



Diga-me com quem lutas e te direi se demoras mais: relação entre duração de confrontos de machos de *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda) e lado da hiperquela no corpo

Amanda Prado, Carolina Caiado Gomes, Felipe Librán & Felipe Oricchio

RESUMO: Machos do caranguejo chama-maré de *Uca* sp. possuem uma quela hipertrofiada (hiperquela) que é utilizada em confrontos físicos por fêmeas e territórios. A hiperquela pode ficar do lado direito ou esquerdo do corpo do indivíduo. Nosso objetivo foi avaliar se a duração das lutas entre machos com hiperquelas em lados opostos do corpo (opostos) é maior do que lutas entre machos com hiperquelas no mesmo lado do corpo (coincidentes). Analisamos vídeos de confrontos de coincidentes e opostos, medimos a duração das lutas e a razão entre o tamanho das hiperquelas dos combatentes. Não encontramos diferença na duração de lutas entre opostos e coincidentes. Concluímos que o tempo de duração de cada etapa do confronto deve variar em lutas de coincidentes e opostos, porém a soma das etapas resulta em um tempo de luta total semelhante para os dois tipos de confronto.

PALAVRAS-CHAVE: acesso sequencial de informação, competição por interferência, quela hipertrofiada, seleção intrasexual, territorialidade

INTRODUÇÃO

A competição por interferência ocorre quando indivíduos interagem para disputar o acesso ao recurso, podendo entrar em confrontos físicos (Begon *et al.*, 2006). Esses confrontos podem gerar custos altos aos indivíduos, principalmente devido ao gasto energético e possíveis danos físicos (Krebs & Davies, 1996). Dessa forma, é importante que os indivíduos tenham meios de avaliar a qualidade de seus oponentes, a fim de evitar gastos energéticos e danos físicos desnecessários (Krebs & Davies, 1996). Um modelo para explicar como os competidores extraem informações a respeito de seus oponentes é o de acesso sequencial de informações (ASI) (Taylor & Elwood, 2003). Segundo esse modelo teórico, os competidores acumulam informações sobre os oponentes a fim de decidir se é viável começar uma luta e até quando é vantajoso permanecer lutando. Dessa forma, quanto mais semelhantes forem os oponentes, mais informações serão necessárias para a tomada de decisão e, consequentemente, maior será o tempo de confronto (Taylor & Elwood, 2003).

Em um estudo recente, Sartor *et al.* (2013) testaram a hipótese de que o ASI é o processo que rege a duração dos confrontos no caranguejo chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda). Essa espécie apresenta pronunciado dimorfismo sexual, pois apenas os machos possuem uma das quelas hipertrofiada (hiperquela), usada tanto na disputa por territórios como para cortejar fêmeas (Taminato *et al.*, 2009; Pope, 2000). A hiperquela é um armamento impor-

tante para a resolução dos confrontos e, conforme seria esperado pelo modelo de ASI, há uma relação entre a duração dos confrontos e a diferença de tamanho das hiperquelas. Indivíduos que possuem hiperquelas de tamanhos mais parecidos travam lutas mais demoradas do que indivíduos que possuem hiperquelas de tamanhos mais diferentes (Sartor *et al.*, 2013). Vale destacar, entretanto, que entre indivíduos que possuem tamanhos de hiperquela parecidos, há uma grande variação na duração dos confrontos (Sartor *et al.*, 2013).

Nas populações de *Uca* sp., há machos com quelas hipertrofiadas tanto do lado direito (destros) quanto do lado esquerdo do corpo (canhotos). Em lutas de machos com a hiperquela posicionada do mesmo lado do corpo (destros x destros ou canhotos x canhotos), os indivíduos tendem a ficar de frente um para o outro durante o confronto (Figura 1a). Esse pareamento possibilitaria tanto uma melhor visualização do adversário quanto um contato mais prolongado entre as hiperquelas, proporcionando uma melhor avaliação de força entre os adversários (ver descrição dos confrontos no tópico “Organismo modelo” abaixo). Entretanto, em lutas de machos com a hiperquela posicionada em lados opostos do corpo (destros x canhotos), os indivíduos tendem a ficar dispostos lateralmente (Figura 1b). Esse tipo de pareamento prejudicaria a visualização do oponente e reduziria o tempo de contato entre as hiperquelas, prejudicando a avaliação da força entre os adversários. Portanto, o tipo de pareamento

entre os machos combatentes deve influenciar o tempo de contato visual, o tempo de contato físico entre as hiperquelas e, consequentemente, a duração total dos confrontos.

Nosso objetivo neste estudo foi testar a hipótese que a grande variação na duração dos confrontos de machos com hiperquelas de tamanhos similares se deve ao tipo de pareamento. Nossa predição é que a duração das lutas de machos com hiperquelas do mesmo lado do corpo será menor do que a duração das lutas de machos com hiperquelas em lados opostos do corpo.

