



A complexidade estrutural do ambiente não influencia a distribuição de machos de caranguejos chama-maré

Camila Beraldo, Maria Gabriela Kiss, Lucas Teixeira & Vinícius Reis

RESUMO: Machos de muitas espécies possuem estratégias que atraem fêmeas e podem representar uma demanda conflitante entre reprodução e proteção contra predadores. Machos de caranguejos *Uca* sp. possuem quelas conspicuas que atraem tanto fêmeas quanto predadores. Procuramos entender como a complexidade estrutural do ambiente influencia a distribuição de machos em cenários alternativos com predominância de seleção natural ou sexual. Amostramos a área de abertura das tocas de *Uca* sp. como indicador da conspicuidade do macho em pares de parcelas com vegetação mais e menos densa. Comparamos a média das diferenças entre a quantidade de tocas em cada parcela de cada tipo de vegetação e observamos que a quantidade de machos mais conspicuos não diferiu. Assim, machos mais conspicuos devem utilizar estratégias diferentes para atrair fêmeas e se refugiar dos predadores em cada ambiente. Concluímos que demandas conflitantes entre reprodução e proteção contra predadores não podem ser explicadas apenas pela distribuição dos indivíduos.

PALAVRAS-CHAVE: complexidade ambiental, estratégia comportamental, ornamentação, predação, seleção sexual.

INTRODUÇÃO

O processo evolutivo responsável pela evolução de caracteres que aumentam o sucesso reprodutivo dos indivíduos é conhecido como seleção sexual (Hoquet & Hoquet, 2015). A seleção sexual intrasexual envolve a disputa entre indivíduos do mesmo sexo e a seleção intersexual envolve a escolha de parceiros sexuais, comumente associada à escolha de machos por fêmeas. Fêmeas de algumas espécies baseiam sua escolha na sinalização empregada por machos para chamar atenção (Davies *et al.*, 2012). Apesar da sinalização tornar machos mais visíveis para fêmeas, esse mecanismo pode deixar o macho mais visível também para potenciais predadores (McGregor & Dabelsteen, 1996). Por exemplo, a combinação das cores verde-água e laranja com preto é uma característica preferida por fêmeas de lagartos do gênero *Ctenophorus*. Contudo, machos que possuem coloração mais conspicua destacam-se em relação à coloração do ambiente e possuem maior risco de serem predados que os machos menos conspicuos (Stuart-Fox *et al.*, 2003). Desse modo, os machos podem ter que lidar com demandas conflitantes entre se reproduzir e se proteger (Mougeot & Bretagnolle, 2000).

Machos do caranguejo chama-maré (*Uca* sp.) possuem uma das quelas hipertrofiada, que é utilizada em combates ou para chamar a atenção das fêmeas (Christy, 2007). Assim, machos com quelas maiores têm mais chances de conquistar territórios e

atrair mais fêmeas. Por outro lado, quelas maiores também podem atrair a atenção de predadores visualmente orientados (Iribarne, 1999). Machos de *Uca* spp. constroem tocas no substrato e vivem agrupados em ambientes que variam quanto à cobertura da vegetação (Christy, 2007). Ao passo que uma vegetação mais densa dificulta a exposição dos machos aos predadores, a visualização para a escolha das fêmeas também é dificultada. Por outro lado, uma vegetação menos densa permite melhor exposição às fêmeas, porém aos predadores também. Por serem melhores competidores, os machos mais conspicuos podem escolher lugares ótimos para se reproduzir ou evitar predação, deslocando os machos menos conspicuos para regiões subótimas (Klaassen & Ens, 1993).

Neste trabalho, procuramos entender como a complexidade estrutural do ambiente influencia o padrão de distribuição de machos em uma espécie de caranguejo do gênero *Uca*. Se a pressão seletiva exercida pelas fêmeas na escolha dos machos for maior do que a pressão de predação, esperamos encontrar mais machos conspicuos em locais de baixa complexidade estrutural da vegetação, onde a eficiência de sinalização para as fêmeas é maior. Porém, se a pressão de predação for maior do que a pressão seletiva exercida pelas fêmeas na escolha dos machos, esperamos encontrar mais machos conspicuos em locais de maior complexidade estru-

tural da vegetação, onde os indivíduos estão menos expostos ao ataque de predadores.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos o estudo em uma área de manguezal localizada às margens do Rio Guaraú (24°22'1,42"S, 47°0'32,46"O), município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. Solos argilosos são predominantes na área e a vegetação é composta por plantas herbáceas e arbóreas, ocupando diferentes estratos. A disposição heterogênea da vegetação forma pequenas regiões que variam em complexidade estrutural.

