

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

Unesp – Instituto de Biociências de Botucatu

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia



**O COMPETIDOR INTERESPECÍFICO PODE ALTERAR A
AGRESSIVIDADE INTRAESPECÍFICA? UM ESTUDO COM
CARANGUEJOS DO GÊNERO *UCA***

Pedro Julião Jimenez

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Egydio Barreto

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Tânia Marcia Costa

Apoio



Botucatu – SP

2016

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”
Unesp – Instituto de Biociências de Botucatu
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia

**O COMPETIDOR INTERESPECÍFICO PODE ALTERAR A
AGRESSIVIDADE INTRAESPECÍFICA? UM ESTUDO COM
CARANGUEJOS DO GÊNERO *UCA***

Pedro Julião Jimenez

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Egydio Barreto

Co-orientadora: Prof^a. Dra^a. Tânia Marcia Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da UNESP – Campus de Botucatu (SP), como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre

Apoio



Botucatu – SP
2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Jimenez, Pedro Julião.

O competidor interespecífico pode alterar a agressividade intraespecífica? : um estudo com caranguejos do gênero Uca / Pedro Julião Jimenez. - Botucatu, 2016

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Rodrigo Egydio Barreto

Coorientador: Tânia Marcia Costa

Capes: 20400004

1. Caranguejo. 2. Comportamento agonístico. 3. Animais - Comportamento agressivo. 4. Avaliação de comportamento.

Palavras-chave: Competição interespecífica; Ecologia comportamental; Estratégia competitiva; Modificações de interações; Sinais agonísticos.

Agradecimentos

Agradeço à prof. Dra. Tânia Márcia Costa pela orientação e pelo material necessário à realização do meu trabalho.

Agradeço à CAPES pelo auxílio financeiro.

Agradeço aos membros do Laboratório de Ecologia e Comportamento da UNESP, Campus do Litoral Paulista, pelo auxílio nos meus experimentos.

Agradeço àqueles que moram comigo

Agradeço à minha família.

Sumário

Resumo.....	4
Abstract.....	5
1. Introdução.....	6
2. Material e Métodos.....	9
3.1) Espécies modelo e área de estudo.....	9
3.2) Delineamento experimental.....	9
3.3) Experimentos em laboratório.....	10
3.4) Experimentos em campo.....	12
3.5) Comportamentos agonísticos.....	14
3.6) Análise dos dados.....	15
3. Resultados.....	16
4.1) Experimentos em laboratório.....	16
4.2) Experimentos em campo.....	22
4. Discussão.....	26
5. Conclusão.....	33
6. Referências Bibliográficas.....	34

Resumo

Experimentalmente, em campo e em laboratório, usando como modelo as espécies *Uca leptodactyla* e *U. uruguayensis*, avaliamos como o estímulo direto e o estímulo visual de um competidor interespecífico pode alterar a agressividade e os comportamentos agonísticos durante as lutas intraespecíficas. Vimos que o comportamento de estender o quelípodo (ameaça), que é um comportamento pouco escalado, ocorre em menos lutas na presença do estímulo do competidor interespecífico nos experimentos em laboratório. Em *U. leptodactyla*, o comportamento de entrelaçar/agarrar os quelípodos, que indica combates mais escalados, esteve presente em mais lutas com o estímulo direto do interespecífico, diferindo das lutas na presença do estímulo do intraespecífico. Nos experimentos com estímulo visual, em *U. uruguayensis*, houve mais comportamento de entrelaçar no grupo experimental sem a presença do estímulo, diferindo do grupo experimental com estímulo intraespecífico. Nos experimentos em campo, em *U. uruguayensis* houve maior número do comportamento arremessar, o mais escalado analisado neste estudo, nas lutas com ausência do estímulo de competidores. Os resultados sugerem que na presença de interespecíficos ocorrem diferenças nas lutas, em que menos comportamentos de ameaça são utilizados. Parece haver identidade mal interpretada do estímulo visual dos competidores, pois não ocorrem diferenças entre os grupos com estímulo visual intra- e interespecífico. Os dados sugerem existir diferenças na ameaça oferecida pelo interespecífico para as diferentes espécies, e a avaliação que os indivíduos fazem dos adversários pode ter levado a respostas diferentes pelas espécies.

Palavras-chave: Ecologia comportamental; sinais agonísticos; estratégia competitiva; modificações de interações; competição interespecífica; caranguejo violinista.

Abstract

Experimentally, in field and laboratory, using as models the species *Uca leptodactyla* e *U. uruguayensis*, we evaluated how the direct and the visual stimulus of an interspecific competitor can alter the aggressivity and agonistic behaviors in intraspecific fights. The cheliped extend (threat behavior), a less escalated behavior, occurred in less fights in the presence of the interspecific competitor, in the laboratory experiments. In *U. leptodactyla*, the interlace/grapple behavior, that indicate more escalated combats, occurred in more fights when in the presence of the direct stimulus of the interspecific, differing of the fights in the presence of the intraspecific stimulus. In the field experiments, there was a bigger number of the flick behavior, the most escalated in this study, in the fights of *U. uruguayensis* when in the absence of competitor's stimulus. The results suggest that differences occur in the fights when interspecific competitors are present, occurring less threat behaviors. It seems that occur a misidentification of the specie identity when only exposed to visual cues of the competitors, not occurring differences between the groups with the intra- and interspecific stimulus. The data suggests differences in the offered threat by the interspecific between the species, and the assessment that the individuals do about their adversaries can lead to different response by the species.

Key-words: Behavioral ecology; agonistic signals; competitive strategy; interactions modification; interspecific competition; fiddler crabs.

1. Introdução

Naturalmente os organismos interagem com indivíduos da sua ou de outras espécies. A gama de interações envolve relações harmônicas e desarmônicas. Quando os organismos sobrepõem nichos e disputam recursos, eles podem entrar em uma relação desarmônica denominada competição, que pode ser intraespecífica ou interespecífica (Birch 1957, Begon *et al.* 2006). A competição pode ocorrer de maneira passiva, onde um indivíduo angaria o máximo de recursos para si (exploração), indisponibilizando este recurso para o oponente, ou de maneira ativa, onde a competição se dá por meio de disputas agressivas (defesa do recurso), sendo que essa é a maneira mais evidente de competição (Ridley 1995, Davies e Krebs 2009). Na competição agressiva os competidores avaliam a habilidade de luta do adversário e o valor do recurso para decidir se entrarão em combate, e se permanecem em conflito com adversários (Maynard-Smith 1974). A competição por interações agressiva ocorre em disputas territoriais, sendo um importante mecanismo de espaçamento, afetando a riqueza e a abundância das espécies envolvidas (Robinson e Terborgh 1995).

Na competição intraespecífica os indivíduos de uma mesma espécie irão competir por recursos, como espaço, alimentos, e chance de produzir descendentes (Ridley 1995); e esta pode alterar taxas de alimentação, uso de recursos, afetar a distribuição, limitar o crescimento individual, e pode levar a especiação dentro da espécie (West-Eberhard 1979, 1983, Dieckman e Doebeli 1999, Webster e Hixon 2000, Svanbäck e Bolnick 2007, Knillmann *et al.* 2012). Já na competição interespecífica, espécies diferentes sobrepõem nicho e disputam recursos; nesta os indivíduos da espécie com menor capacidade competitiva podem sofrer redução na fecundidade, crescimento ou sobrevivência (Begon *et al.* 2006). Esse tipo de competição influencia também a

distribuição, abundância, diversidade e evolução das espécies (Connel 1961, Connel 1983, Goldberg e Barton 1992, Begon 2006, Grether *et al.* 2009, Grether *et al.* 2015).