MATERIAL & MÉTODOS

Organismo modelo

Em um estudo comportamental detalhado, os confrontos entre machos de *Uca* sp. foram divididos em três fases (Gonçalves *et al.*, 2008). Na fase 1, os machos abanam a hiperquela para o oponente, trocando informações visuais sobre seus respectivos tamanhos. Quando as hiperquelas diferem muito em tamanho, o indivíduo que possui a hiperquela menor tende a fugir. Quando as hiperquelas não diferem muito em tamanho, os machos vão para a fase 2, na qual avançam sobre o adversário, emparelham as hiperquelas e se empurram. Com isso, os machos obtêm informações adicionais sobre

o tamanho da hiperquela e a força do adversário. Caso essa etapa ainda não seja suficiente para que um dos indivíduos desista do confronto, os machos iniciam a fase 3, entrelaçando suas pinças e apertando-as uma contra a outra, obtendo informações adicionais sobre a força do adversário.

Durante a fase 1 do confronto, a principal indicação da qualidade do adversário deve ser o tamanho da sua hiperquela e, portanto, é provável que não faça diferença para um macho se o seu adversário possui a hiperquela do mesmo lado do corpo que sua hiperquela ou do lado oposto. Durante as fases 2 e 3, entretanto, há contato físico entre os machos combatentes e a força do adversário deve ser a principal indicação da sua qualidade. Nas lutas entre dois machos destros ou dois machos canhotos, o encaixe entre as hiperquelas proporciona uma posição mais estável para os oponentes, o que poderia proporcionar informações mais precisas sobre a qualidade do adversário, o que reduziria a duração dos confrontos. Quando o confronto se dá entre um macho destro e um canhoto, o emparelhamento das hiperquelas e principalmente o pinçamento das quelas é mais difícil, o que prejudicaria a avaliação recíproca dos combatentes e poderia aumentar a duração dos confrontos. Sendo assim, é provável que ocorra um alongamento das fases 2 e 3 nos confrontos entre machos destros e canhotos.



Figura 1. Machos de *Uca* sp. com hiperquelas (a) do mesmo lado do corpo (coincidentes) e (b) de lados distintos do corpo (opostos).

Área de estudo e coleta de dados

Coletamos os dados em uma área de substrato lodoso às margens do rio Una, situado na Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una, no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. Delimitamos uma área de 15 x 5 m e filmamos confrontos entre machos de *Uca* sp. com a lente da câmera posicionada paralelamente ao solo. Além dos vídeos que produzimos, utilizamos vídeos produzidos por Sartor *et al.* (2013), que utilizaram o mesmo método de filmagem. Observamos todos os

vídeos, inclusive os obtidos por Sartor *et al.* (2013), e identificamos todos os confrontos. Consideramos o início de uma luta quando ocorria o primeiro contato físico entre as hiperquelas dos caranguejos e o término, quando um deles deixava o território da luta e/ou voltava à sua toca. Cronometramos a duração dos confrontos e os classificamos em duas categorias: (a) “coincidentes”, que foram aqueles em que os machos combatentes tinham hiperquelas do mesmo lado do corpo, isto é, destro x destro ou canhoto x canhoto (Figura 1a); (b) “opostos”, que foram aqueles em que os machos combatentes

tinham hiperquelas de lados do corpo diferentes, isto é, destro x canhoto (Figura 1b). Por meio de imagens obtidas dos vídeos, medimos para cada macho combatente, o comprimento (em pixels) da sua hiperquela, tomado como a distância entre a porção mais distal até a base do dedo fixo da hiperquela. Com essa medida, calculamos a razão entre o tamanho das hiperquelas dos dois machos combatentes.

Análise estatística

Fizemos duas regressões lineares simples, sendo uma da duração do confronto em função da razão entre as quelas de combatentes opostos e outra da duração do confronto em função da razão entre as quelas de combatentes coincidentes. Transformamos as durações de confrontos para uma escala logarítmica para atender à premissa de normalidade da variável resposta de uma regressão linear. Nossa estatística de interesse foi a diferença entre os coeficientes angulares das regressões. Criamos um cenário nulo a partir de 10.000 aleatorizações das durações dos confrontos. Quantificamos o número de vezes que valores gerados pelas aleatorizações foram maiores ou iguais ao valor observado da estatística de interesse e o dividimos pelo número total de aleatorizações, estimando a probabilidade do resultado observado ter sido gerado ao acaso.

RESULTADOS

Observamos 33 confrontos, sendo 19 entre machos opostos e 14 entre machos coincidentes. Não encontramos diferença entre os coeficientes angulares das retas associadas a machos opostos e a machos coincidentes (machos opostos: $\alpha = 4,29$, $R^2 = 0,13$; machos coincidentes: $\alpha = 3,39$, $R^2 = 0,20$; $p = 0,608$; Figura 2).