Coleta de dados

A complexidade estrutural do ambiente foi determinada pela densidade de vegetação: áreas com vegetação mais densa foram consideradas mais complexas e áreas com vegetação menos densa foram consideradas menos complexas (Figura 1).

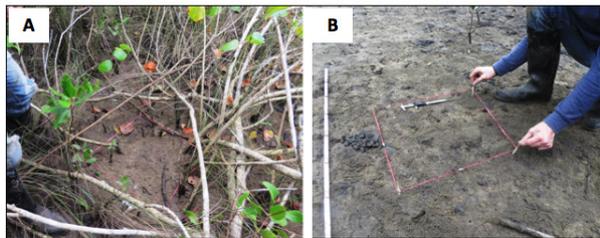


Figura 1. Regiões com diferentes densidades de vegetação na área de manguezal estudada. (A) Local com maior densidade vegetal. (B) Local com menor densidade vegetal.

Estabelecemos quatro transectos de 30 m perpendiculares ao rio Guaraú para selecionarmos as unidades amostrais (Figura 2). Como áreas de menor densidade vegetal eram mais raras ao longo dos transectos, para cada área pouco densa que encontramos, selecionamos um local mais denso correspondente disposto paralelamente ao rio. Estabelecemos uma parcela de 2,25 m² (1,5 x 1,5 m) em locais de menor e maior densidade vegetal, com uma distância aproximada de 1,5 m entre as parcelas. Dentro de cada parcela, selecionamos aleatoriamente uma parcela de 0,25 m² (50 x 50 cm) para amostrar as tocas dos indivíduos de *Uca* sp. (Figura 1). A distância mínima adotada entre cada par de unidades amostrais ao longo do transecto foi 2 m. No total, amostramos 56 parcelas, sendo 28 de local mais denso e 28 de local menos denso.

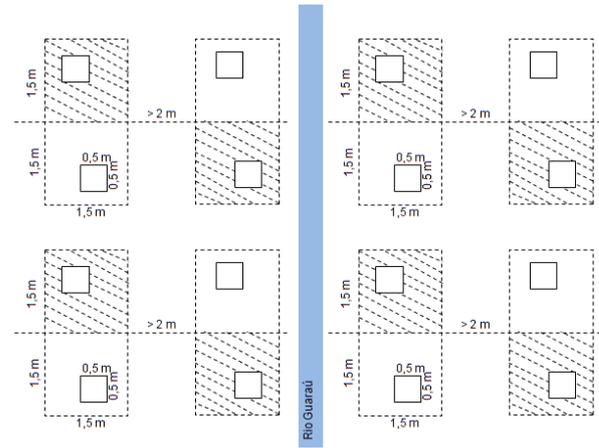


Figura 2. Representação esquemática do delineamento amostral realizado neste estudo. Os transectos tinham 30 m de comprimento e eram perpendiculares às margens do rio Guaraú, em Peruíbe, São Paulo. Áreas de 1,5 x 1,5 m representam os locais onde parcelas de 0,5 x 0,5 m foram aleatorizadas. Áreas hachuradas representam locais com maior densidade vegetal e as áreas em branco representam os locais menos densos. O esquema está fora de escala.

Segundo Borges *et al.* (2007), a área de entrada da toca de *Uca* sp. está correlacionada com o tamanho do construtor da toca. Como o tamanho do construtor da toca está correlacionado ao tamanho da quebra, utilizamos a área da entrada da toca para inferir a conspicuidade dos indivíduos de *Uca* sp.. Para isso, fotografamos cada parcela amostrada usando um paquímetro como escala de medida. No computador, usamos o programa *ImageJ*® para medir a área da abertura de cada toca dos indivíduos de *Uca* sp.. Cabe ressaltar que a região de estudo sofre forte influência da maré, o que implica na necessidade dos indivíduos restaurarem suas tocas diariamente, assegurando que apenas tocas de indivíduos vivos foram amostradas.

