



Brigue com alguém do seu tamanho: o papel da quela em confrontos entre machos de *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda)

Daniel Sartor, Fernando Rossine, Nathália Helena Azevedo & Rosannette

Quesada Hidalgo

RESUMO: Um dos modelos para explicar os fatores que determinam a duração de confrontos é a avaliação sequencial, que prevê que quanto mais parecidos forem os combatentes, mais longo será o confronto. Machos do caranguejo *Uca* brigam pela posse de territórios e pelo acesso às fêmeas em áreas de manguezal. Neste estudo, testamos a hipótese de que a avaliação sequencial rege a duração dos confrontos entre machos de *Uca* sp., correlacionando a duração dos confrontos com a diferença de tamanho das quelas dos machos combatentes. Encontramos que quanto mais similar o comprimento das quelas, maior a duração dos confrontos. Para machos com quelas muito diferentes, deve ser fácil e rápido avaliar a capacidade de luta do oponente. Quanto mais similares forem os machos, entretanto, maior deve ser a dificuldade em determinar o combatente superior e maior é a duração dos confrontos.

PALAVRAS-CHAVE: avaliação sequencial, guerra de atrito, seleção intrasexual, territorialidade, interações agonísticas

INTRODUÇÃO

Indivíduos de várias espécies de animais disputam recursos limitados, tais como alimentos, territórios ou parceiros reprodutivos (Begon, 1981). As disputas podem levar a confrontos diretos entre os indivíduos, que podem acarretar em custos, incluindo danos físicos (Krebs & Davies, 1966). Em espécies nas quais os indivíduos não se encostam durante o confronto, o risco de dano físico é baixo (Krebs & Davies, 1966). Por outro lado, há formas de confronto que frequentemente acabam com a morte ou extenso dano físico a um dos indivíduos competidores (Krebs & Davies, 1966).

Existem vários modelos teóricos para explicar os fatores que determinam a duração e o resultado dos confrontos. Um dos modelos é o da guerra de atritos, que supõe que o confronto dura até que a capacidade de briga do competidor mais fraco seja exaurida (Junior & Peixoto, 2013). Esse tipo de comportamento deve ser favorecido quando parceiros reprodutivos são escassos e o risco de injúria física durante os confrontos é relativamente baixo (Krebs & Davies, 1966). Outro modelo é o de avaliação sequencial, segundo o qual os competidores estimam suas capacidades de briga ao longo do confronto. O embate termina quando um dos competidores tem informação suficiente para se considerar inferior (Junior & Peixoto, 2013). Os sinais trocados durante a avaliação sequencial devem ser indicadores honestos da capacidade de briga dos competidores e espera-se que, no início do confronto, os sinais sejam pouco custosos, mas

que escalem para sinais mais dispendiosos e com maior risco de injúria conforme o confronto prossegue. Quanto mais parecidos forem os competidores, mais difícil será julgar a inferioridade de um competidor e, portanto, por mais tempo o confronto escalará (Krebs & Davies, 1966).

Caranguejos chama-maré do gênero *Uca* (Crustacea: Decapoda) têm sua razão sexual adulta enviesada para machos, que competem por territórios e também por fêmeas (Milner *et al.*, 2012). Machos de chama-maré defendem territórios por meio de confrontos que se iniciam com os indivíduos exibindo suas quelas hipertrofiadas em movimentos repetitivos de abano. Em alguns casos, os confrontos podem se encerrar na fase de abano com a desistência de algum dos machos, mas em outros casos, podem se intensificar (Rodrigues *et al.*, 2008). Na fase seguinte do confronto, os machos trocam empurrões e, caso nenhum macho desista, inicia-se uma última fase do confronto em que os machos se pinçam pelas quelas hipertrofiadas. Se a fase de pinçamento se prolonga, a quela hipertrofiada de um dos machos pode ser arrancada (Gonçalves *et al.*, 2008). Para um macho, a perda da quela representa não só um custo energético, mas também a perda da possibilidade de copular, já que a quela é usada durante o cortejo (Vettorazzo, 2007).

Neste estudo, investigamos o que determina a duração dos confrontos entre os machos de *Uca*. Como esses caranguejos são visualmente orienta-

dos (Ruppert, 1994), é possível que o tamanho da quela sirva como um sinal honesto da capacidade de briga de cada indivíduo. Além disso, as fêmeas são abundantes e o custo potencial de um confronto prolongado é alto (Gonçalves *et al.*, 2008). Hipotezamos, portanto, que o que rege os confrontos em *Uca* sp. é uma avaliação seqüencial e que um dos machos desiste quando constata sua inferioridade. A previsão é que quanto menor for a diferença entre o tamanho da quela dos combatentes, mais escalará a avaliação seqüencial e mais durará o confronto.