A competição gera respostas comportamentais (Hazlett 1968, Henthirch e Pepper 1998, Svanbäck e Bolnick 2007), e competidores interespecíficos podem além de alterar aspectos biológicos, afetar aspectos comportamentais da espécie com a qual interagem (Connel 1961, Connel 1983, Hourigan 1986, Person 1986, Resetarits *et al.* 1997, Forsman *et al.* 2002). Respostas diferentes podem ser geradas também por um competidor ou predador de uma espécie na interação entre outras espécies, fenômeno chamado interação indireta, importante em diversos processos ecológicos (Paine 1984, Strauss 1991, Wootton 1993, Werner e Peacor 2003, Okuyama e Bolker 2007, Heithaus *et al.* 2008, Molis 2010) e evolutivos (Walsh 2013).

A resposta comportamental depende da avaliação que os adversários fazem do competidor (Parker 1974, Arnott & Elwood 2009). Dependendo das características dos competidores, diferentes estratégias competitivas são adotadas, como por exemplo respostas distintas a competidores de espécies diferentes (Thresher 1976, Martin *et al.* 1996, Durant 2000, Lailvaux *et al.* 2012). A avaliação das características dos adversários está ligada aos custos gerados pela agressão, que são diferentes entre a agressão intraespecífica e interespecífica (Peiman e Robinson 2010). Pelo princípio da incerteza, os animais tendem a responder de forma mais intensa a sinais agonísticos de intraespecíficos do que de interespecíficos (Peiman e Robinson 2010), pois os animais normalmente interpretam melhor sinais intraespecíficos (West-Eberhard 1983, Losos 1985, McLennan e Ryan 1999, Ptacek 2000), evitando combates muito custosos que poderiam ser causados por má avaliação do potencial de retenção de recursos (RHP, Parker 1974) do adversário interespecífico.

Estudos com interações indiretas discutem os efeitos nas interações interespecíficas causadas por uma terceira espécie, focando na dinâmica das comunidades onde ocorrem estes fenômenos (ex.: Dungan 1986, Wootton 1992, Trussel *et al.* 2002, Siddon e Witman 2004, Molis 2010, Abrams e Cortez 2015). Apesar disso, pouco é discutido sobre os impactos comportamentais que interespecíficos podem ter nas interações intraespecíficas, as quais são importantes dentro da dinâmica de populações e comunidades (Sunderland *et al.* 1995, Samu *et al.* 1999, Nilsson *et al.* 2000, Morales *et al.* 2008, Dinesh e Venkatesha 2014). Neste trabalho abordamos este tema, visto que diferenças nas interações dentro de uma espécie podem afetar a população e também a comunidade onde ela se insere. Experimentalmente, testamos a hipótese de que um competidor interespecífico modifica as interações entre indivíduos intraespecíficos. O objetivo do presente trabalho foi verificar se a presença de um competidor interespecífico modifica interações agonísticas entre dois indivíduos de uma mesma espécie.

2. Material e Métodos

2.1) Espécies modelo e área de estudo

Usamos como modelo as espécies de caranguejos chama-maré *Uca uruguayensis* Nobili (1901) e *U. leptodactyla* Rathbun (1898). Essas espécies são abundantes no litoral paulista, ocorrem nas mesmas áreas, com sobreposição de nicho, são de tamanho similar e semelhantes morfologicamente (Machado *et al.* 2013). Os machos desse gênero concentram suas atividades no entorno de suas tocas (região entre-marés), são marcadamente territoriais e defendem seu território agressivamente contra vizinhos e invasores que tentam ocupa-lo (Crane 1966, Christy e Salmon 1984).

As coletas foram realizadas em duas áreas onde ocorrem as espécies modelos: um banco de areia próximo à barra do Rio Itaguapé ($23^{\circ}46'41,9''\text{S}$ $45^{\circ}57'45,2''\text{W}$), localizado no Parque Estadual Restinga de Bertiooga, município de Bertiooga, SP e outro banco próximo à barra do Rio Una do Prelado ($24^{\circ}26'34,9''\text{S}$ $47^{\circ}04'59,0''\text{W}$), pertencente à Estação Ecológica Juréia-Itatins, localizado no município de Peruíbe, SP.

2.2) Delineamento experimental

Avaliamos se a presença de um interespecífico afeta a competição intraespecífica. Para tal, realizamos três experimentos (dois em laboratório e um em campo), onde observamos se ocorrem mudanças nas lutas entre indivíduos da mesma espécie na presença direta de um indivíduo interespecífico (i.e., com ele livre, podendo interagir com os outros indivíduos), e também apenas pelo estímulo visual do interespecífico. No último caso, a inclusão desse enfoque é relevante, pois no gênero *Uca* a visão é um importante mecanismo de comunicação (Crane 1966, Burford *et al.* 1998, Zeil & Hemmi 2006). O contexto das lutas em todos os experimentos foi intruso-residente, em que o indivíduo residente possui toca e território estabelecido, e o intruso

não possui toca e território. Essa é a forma mais comum de competição no gênero, em que os indivíduos defendem e lutam ativamente pela posse do território e da toca (Crane, 1966, Hyatt e Salmon 1978, Booksmythe *et al.* 2010).

2.3) Experimentos em laboratório

2.3.1) Coleta dos Animais e Condições de Estoque

Foram coletados caranguejos machos adultos, em estágio de intermuda, e com o quelípodo hipertrofiado integro, das espécies modelo. Os animais vivos foram transportados para o laboratório, onde foram mantidos separados em recipientes plásticos com sedimento proveniente do local da coleta. A temperatura foi mantida em aproximadamente 28°C, com fotoperíodo de 12h de claro e 12h de escuro. Os animais ficaram por pelo menos um período de 24h nessas condições para aclimação, e permaneceram no máximo uma semana após coletados no laboratório.

As larguras da carapaça dos animais utilizados nos experimentos eram similares (8-10mm), para evitar possíveis influencias na escolha do adversário e no resultado dos combates (Hyatt e Salmon 1978, Jennions e Backwell 1996, Jaroensutasinee e Tantichodok 2002). Nos experimentos, os caranguejos interagiram com indivíduos que possuíam quelípodo hipertrofiado do mesmo lado, para evitar mudanças na tática de luta do indivíduo (Crane 1967, Hyatt & Salmon 1978, Backwell *et al.* 2007).

2.3.2) Efeito do interespecífico livre nos combates entre intraespecíficos

Testamos o efeito da presença do interespecífico livre nas interações agonísticas entre intraespecíficos. Assim, consideramos o fator presença do competidor, com dois níveis: (a) dois intraespecíficos interagindo na presença de um interespecífico; e (b) dois

intraespecíficos interagindo na presença de um intraespecífico. O experimento foi repetido para as duas espécies modelo, com 14 réplicas para cada.

Os microcosmos foram constituídos por terrários de vidro de 11,5x12cm, com área de 138cm², com uma camada de 10 cm de sedimento homogeneizado proveniente da área em que os animais foram coletados. A temperatura nos microcosmos foi de aproximadamente 28°C.