Análise de dados

Amostramos 3.324 tocas, sendo 1.542 distribuídas em parcelas de locais com menor densidade de vegetação e 1.782 em parcelas de locais com maior densidade vegetal. Dado que machos de *Uca* sp. são maiores que fêmeas e juvenis (Christy, 2007), após analisarmos a distribuição de tamanho de todas as tocas amostradas, selecionamos os 5% finais da distribuição a fim de assegurar que apenas os machos mais conspicuos fossem considerados nas análises. Calculamos a diferença do número de tocas entre cada par de parcelas com vegetação mais e menos densa. Calculamos a média das diferenças e realizamos um teste de permutação

par a par entre as parcelas, permutando os valores das parcelas 5.000 vezes para obter a probabilidade de encontrar valores iguais ou mais extremos do que a média pelo acaso. Pelo fato de se referir a duas hipóteses concorrentes, o teste foi bicaudal. Realizamos todas as análises no programa R versão 3.1.3 (R Core Team, 2015) usando o pacote *RSampling-shiny* (Prado *et al.*, 2016). Esperamos que, se a pressão exercida pelas fêmeas na escolha dos machos for maior do que a pressão de predação, encontraremos mais tocas maiores em locais com menor densidade de vegetação. Porém, se a pressão de predação for maior do que a pressão seletiva exercida pelas fêmeas na escolha dos machos, encontraremos mais tocas maiores em locais com maior densidade de vegetação.

RESULTADOS

A área da entrada das tocas variou de 0,29 a 1,4 cm² nos dois ambientes, sendo que 90% das tocas apresentaram área de até 0,7 cm². No total, obtivemos 157 tocas de machos conspícuos, sendo 94 em local com maior densidade de vegetação e 63 em local com menor densidade de vegetação. A média (\pm desvio padrão) da área da entrada das tocas em ambientes mais densos foi de $0,49 \pm 0,23$ cm², ao passo que a média da área da entrada das tocas em ambientes menos densos foi de $0,47 \pm 0,17$ cm².

A mediana do número de machos conspícuos em parcelas de ambientes mais densos e menos densos em vegetação foi 2. A média das diferenças calculada par a par nas parcelas foi -1, mostrando que não existe diferença significativa entre o número de machos conspícuos entre as parcelas de ambientes com maior e menor densidade vegetal ($p = 1,000$; Figura 3).

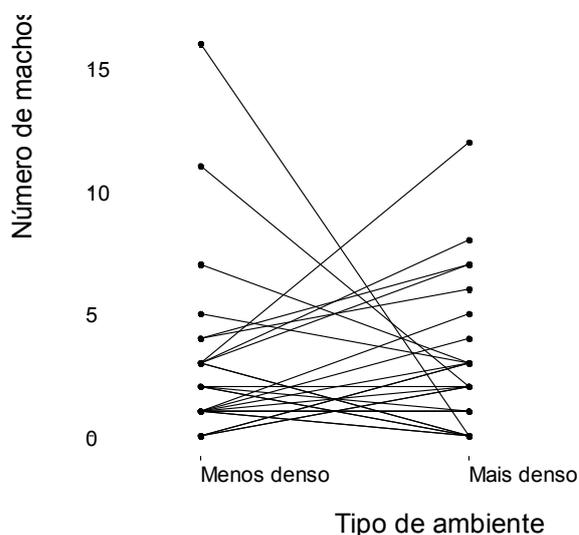


Figura 3. Número de machos conspícuos nas parcelas ($n = 28$ pares). As linhas conectam os valores encontrados

para as parcelas de cada unidade amostral nos dois tipos de local.

DISCUSSÃO

Não encontramos diferença na quantidade de machos conspícuos de *Uca* sp. entre ambientes de alta e baixa complexidade estrutural, ou seja, nenhuma das nossas hipóteses foi corroborada. É possível que fêmeas se locomovam bastante à procura de machos para a cópula (Christy, 2007), o que compensaria os efeitos da seleção sexual em ambientes mais complexos e favoreceria machos mais conspícuos nestes ambientes. Por outro lado, como machos mais conspícuos são mais visíveis para predadores visualmente orientados, é possível que os predadores variem suas preferências alimentares (Iribarne, 1999), maximizando seu ganho energético ao forragear onde machos mais conspícuos estejam presentes.