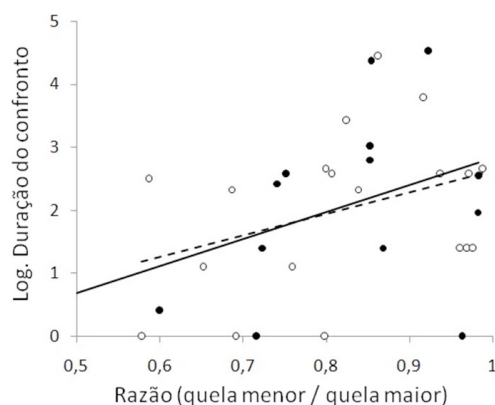


Figura 2. Logaritmo natural da duração do confronto de machos de *Uca* sp. em função da razão do tamanho entre as hiperquelas de combatentes opostos, indicados pelos círculos vazios, e combatentes coincidentes, indicados pelos círculos preenchidos.

DISCUSSÃO

Prevíamos que lutas entre machos opostos durariam mais tempo do que lutas entre machos coincidentes. Entretanto, nossa hipótese não foi corroborada, pois não observamos diferença entre a duração de lutas de machos opostos e a duração de lutas de machos coincidentes. Dessa forma, a grande variação na duração das lutas entre machos com quelas de tamanho semelhantes encontrada por Sartor *et al.* (2013) permanece sem explicação.

Nos confrontos entre machos destros e canhotos, seria esperado um alongamento da duração das lutas. Esse padrão poderia ser resultante de uma menor oportunidade para cada macho avaliar adequadamente seu adversário durante a fase 2, o que poderia precipitar a fase 3, que seria então mais demorada. Em lutas entre machos coincidentes, por outro lado, seria esperado um prolongamento da fase 2, propiciando a coleta de muitas informações a respeito da qualidade do oponente nessa fase. Com isso, a fase 3 poderia ter menor duração, já que a maior parte das informações da qualidade do oponente já foram coletadas durante a fase 2. Dessa forma, a proporção de tempo de duração das fases 2 e 3 em relação à duração total dos confrontos entre machos opostos e machos coincidentes pode ser diferente. Entretanto, a soma dessas proporções deve gerar uma duração total de luta semelhante para machos opostos e coincidentes, explicando a não diferença que encontramos entre lutas de machos opostos e machos coincidentes. Um estudo em que as fases 2 e 3 dos confrontos entre machos fossem cronometradas separadamente poderia ser interessante para investigar se, de fato, a diferença na mecânica das lutas de machos opostos e coincidentes provoca diferenças na duração das fases dos confrontos.

Considerando que a duração total de lutas entre machos opostos e coincidentes de comprimentos de hiperquela semelhantes não difere, outras características dos indivíduos devem explicar a variação de duração de lutas entre machos de hiperquelas de comprimento semelhante encontrada por Sartor *et al.* (2013). Uma possibilidade é que mesmo hiperquelas de comprimentos parecidos podem variar em espessura. Se uma maior espessura de hiperquela confere maior força aos indivíduos em virtude de uma maior quantidade de fibras musculares, poderíamos esperar que lutas entre machos de comprimento de hiperquelas semelhante e espessura de hiperquelas diferente durariam menos tempo do que lutas de machos de comprimento de hiperquelas semelhante e espessura de hiperquelas semelhante. No primeiro caso, a diferença de

força individual seria evidente mais rapidamente e o indivíduo com menos força desistiria mais precocemente da luta. No segundo caso, as forças individuais ainda seriam compatíveis, e, portanto, mais características precisariam ser avaliadas para que um dos machos avaliasse que é de menor qualidade do que seu oponente e desistisse da luta.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Renato Chaves pela orientação, ajuda nas filmagens, análise dos vídeos, processamento de dados e pelas discussões, ao Glaucio Machado pela ajuda na filmagem, análise dos vídeos e sugestões para melhoria do manuscrito, à Sara Mortara pela ajuda na análise dos vídeos, ao grupo “A quela equipe” pelos vídeos cedidos e aos colegas e professores pelas discussões e sugestões para melhorias no trabalho.

REFERÊNCIAS

- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Liverpool.
- Gonçalves, A.Z.; C.Y. Mandai; D.P. Silva & N. Guerin. 2008. Bater ou correr: o dilema em combates 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.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. *Introdução à ecologia comportamental*. Atheneu, São Paulo.
- Pope, D.S. 2000. Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47:432-437.
- Rodrigues, P.A.P.; C. Barbosa-Oliveira; J. Stuart & R.A. Rocha. 2008. O caranguejo *Uca* sp. (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.
- Sartor, D.; F. Rossini; N.H. Azevedo & R.Q. Hidalgo. 2013. Brigue com alguém do seu tamanho: o papel da quela em confrontos de *Uca* sp. (Crustacea: Decapoda). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Taminato, R.; F.M.D. Marquiti; P. Martin & A. Aguiar. 2009. Alometria das quelas em machos e fêmeas do 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.
- Taylor P.W. & R.W. Elwood. 2003. The mismeasure of animal contests. *Animal Behaviour*, 65:1195-1202.

Orientação: Renato Chaves