MATERIAL & MÉTODOS

Observações comportamentais

O 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. Entre 11 e 13 h, foram posicionadas câmeras de vídeo a 1,5 m acima do substrato, enquadrando áreas com grande densidade do caranguejo *Uca* sp. Cada vídeo teve duração de 5 min e, ao longo das duas horas de coleta de dados, evitou-se a repetição das mesmas áreas de filmagem.

Em laboratório, os vídeos foram analisados, procurando-se confrontos entre machos. Considerou-se como início do confronto o primeiro toque entre indivíduos e como final, a fuga de um dos machos ou a entrada de um deles em uma toca. Cada um dos confrontos foi cronometrado e, em seguida, um quadro de cada confronto foi congelado como imagem para medir, em pixels, o comprimento das

quelas hipertrofiadas dos machos no programa *Ink Scape*. O comprimento da quela foi considerado como a distância entre a ponta distal do dedo fixo da quela até sua articulação com o carpo. Como o interesse era avaliar a diferença de tamanho relativo das quelas entre os machos em confronto, não foi necessário utilizar uma escala para medir o tamanho real. Posteriormente, foi determinada a razão entre a quela menor e a maior dos machos em confronto.

Análise estatística

Foi feita uma regressão linear simples entre a duração do confronto (variável resposta) e a razão entre quelas (variável preditora). Os dados de duração das brigas foram transformados para escala logarítmica para atender às premissas da análise de regressão. Nossa previsão era que a duração do confronto aumentaria com a razão entre quelas. O ângulo da inclinação da reta da regressão foi adotado como estatística de interesse. O cenário nulo de ausência de relação entre as duas variáveis foi simulado 5.000 vezes embaralhando ao acaso os dados de duração de brigas e calculando-se a inclinação da reta em cada simulação. O número de vezes que valores gerados pelo cenário nulo foram maiores ou iguais ao valor observado da estatística de interesse foi dividido pelo número total de aleatorizações a fim de estimar a probabilidade do resultado obtido ter sido gerado pelo acaso.

RESULTADOS

Dos 28 confrontos analisados, 75% tiveram uma duração igual ou inferior a 20 s (Figura 1), com

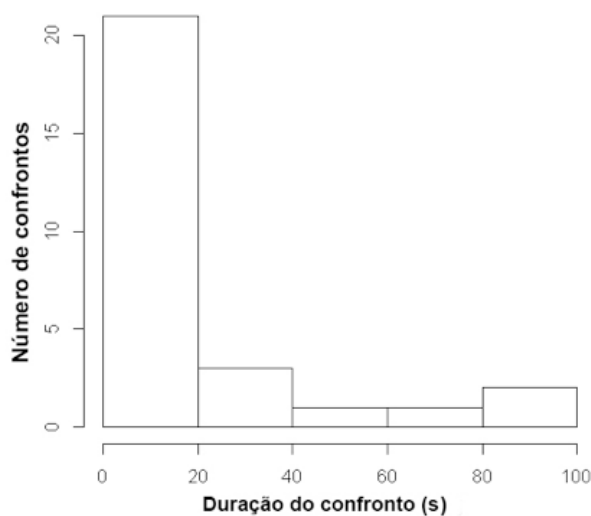


Figura 1. Distribuição da duração dos confrontos entre machos de *Uca* sp. em uma área de substrato lodoso às margens do rio Una, Barra do Una, São Paulo.

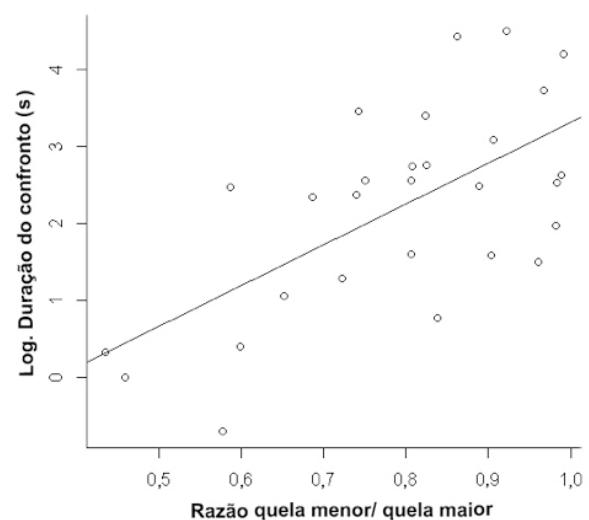


Figura 2. Relação entre a razão do tamanho das quelas de machos de *Uca* sp. em confronto e o logaritmo da duração do confrontos observados em uma área de substrato lodoso às margens do rio Una, Barra do Una, São Paulo.