Outra possibilidade é a de que espécies do gênero *Uca* podem apresentar variações comportamentais que compensem a diferença de complexidade estrutural do ambiente. Latruffe (1999) afirma que a intensidade do balanço das quelas pode variar entre os machos e que quanto maior a agitação das quelas, maior a quantidade de fêmeas atraídas. Mudanças de comportamento que compensem o risco de predação alterando a estratégia de atração sexual na presença de um predador já foram registradas em outras espécies de animais (Morgeout, 2000; Davies *et al.*, 2012). Dessa forma, é possível que os machos localizados em ambientes mais complexos agitem mais as quelas do que machos em ambientes menos complexos, balanceando as forças seletivas da predação.

Outra explicação possível é a de que os machos de *Uca* sp. estejam alterando as estratégias de fuga do predador dependendo do ambiente em que se encontram. Machos em ambientes menos complexos podem se afastar menos da toca, evitando predadores, enquanto machos em ambientes mais complexos poderiam se afastar mais da toca, por haver menor risco de predação, aumentando a visibilidade das fêmeas. Assim, os machos conspícuos de *Uca* sp. podem adotar estratégias diferentes que evitam predação ou atraíam fêmeas dependendo das características do lugar, o que poderia justificar o fato de não termos encontrado uma resposta na distribuição de indivíduos entre ambientes com maior e menor complexidade estrutural. Desse modo, a resposta à demanda conflitante entre atrair fêmeas e se proteger do predador não se expressaria pela diferença na distribuição dos machos mais conspícuos.

Como não houve diferença na distribuição de machos conspicuos em ambientes com maior e menor complexidade estrutural, podemos supor que machos mais conspicuos estejam utilizando estratégias diferentes para atrair fêmeas e se refugiar dos predadores em cada tipo de ambiente. Sugerimos, então, uma investigação futura sobre a intensidade de sinalização dos machos e o afastamento das tocas entre os ambientes de maior e menor complexidade estrutural, pois as demandas conflitantes entre reprodução e proteção contra predadores não podem ser explicadas apenas pelo padrão de distribuição espacial dos indivíduos.

REFERÊNCIAS

- Alcock, J. 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Borges, A.; G. Paise; M.R. Gorenstein; S.M. Nascimento & V. Vettorazzo. 2008. 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*”. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Cepagri. 2016. A classificação climática de Köppen para o Estado de São Paulo. Centro de Pesquisa Meteorológicas e Climáticas Aplicadas à Agricultura. Disponível em: <http://www.cepagri.unicamp.br/index.html>
- Christy, J.H. 2007. Predation and the reproductive behavior of fiddler crabs. Em: *Evolutionary ecology of social and sexual systems: crustaceans as model organisms* (J.E. Duffy & M. Thiel, eds). Oxford Scholarship Online, Oxford.
- Davies, N.B; J.R. Krebs & S.A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hoquet, T. & T. Hoquet. 2015. *Current perspectives on sexual selection*. Springer, Amsterdam.
- Iribarne, O. O. 1999. Predation on the southwestern Atlantic fiddler crab (*Uca uruguayensis*) by migratory shorebirds (*Pluvialis dominica*, *P. squatarola*, *Arenaria interpres* and *Numenius phaeopus*). *Estuaries*, 22:47-54.
- Klaassen, M. & B.J. Ens. 1993. Habitat selection and energetics of the fiddler crab (*Uca tangeri*). *Netherlands Journal of Sea Research*, 31:495-502.
- Latruffe, C.; P.K. McGregor & R.F. Oliveira. 1999. Visual signaling and sexual selection in male fiddler crabs *Uca tangeri*. *Marine Ecology Progress Series*, 189:233-240.
- McGregor, P.K. & T. Dabelsteen. 1996. Communication networks. Em: *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (D.E. Kroodsma & E.H. Miller, eds.). Cornell University Press, Ithaca.
- Mougeot, F. 2000. Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour*, 60:647-656.
- Prado, P.; A. Shallon & A.A. Oliveira. 2016. *Rsampling: ports the workflow of “Resamplingstats” add-in to R. R package version 0.1.1*.
- R Core Team, 2015. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Stuart-Fox, D.M.; A. Moussalli; N.J. Marshall & I.P.F. Owens. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards. *Animal Behaviour*, 66:541–550.

Orientação: Vinícius Caldart