menor escala, ao redor de tocas grandes, a densidade de tocas grandes e pequenas é menor que a esperada ao acaso (Figuras 2a,b, em raios de 3 cm). Em escalas maiores, a densidade de tocas grandes ao redor de tocas grandes e a densidade de tocas pequenas ao redor de tocas pequenas são maiores que as esperadas ao acaso. Entretanto, a densidade de tocas grandes ao redor de tocas pequenas e a densidade de tocas pequenas ao redor de tocas grandes são menores que as esperadas ao acaso (Figuras 2a, b, raios de 12 cm). Em escalas ainda maiores, há padrões de alta densidade de diferentes, o que é indício de padrões em anel (Figuras 2a, b, raios de 36 cm).

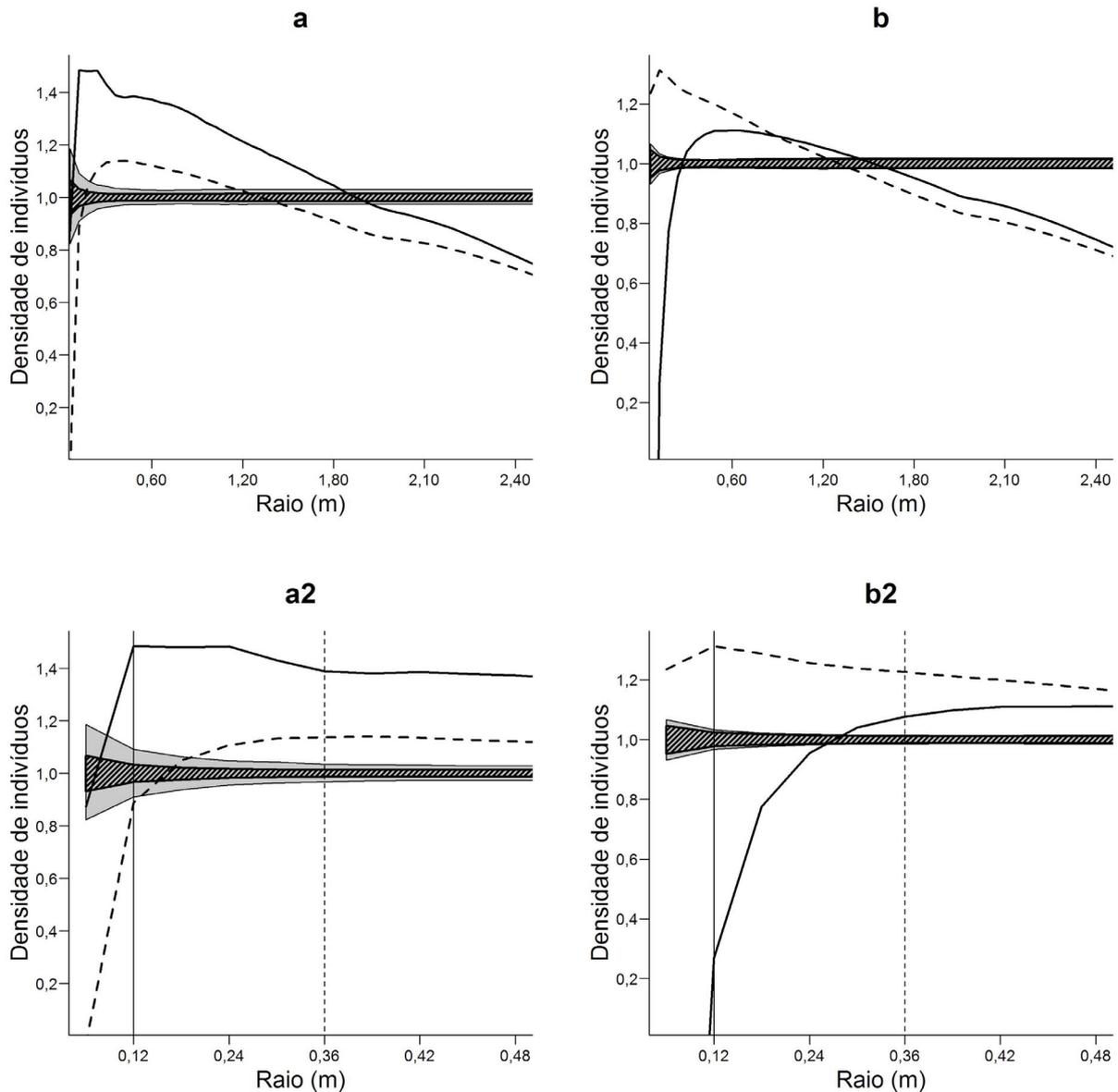


Figura 1. Os gráficos representam o padrão de distribuição médio de tocas ao redor de tocas grandes e pequenas. O eixo x representa o raio de regiões circulares e o eixo y representa a densidade relativa das regiões com esse raio, ou seja, quantas vezes mais densa em tocas que a expectativa neutra é a média das regiões circulares com um determinado raio. A linha contínua representa a densidade relativa de tocas grandes e a linha tracejada representa a densidade relativa de tocas pequenas. A área cinza é o intervalo de confiança do padrão observado para tocas grandes. A área hachurada é o intervalo de confiança do padrão observado para tocas pequenas. Quando as linhas estão acima ou abaixo das regiões cinza e hachurada, há agregação (se acima) ou desagregação (se abaixo). Em (a) os círculos estão centrados em tocas grandes e em (b) os círculos estão centrados em tocas pequenas: (a1) é uma aproximação de (a) e (b1) é uma aproximação de (b). Em (a2) e (b2), a linha vertical contínua mostra um raio no qual a agregação de semelhantes e desagregação de diferentes, e a linha vertical tracejada mostra um raio a partir do qual também há agregação de diferentes.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo indicam que, em escalas espaciais menores, indivíduos grandes e pequenos de *Uca* sp. estão sobredispersos. Isso é esperado e reflete a natureza territorial dos machos de *Uca*, pois a escala da sobredispersão é compatível com os diâmetros típicos dos territórios, que é de 10 cm (Menezes, 2007). Essa sobredispersão não é observada ao redor de machos pequenos e

com relação a machos pequenos. Isso pode ser por que o tamanho de seus territórios é menor que a menor escala observada. A agregação observada em escalas espaciais maiores pode então ser interpretada como a coalescência de territórios que coletivamente formariam as arenas de exibição. Isso é consistente com a idéia de que os comportamentos de atração de fêmeas são amplificados e