Para o experimento, um dos caranguejos de uma das espécies foi inserido em um microcosmo onde permaneceu pelo período de 24h para estabelecer território. Após este período inserimos ao mesmo tempo o intruso intraespecífico e o caranguejo estímulo para observar sua influência no confronto. Na avaliação do efeito do estímulo intraespecífico, sorteamos o animal focal nas interações com o caranguejo previamente inserido (residente). Inseridos os caranguejos invasores, filmamos os microcosmos por um período de 31 minutos, dos quais o primeiro minuto foi descartado devido à influência da presença do pesquisador.

2.3.3) Efeito do estímulo visual do interespecífico nos combates entre intraespecíficos

Testamos o efeito do estímulo visual do interespecífico nas interações agonísticas entre intraespecíficos, consideramos o fator presença do competidor, com três níveis: (a) dois intraespecíficos interagindo com estímulo de um interespecífico; (b) dois intraespecíficos interagindo com o estímulo de um intraespecífico; e (c) dois intraespecíficos interagindo sem estímulo. O experimento foi repetido para as duas espécies modelo, com 14 réplicas para cada

Os microcosmos foram constituídos por terrários de vidro de 11,5x12cm, com uma divisória de vidro transparente separando duas áreas, uma de 46cm² e outra de 92cm²,

área que mantém a densidade de indivíduos igual ao microcosmos sem divisória (1 indivíduo por 46cm²), evitando assim mudanças na agressividade que podem ser causadas por alterações nas densidades de indivíduos (Hazlett 1968). Na área maior foram introduzidos os caranguejos intraespecíficos que interagem, e na área menor, o caranguejo estímulo. Os terrários possuíam uma camada de 10cm de sedimento homogeneizado, proveniente da área onde os animais foram coletados. Na área menor foi colocada uma placa de PVC sobre o sedimento, para evitar que o caranguejo nessa área construísse tocas e deixasse de ser estímulo visual. A temperatura nos microcosmos foi mantida em aproximadamente 28°C.

Para avaliar o efeito do estímulo visual colocamos um caranguejo de uma das espécies em um microcosmo, onde permaneceu por 24h para estabelecer território. Após este período, inserimos ao mesmo tempo o competidor intraespecífico e o caranguejo estímulo para verificar sua influência no confronto. Introduzidos os caranguejos intruso e estímulo, os microcosmos foram filmados, conforme descrito no experimento anterior.

2.4) Experimentos em campo

2.4.1) Coleta dos Animais e Condições de Estoque

Para os experimentos em campo coletamos indivíduos com mesmo morfotipo dos utilizados nos experimentos em laboratório. Os procedimentos experimentais foram semelhantes, em que os indivíduos interagindo com caranguejos que possuíam quelípodo hipertrofiado do mesmo lado. Os caranguejos (estímulo e intruso) foram coletados minutos antes e foram mantidos em recipientes plásticos separados antes de serem inseridos nos mesocosmos.

2.4.3) Efeito do estímulo visual do interespecífico nos combates entre intraespecíficos em campo

Testamos o efeito do estímulo visual do interespecífico nas interações agonísticas entre intraespecíficos em campo, considerando o fator presença do competidor, repetidos para as duas espécies modelo ($n=10$). Os grupos experimentais foram: (a) dois intraespecíficos interagindo com o estímulo de um interespecífico; (b) dois intraespecíficos interagindo com o estímulo de um intraespecífico; (c) dois intraespecíficos interagindo sem estímulo.

Os mesocosmos foram constituídos por áreas de 11.5x12cm, cercadas com placas de PVC, com 20cm de altura, dos quais 10cm foram enterrados no sedimento e 10cm ficavam acima, para evitar a fuga dos modelos experimentais e contato visual com os caranguejos da área no entorno. Foi colocada uma divisória de vidro separando duas áreas, uma maior com 92cm², onde ocorreram as interações intraespecíficas, e outra menor de 46cm², onde ficou o caranguejo estímulo. Na área menor foi colocada uma placa de PVC sobre o sedimento, para evitar que o caranguejo nessa área construísse tocas e deixasse de ser estímulo visual. Os mesocosmos foram montados em torno da toca de um animal residente de tamanho desejado, que ficou na área maior. Quando haviam outras tocas dentro do mesocosmo, os caranguejos dessas tocas foram retirados e as tocas foram tampadas.

Neste experimento, introduzimos em um mesocosmo com presença de um caranguejo residente, ao mesmo tempo, o competidor intraespecífico e o caranguejo estímulo, para verificar sua influência no confronto. Inseridos os caranguejos intruso e estímulo, filmamos os mesocosmos da mesma forma como descrito para os experimentos em laboratório.

2.5) Comportamentos agonísticos

Como variáveis resposta utilizamos a ocorrência e o número de lutas nos terrários, o tempo de duração dos combates, a latência até haver a primeira luta no terrário, a ocorrência e o número de interações com o vidro, e a ocorrência e o número de vezes que os componentes comportamentais foram empregados nos combates. Foram avaliados quatro componentes comportamentais, comuns nas interações nos caranguejos do gênero *Uca*, em ordem crescente de intensidade (Crane 1966, 1967, Hyatt e Salmon 1978, 1979, Pratt *et al.* 2003, Booksmythe *et al.* 2010a):

- Estender: Posicionamento do quelípodo em aproximadamente 90° para repelir o adversário;
- Tocar/empurrar: O caranguejo usa a superfície exterior do seu quelípodo maior para tocar/ empurrar o quelípodo do adversário;
- Entrelaçar/agarrar: Os caranguejos entrelaçam seus quelípodos hipertrofiados, e um empurra o outro;
- Arremessar: arremesso, e/ou derrubada do adversário. O quelípodo é agarrado e a partir de um rápido movimento, o animal pode ser virado de ponta cabeça, levantado no ar, ou arremessado.

Foram consideradas lutas as interações agonísticas em que houve resposta de ambos os adversários na interação. Os combates foram considerados terminados quando um dos adversários fugia do combate e cessava a interação com o outro adversário. Foram consideradas interações com o vidro aquelas em que um dos animais intraespecíficos focais respondeu ao caranguejo estímulo da área menor.

3.6) Análise dos dados

Os dados de latência até o primeiro combate, dos números de lutas, número de toques que ocorreram no vidro no tratamento do estímulo visual do interespecífico, duração dos combates, e do número de componentes comportamentais utilizados nas lutas foram submetidos ao teste de Levene para verificar a homogeneidade dos dados. Os dados homocedásticos foram submetidos ao teste t de Student, para verificar se ocorrem diferenças entre 2 grupos experimentais independentes, ou a uma Análise de Variância (ANOVA), com pós-teste de Student Newman-Keuls (SNK), para verificar se ocorrem diferenças significativas para três grupos experimentais independentes. Quando os dados não foram paramétricos, eles foram corrigidos por $\ln(x+1)$. As ocorrências (se ocorre ou não) de lutas, toques no vidro nos terrários e de componentes comportamentais utilizados nas lutas foram comparados pelo teste de Chi-quadrado. Para verificar se haviam diferenças nas proporções entre três grupos experimentais independentes foi usado o teste de Chi-quadrado pareado com a correção de Bonferroni. Diferenças estatísticas foram definidas em $\alpha = 0,05$.