uma média (\pm DP) de $18,9 \pm 24,0$ s. Em 50% dos confrontos observados, a razão entre quelas estava dentro do intervalo de 0,722 a 0,906. O menor valor da razão entre quelas observado foi de 0,435 e o maior de 0,991, sendo a mediana 0,815. Encontrou-se uma relação positiva entre a razão entre as quelas e a duração dos confrontos entre os machos de *Uca* sp. (inclinação = 5,312; $p = 0,003$; $R^2 = 0,40$; Figura 2).

DISCUSSÃO

A relação positiva encontrada entre a razão das quelas dos machos confrontantes e a duração dos confrontos entre eles corrobora a hipótese de que ocorra avaliação seqüencial em *Uca* sp. (Figura 2). A maior duração de confrontos entre machos de tamanho de quela parecidos é consistente com uma maior dificuldade em determinar o competidor superior. Quando a avaliação seqüencial escala, tempo e energia são gastos e o risco de injúrias aumenta, de modo que é vantajoso para um indivíduo avaliar com precisão e rapidez a força de seu adversário. A maior parte dos confrontos observados foi uma ordem de grandeza mais curta que os confrontos mais longos (Figura 1). É pouco provável que confrontos tão curtos estejam levando os indivíduos confrontantes à exaustão. Portanto, é provável que esses confrontos curtos sejam indicativos da eficiência dos caranguejos em estimar suas habilidades de combate relativas às de seus oponentes.

Um estudo prévio com *Uca* sp. refutou que a duração dos confrontos é determinada por uma avaliação seqüencial (Guerrin *et al.*, 2008). Os autores, porém, usaram a largura da carapaça como variável operacional de tamanho. Sabe-se que a relação entre largura da carapaça e comprimento da quela é hiperalométrica (Taminato *et al.*, 2009), o que indica que pequenas variações no tamanho corporal levam a grandes variações no tamanho da quela. Logo, o tamanho da arma deve ser mais importante do que o tamanho corporal para definir o resultado dos confrontos em *Uca*. Portanto, é plausível que a avaliação seqüencial ocorra no sistema de estudo de Guerrin *et al.* (2008), mas tenha sido mascarada pela escolha de uma variável operacional (i.e. largura da carapaça) pouco correlacionada com a habilidade de briga dos machos. De fato, para outras espécies de *Uca*, o tamanho relativo da quela é o melhor preditor de qual indivíduo vencerá um confronto (Crane, 1975).

Ao contrário de insetos e muitos aracnídeos, crustáceos são animais de crescimento indeterminado (Barnes, 1994), isto é, os indivíduos continuam

realizando mudas e crescendo mesmo quando adultos. Para um jovem de *Uca*, evitar um confronto perigoso com um macho mais desenvolvido pode ser uma habilidade valiosa. Se fugir, ele terá a oportunidade de crescer e tentar mais uma vez obter um bom território. Sendo visualmente orientados, os indivíduos podem também estimar sua possibilidade de derrota antes de sofrer danos físicos e desistir de confrontos infrutíferos (Ruppert, 1994). Em outros clados de artrópodes com crescimento determinado, pode haver apenas uma ou poucas oportunidades de cópula. Insetos holometábolos, uma vez maduros, não crescem, de modo que sua capacidade de combate não deve variar ao longo da vida adulta. Portanto, a avaliação seqüencial deve ser mais comum em animais com crescimento indeterminado do que em animais com crescimento determinado.

AGRADECIMENTOS

Aos orientadores Sara e Edu, ao Glauco pelas sugestões e pelo cuidado, a todos que nos ajudaram a coletar os dados, José Eduardo, Cinthia Brasileiro, Renata (Rena) e Thiago Mitonori (Po), e todos que nos ofereceram “um colo” durante este projeto!

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*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38:407-416.
- Begon, M. 1981. *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific, London.
- 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.
- Junior, R.S.L. & P.E.C. Peixoto. 2013. Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Animal Behaviour*, no prelo.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1966. *Introduction to animal ecology*. Blackwell Scientific, London.
- 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.
- 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.
- Taminato, R.; F.M.D. Marquitti; P. Martin & A. Aguiar. 2009. Alometria das quelas em machos e fêmeas caranguejo 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.
- Vettorazzo, V. 2007. A intensidade de sinalização sexual e o tamanho de machos do chama-maré *Uca* sp. (Crustácea: 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.

Orientação: Eduardo Santos