se tornam mais efetivos quando há mais machos executando-os (Milner *et al.*, 2012). A composição dessas arenas, no entanto, não é uniforme. Territórios de machos pequenos estão cercados de outros machos pequenos e territórios de machos grandes estão cercados por machos grandes. Há pelo menos três explicações possíveis para esse fenômeno.

A primeira explicação recorre à possibilidade de heterogeneidade ambiental. Como crustáceos apresentam crescimento indeterminado, ou seja, continuam realizando mudas e crescendo ao longo da vida adulta, é possível que machos pequenos sejam mais novos que machos grandes (Ruppert & Barnes, 1994). Indivíduos com diferentes idades comumente têm preferências distintas e, para *Uca*, já foi demonstrado que juvenis fazem suas tocas preferencialmente em solos mais úmidos e regiões mais próximas de adensamentos de vegetação (Menezes, 2007). Como no substrato pode haver manchas com propriedades favoráveis para diferentes classes de idades, esse poderia ser um fator responsável pelo padrão de agregação espacial de semelhantes encontrado. Para controlar essa possibilidade, acompanhei a subida e a descida da maré, já que ela é responsável pela manutenção da umidade do solo (supostamente preferida por juvenis) e também pelo tempo potencial de exibição para fêmeas (supostamente preferido por indivíduos maiores) (Menezes, 2007). Embora em regiões que tenham ficado submersas por mais tempo haja menor abundância de indivíduos, não detectei nenhum viés de proporção entre indivíduos grandes e pequenos em regiões diferencialmente alagadas. Assim, se a segregação observada depende de algum fator abiótico, ele deve ser independente das marés.

Pela segunda explicação, as interações entre os caranguejos podem ser responsáveis pelo padrão espacial encontrado e, de acordo com as hipóteses delineadas (Figura 1), agregados de caranguejos grandes deveriam ser regidos por atração mútua entre eles. As batalhas entre *Uca* de quelas de tamanhos semelhantes tendem a se estender por mais tempo (Sartor *et al.*, 2013), mas são interrompidas na presença de fêmeas de modo que os machos iniciam os movimentos de abano típicos do cortejo (Gonçalves *et al.*, 2008). Assim, se considerarmos que durante um combate um macho ainda está atento à possibilidade de cortejo e que apenas ao final do combate o macho perdedor seja temporariamente incapacitado de cortejar a fêmea, é esperado que a redução de tempo disponível para exibição para fêmeas seja muito menor quando há embates entre caranguejos de tamanhos semelhantes e, portanto, que a proximidade entre eles seja

menos custosa. A atração entre machos grandes faz sentido não só do ponto de vista de redução de custos da proximidade, lógica aplicável a qualquer agregado de semelhantes, como também do ponto de vista do benefício obtido. Cercar-se de machos maiores e que abanam com maior frequência garante um aumento na disponibilidade de fêmeas (Milner *et al.*, 2012).