3. Resultados

3.1) Experimentos em laboratório

3.1.1) Efeito do interespecífico livre nos combates intraespecíficos

Para *U. leptodactyla*, a latência até o primeiro combate foi maior na presença do intraespecífico (Teste T de Student, $t_{(6)} = 5,579$, $p = 0,001$; Fig. 1C), e o comportamento entrelaçar ocorreu em mais lutas na presença do interespecífico (Teste de Chi-quadrado: $\chi^2_{(1)} = 4,286$, $p < 0,05$; Fig. 2). Em ambas as espécies, houve mais lutas com comportamento estender na presença do estímulo intraespecífico (Teste de Chi-quadrado, para *U. leptodactyla*: $\chi^2_{(1)} = 4,773$, $p < 0,05$; para *U. uruguayensis*: $\chi^2_{(1)} = 4,027$, $p < 0,05$; Fig. 2). Não houveram diferenças para as demais variáveis (ANOVA: $p > 0,05$; Teste de Chi-quadrado: $p > 0,05$; Fig. 1A e B, 2 e 3A, B, C e D)

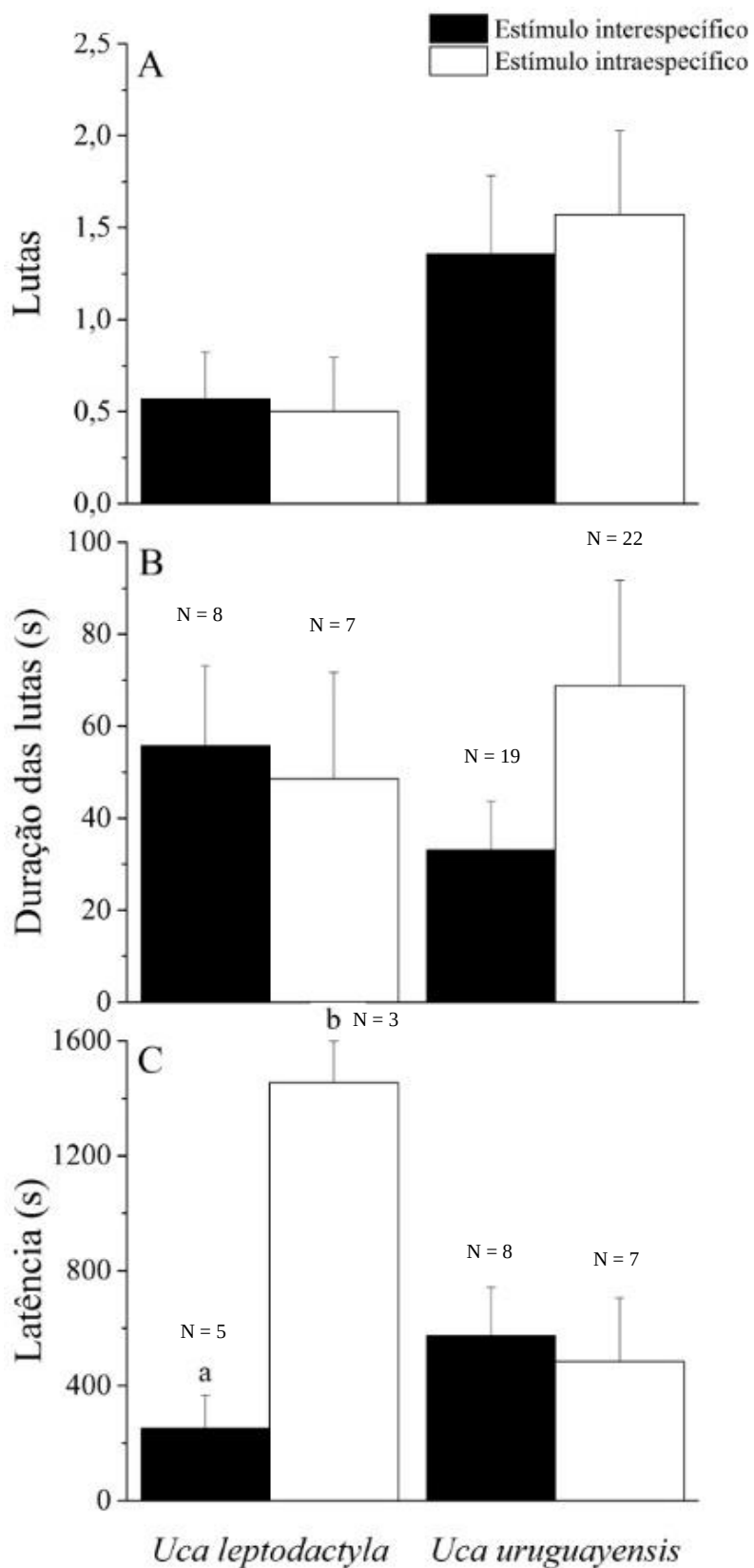


Figura 1. Respostas comportamentais à presença dos estímulos. A) Média ($\pm$ EP) do número de lutas nos microcosmos; B) duração média ($\pm$ EP) das lutas, em segundos, N = número de lutas; C) Latência média ($\pm$ EP) até a primeira luta no microcosmo, em segundos, N = número de microcosmos em que houveram lutas. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre grupos experimentais de uma mesma espécie (Teste t-student, $p < 0,05$).

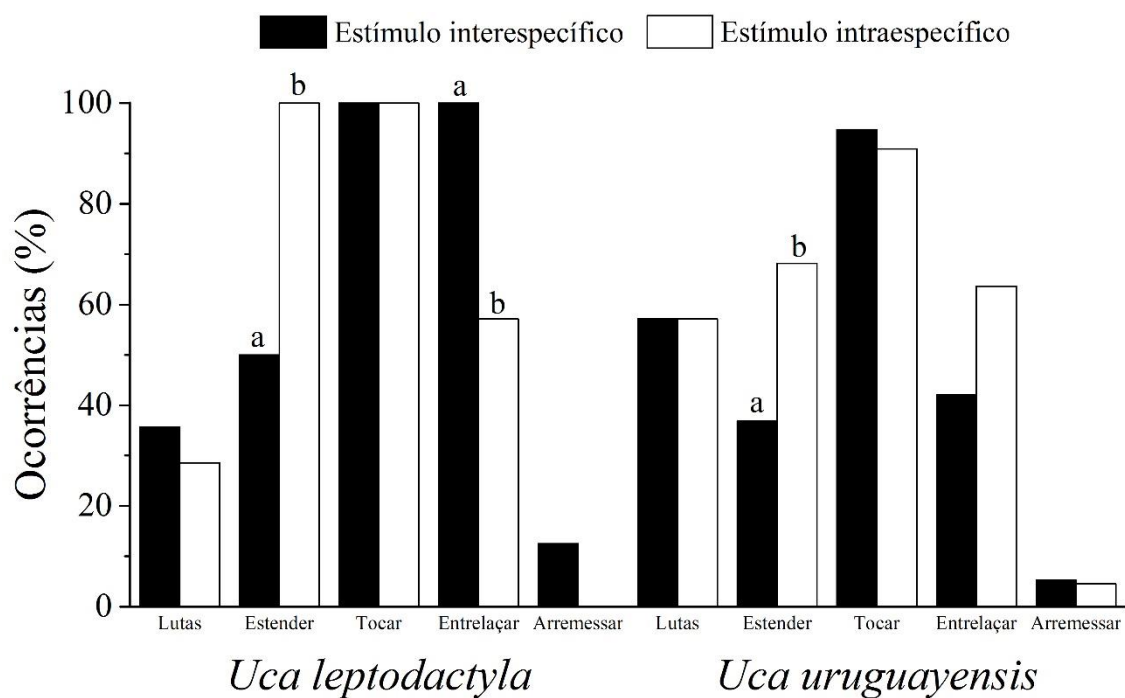


Figura 2. Porcentagem de microcosmos em que ocorreram lutas, e de lutas em que ocorreram cada um dos componentes comportamentais. Letras diferentes indicam diferença estatística entre os grupos experimentais de uma mesma espécie (Chi-quadrado, $p < 0,05$).