A terceira explicação envolve recorrer às fêmeas. Se, ao invés de se disporem ao acaso no ambiente, elas fizerem tocas preferencialmente próximas a machos de alta qualidade, o padrão em anel pode emergir. Estudos indicam que fêmeas devem fazer suas tocas preferencialmente em regiões distintas dos machos e que, portanto, não devem ser muito atraídas por machos grandes (Menezes, 2007). Ainda assim, não é possível descartar completamente essa possibilidade e estudos futuros deveriam distinguir tocas de machos e fêmeas.

Para interpretar as possíveis relações de atração envolvendo machos pequenos é conveniente desenvolver mais o modelo teórico que rege custos e benefícios da proximidade. Podemos expressar o custo da proximidade como a redução do tempo disponível para a corte multiplicado pelo número de fêmeas a que o indivíduo teria acesso se isolado (Figura 3, linha contínua). Essa é uma forma de estimar cópulas perdidas. Nesse paradigma, o custo deverá ser diretamente proporcional à frequência de combates, que, por simplicidade, tomei como homogênea, e inversamente proporcional à duração dos combates: quem perde rápido e frequentemente deve perder muitas oportunidades de copular. Como a duração dos combates escala exponencialmente com a simetria das quelas dos combatentes (Sartor *et al.*, 2013), o custo de se aproximar de um macho maior deve inicialmente aumentar exponencialmente e depois ser limitado pela frequência dos combates. Já o benefício da proximidade pode ser modelado como a razão entre o número de fêmeas atraídas pelo indivíduo quando próximo de outro e o número de fêmeas atraídas pelo indivíduo isolado (Figura 3, linha tracejada). A forma dessas curvas de custo e benefício faz com que haja, para um dado tamanho de indivíduo, um intervalo de tamanhos maiores que o dele dos quais a proximidade traria benefício líquido. A partir desse ponto, a proximidade seria custosa.

Tendo esse modelo em vista, a densidade de indivíduos pequenos que foram detectados formando um anel ao redor dos aglomerados de indivíduos grandes pode ser interpretada de duas maneiras. Como o corte entre indivíduos grandes e pequenos foi arbitrário, é possível um cenário em que o anel de indivíduos pequenos ao redor do aglomerado

de grandes seja composto de caranguejos apenas um pouco menores que os da borda do aglomerado.

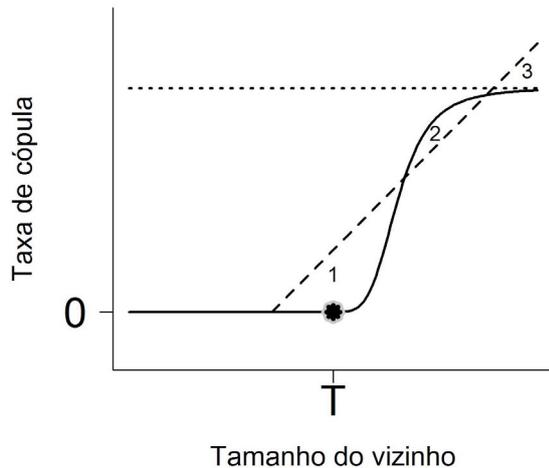


Figura 3. Para um caranguejo de tamanho T , a linha contínua representa a redução da taxa de cópula causada por perda de combates para vizinhos em função do tamanho dos vizinhos. Ela se aproxima assintoticamente da linha pontilhada que representa a frequência de combates dividida pelo tempo de latência após uma derrota. A linha tracejada é o aumento na taxa de cópula causado pela atração adicional de fêmeas pelos vizinhos. A região 1 representa o espectro onde há benefício líquido com vizinhos semelhantes. A região 2 uma região de tamanhos de vizinhos que causam redução no número de cópulas e a região 3 uma segunda região vantajosa, a qual pode representar outra estratégia de acasalamento.