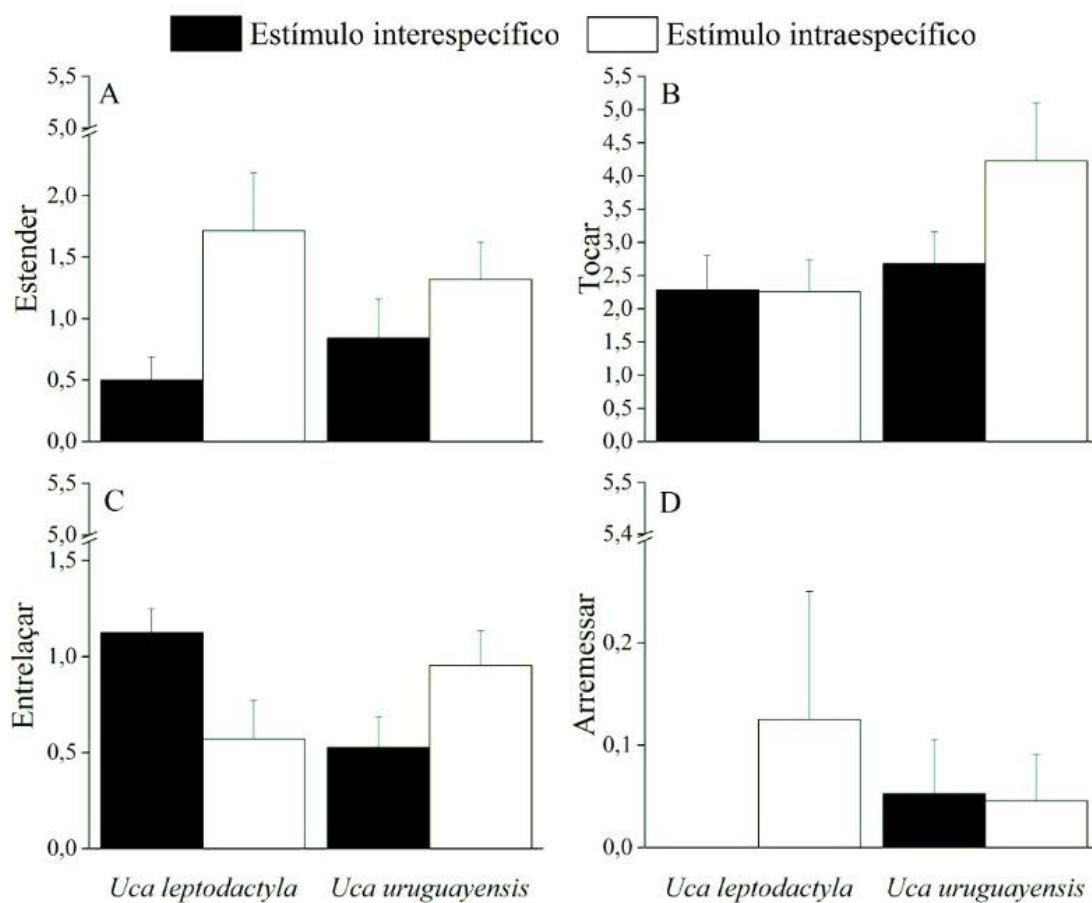


Figura 3. Médias (± EP) dos comportamentos agonísticos utilizados nas lutas na presença dos diferentes estímulos. A) comportamento estender; B) comportamento tocar; C) comportamento entrelaçar; D) comportamento arremessar.

3.1.2) Efeito do estímulo visual do interespecífico nos combates entre intraespecíficos

Em *U. uruguayensis*, o comportamento estender ocorreu em menos lutas na presença do interespecífico (Teste de Chi-quadrado: $\chi^2_{(2)} = 8,703$, $p < 0,025$; Fig. 5), e a média de ocorrências deste comportamento por luta foi menor neste grupo experimental (diferindo da ausência do estímulo) (ANOVA: $F_{(2,69)} = 5,027$, $p = 0,009$, dados transformados por $\ln(x+1)$; Fig. 6A). Também nesta espécie o comportamento entrelaçar ocorreu em mais lutas na ausência do estímulo (Teste de Chi-quadrado: $\chi^2_{(2)} = 6,963$, $p < 0,05$; Fig. 5), e a média deste comportamento por lutas foi maior neste grupo experimental (diferindo do estímulo intraespecífico) (ANOVA: $F_{(2,69)} = 4,922$, $p = 0,010$, dados transformados por $\ln(x+1)$; Fig. 6C).

Em *U. uruguayensis*, houve uma média maior de interações com o estímulo visual do intraespecífico (vidro) (Teste T de Student; $t_{(26)}=2,897$, $p=0,007$; Fig. 7A), e houveram mais microcosmos em que houveram interações com o estímulo visual (vidro) neste tratamento (Teste de Chi-quadrado: $\chi^2 = 5,600$, $p < 0,025$; Fig. 7B). Não houve diferenças para as demais variáveis (ANOVA: $p > 0.05$; teste de Chi quadrado: $p > 0.05$; Fig. 4A, B e C, 5, 6B e D, 7A e B).

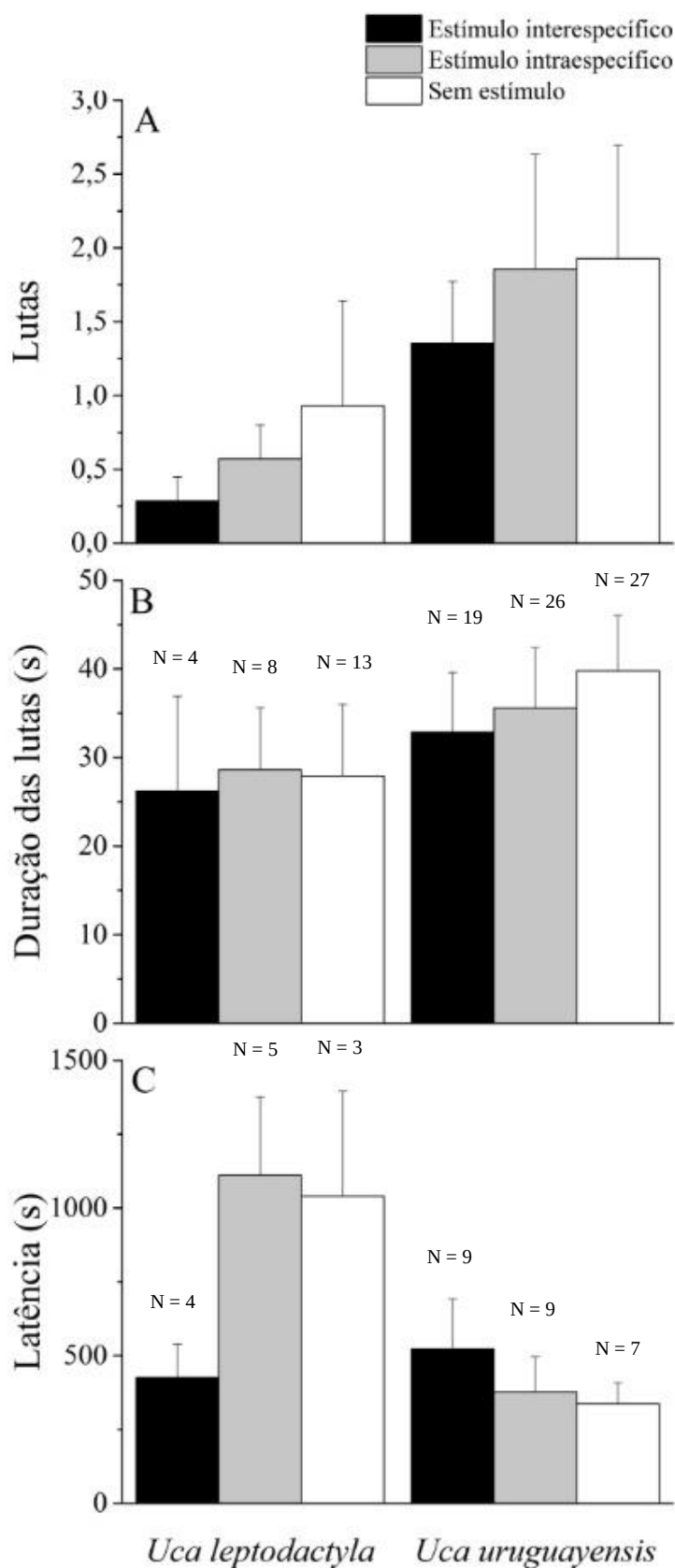


Figura 4. Respostas comportamentais à presença dos estímulos visuais em laboratório. A) Média ($\pm$ EP) do número de lutas nos microcosmos; B) duração média ($\pm$ EP) das lutas, em segundos; N = número de lutas; C) Latência média ($\pm$ EP) até a primeira luta no microcosmo, em segundos; N = número de microcosmos em que houveram lutas.

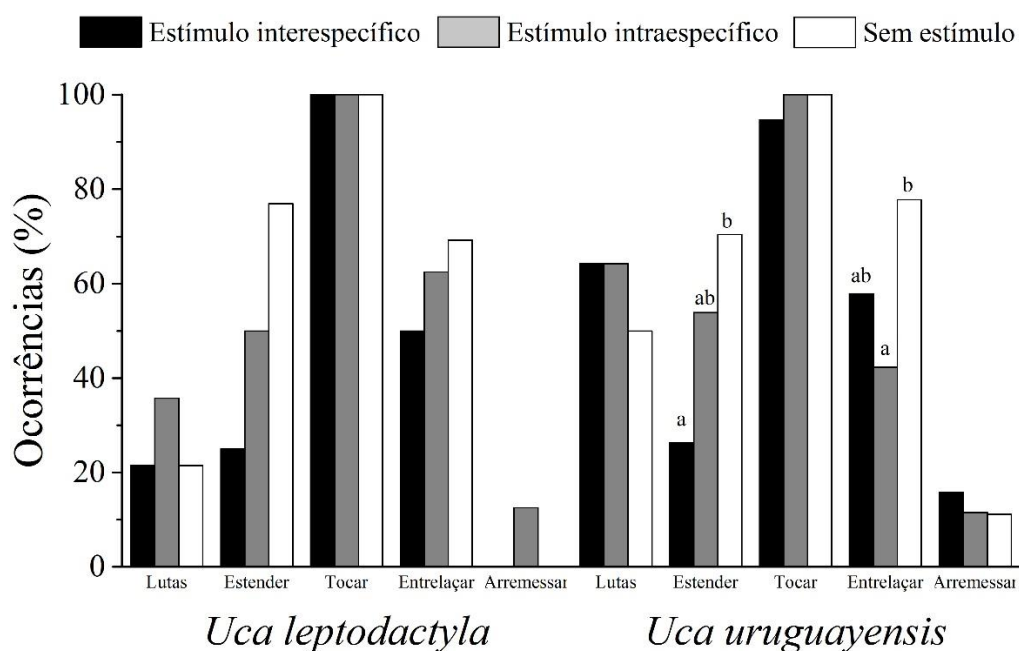


Figura 5. Porcentagem de microcosmos em que houveram lutas, e de lutas em que ocorreram cada um dos componentes comportamentais. Letras diferentes indicam diferença estatística entre os grupos experimentais de uma mesma espécie (Chi-quadrado, $p < 0,0167$).

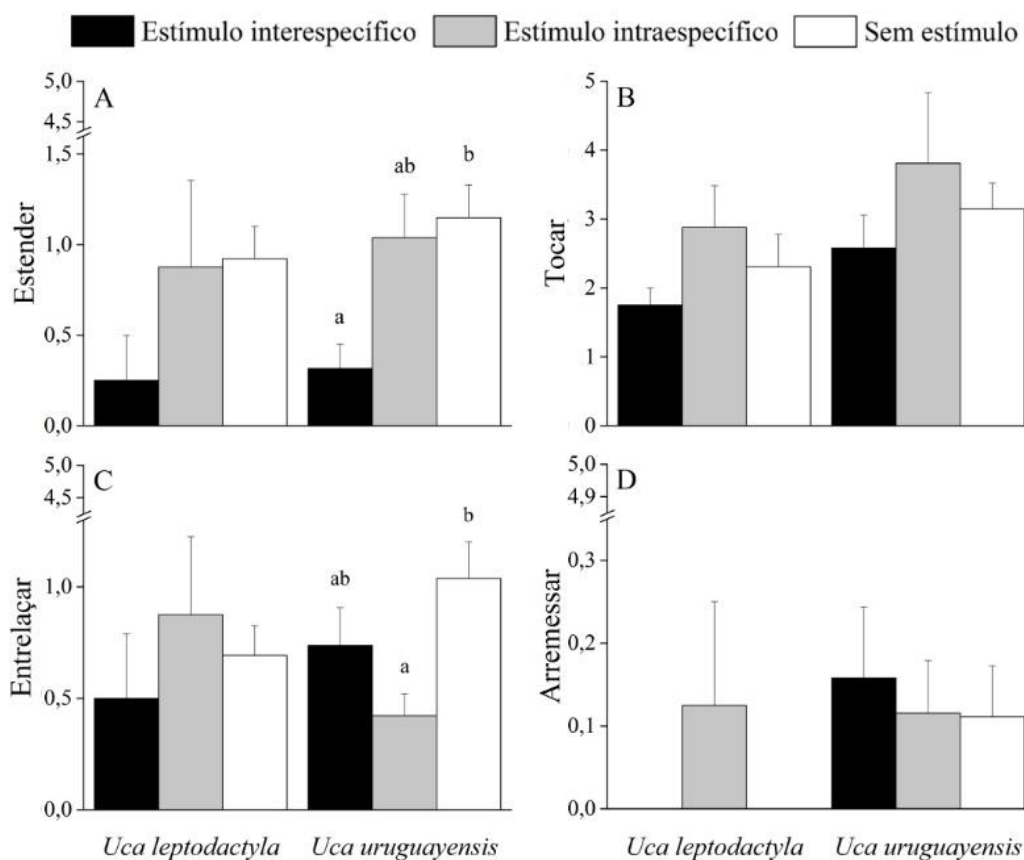


Figura 6. Médias (± EP) dos comportamentos agonísticos utilizados nas lutas na presença dos diferentes estímulos visuais em laboratório. A) comportamento estender; B) comportamento tocar; C) comportamento entrelaçar; D) comportamento arremessar. Letras diferentes indicam diferença estatística entre os grupos experimentais de uma mesma espécie (ANOVA seguida pelo teste de SNK, $p < 0,05$).