Nesse cenário, a distribuição de tamanhos dos machos dentro do aglomerado deveria ser decrescente a partir do centro, com cada indivíduo interagindo com outros que estão dentro do seu espectro de benefício líquido e com os maiores indivíduos em posição central, gozando dos maiores benefícios (Figura 3, região 1). Alternativamente, os indivíduos do anel de machos pequenos poderiam ser muito menores que os indivíduos do aglomerado central. As curvas de custo e benefício prevêem a possibilidade de uma segunda região de benefício líquido quando se está próximo de machos muito maiores (Figura 3, região 3). Essa segunda região pode ser interpretada como sendo fruto de interações em que um macho muito menor que os outros perde instantaneamente todos os combates, de modo que o tempo subtraído do total disponível para a corte é proporcional à frequência de combates, independentemente do tamanho do oponente. Quando o número de fêmeas que um pequeno macho nessas circunstâncias poderia acessar se isolado se aproxima de zero, o benefício líquido das aproximações cresce com o tamanho do macho de quem ele se aproxima. A possibilidade de um anel de machos muito menores ao redor do aglomerado é particularmente interessante por que se trataria de um caso de estratégia alternativa de cópula que poderia estar fundamentado na estrutura etária

da população. As análises realizadas não permitem distinguir entre os cenários de anel de semelhantes ou anel de diferentes, mas ambas as interpretações sustentam que o padrão de distribuição espacial dos organismos observado é resultado de atração entre classes diferentes de machos.

Embora os padrões analisados possam ser explicados por mecanismos com detalhes diferentes, há indícios de que os machos de chama-maré sejam capazes de modular seu sucesso reprodutivo por meio de sua localização relativa aos outros de sua espécie. Os resultados obtidos são anti-intuitivos quando analisados à luz do modelo de avaliação sequencial. A disposição espacial de machos semelhantes maximiza o número combates que duram mais e são energeticamente mais custosos. Esse paradoxo do desperdício pode ser dissipado quando os custos reprodutivos são incorporados à compreensão do problema. Meu modelo teórico é uma tentativa inicial de realizar essa incorporação. Ele parece dar conta de pelo menos parte dos processos que organizam a estruturação espacial dessa população, mas deve ser desenvolvida uma abordagem mais completa que integre os dois lados dessa moeda, o custo energético dos combates e o custo em oportunidades de cópula.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos os que me deram a oportunidade de encampar um projeto pouco ortodoxo. Glauco, muito obrigado por ajudar a estruturar um pouquinho melhor bagunça na minha cabeça. Paulo e Adriana, muito obrigado por me fornecerem uma luz para olhar para meus dados. Ayana, muito obrigado por sempre me lembrar que existe chão e que meu trabalho deveria se referir ao mundo real. Natcho, Juarez e Soly, muito obrigado por me ajudarem a montar minha parcela de barbante que teimava em enrolar. Pessoas todas que por aqui estiveram, muitomuitomuito obrigado mesmomesmo por todos os abraços que impediram que minha loucura tomasse um mau caminho.

REFERÊNCIAS

- Backwell, P.R.Y. & N.I. Passamore. 1996. Time constraints and multiples choice criteria in the sampling behavior and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavior Ecology Sociobiology*, 38: 407-416.
- Begon, M. 1981. *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific, London.
- Borges, A.; G. Paise; M.R. Gorenstein; S.M. Nas-

- cimento & V. Vettorazzo. 2007. Relação entre o tamanho das quelas e o diâmetro das tocas do chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Brachyura). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Borges, A.; C. Menezes; L.P. Pinto & V. Vettorazzo. 2007. Seleção sexual no tamanho da quela do chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Brachyura). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Crane, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus Uca*. Princeton University Press, New Jersey.
- Gonçalves, A.C.; C.Y. Mandai; D.P. Silva, & N. Guerrin. 2008. Bater ou correr: O dilema da avaliação em comates entre machos do caranguejo *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Guerrin, N.; A.Z. Gonçalves; D.P. Silva; E.R. Nascimento. & P.R. Ilha. 2008. Estratégia de luta do caranguejo chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1966. *Introduction to animal ecology*. Blackwell Scientific, London.
- Larcher, W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Pedagógica e Universitária Ltda. São Paulo.
- Milner, R.N.C.; M.D. Jennions & P.R.Y. Backwell. 2012. Keeping up with appearances: male fiddler crabs wave faster in a crowd. *Biology Letters*, 8:176-178.
- Mariscal, A.; G. Corte; J. Stuart & R. Rocha. 2008. Arenas de exibição em *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda) Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Menezes C. 2007. O substrato influencia a distribuição espacial de tocas de caranguejos chama-maré *Uca* sp. (Decapoda, Ocypodidae) Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Okubo, A. & S. Levin. 2001. *Diffusion and ecological problems*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rodrigues, A.P.; C. Barbosa-Oliveira; J. Stuart; & R.A. Rocha. 2008. O caranguejo *Uca* (Crustacea: Decapoda): Chama-maré ou chama-mulher? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes. 1994. *Invertebrate zoology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Vettorazzo, V. 2007. A intensidade de sinalização sexual e o tamanho de machos do chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Brachyura). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.