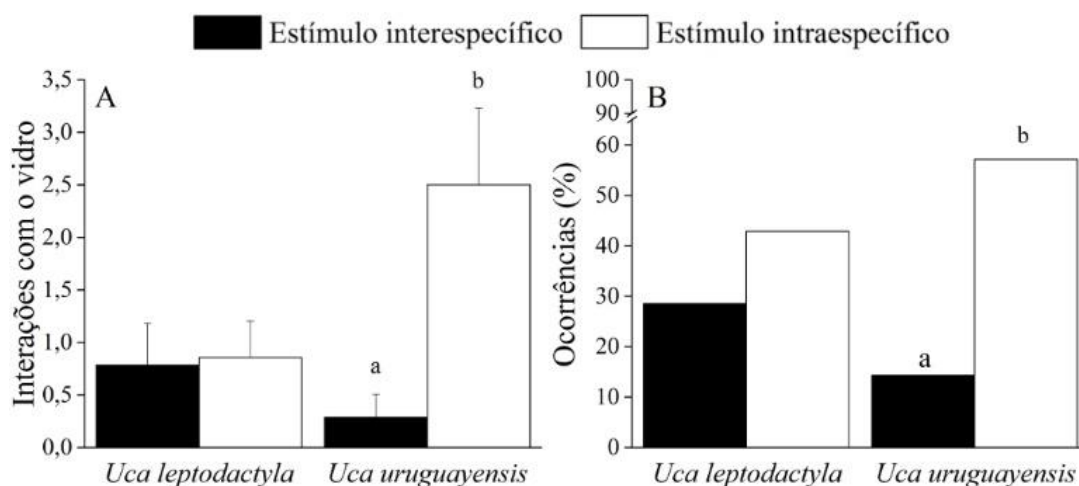


Figura 7. Interações com estímulo visual nos experimentos em laboratório. A) Média ($\pm$ EP) do número de interações com o vidro por microcosmo. Letras diferentes indicam diferença estatística (Teste T de Student, $p < 0.05$); B) Porcentagem de microcosmos em que ocorrem interações com o vidro. Letras diferentes indicam diferença estatística entre os grupos experimentais de uma mesma espécie (Teste de Chi-quadrado, $p < 0.05$).

3.2) Experimentos em campo

3.2.1) Efeito do estímulo visual do interespecífico nos combates entre intraespecíficos

Para *U. uruguayensis* o comportamento arremessar ocorreu mais vezes nas lutas no grupo experimental sem estímulo do competidor (ANOVA: $F_{(2,69)} = 3,817$, $p = 0,027$; Fig. 10D). Não houveram diferenças para as demais variáveis (ANOVA: $p > 0,05$; Teste de Chi-quadrado: $p > 0,05$; Fig., 8A, B e C, 9, 10A, B e C, e 11A e B).

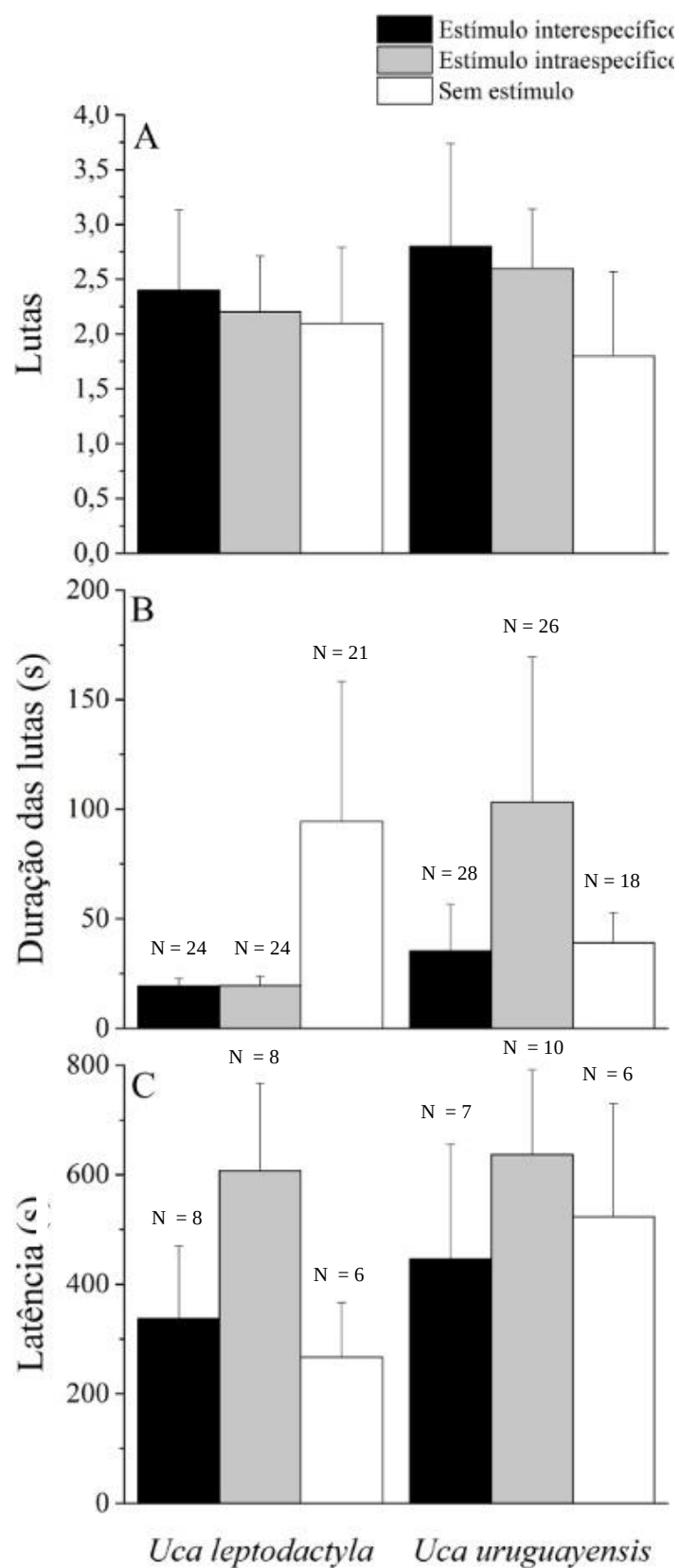


Figura 8. Respostas comportamentais à presença dos estímulos visuais em campo. A) Média ($\pm$ EP) do número de lutas nos mesocosmos; B) Duração média ($\pm$ EP) das lutas, em segundos, N = número de lutas; C) Latência média ($\pm$ EP) até a primeira luta no microcosmo, N = número de mesocosmos em que houveram lutas.

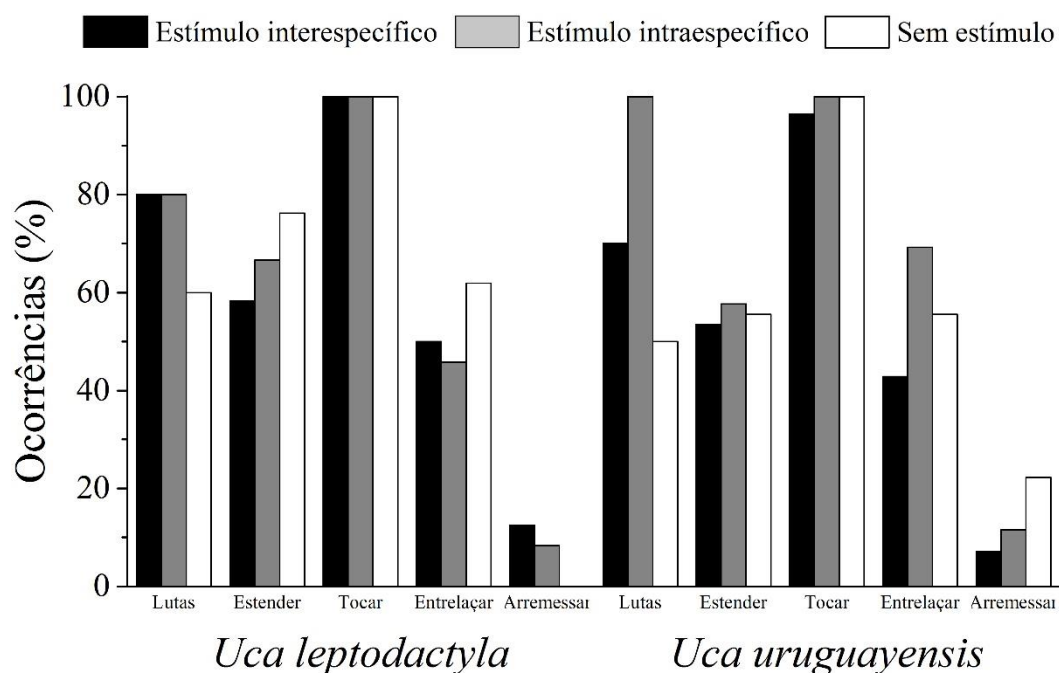


FIGURA 9. Porcentagem de mesocosmos em que houveram lutas, e de lutas em que ocorreram cada um dos componentes comportamentais.

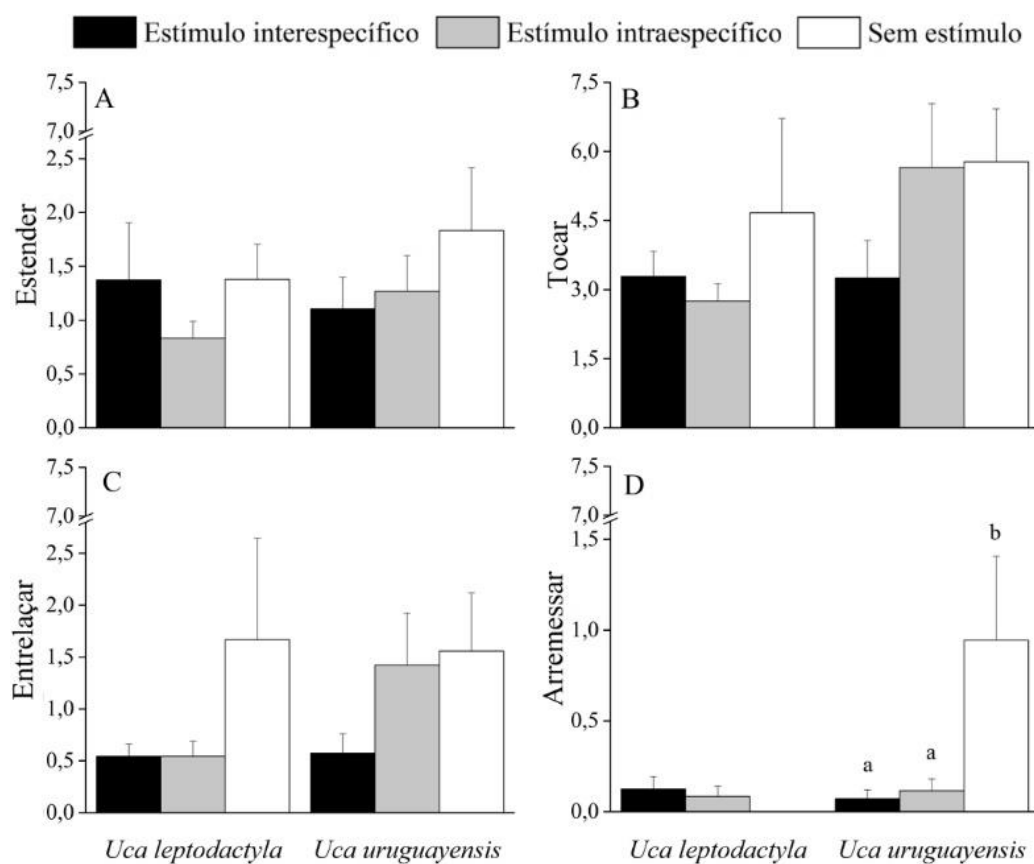


Figura 10. Médias ($\pm$ EP) dos comportamentos agonísticos utilizados nas lutas na presença dos diferentes estímulos visuais em campo. A) comportamento estender; B) comportamento tocar; C) comportamento entrelaçar; D) comportamento arremessar. Letras diferentes indicam diferença estatística entre os grupos experimentais de uma mesma espécie (ANOVA seguida pelo teste de SNK, $p < 0,05$).

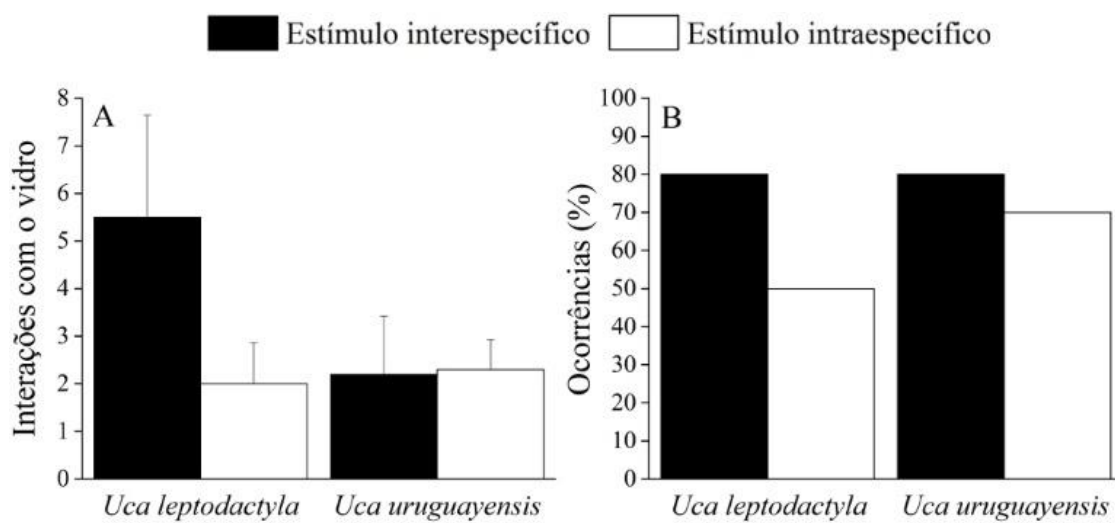


Figura 11. Interações com o vidro nos experimentos em campo. A) Média ($\pm$ EP) do número de interações com o vidro por microcosmo; B) Porcentagem de microcosmos em que ocorrem interações com o vidro.

4. Discussão

Corroboramos a hipótese de que na presença do estímulo de um competidor interespecífico ocorrem mudanças comportamentais durante as lutas, em que, o comportamento de ameaça de estender o quelípodo, que é pouco escalado, ocorre em menos lutas na presença do competidor interespecífico. Em *U. uruguayensis*, este comportamento, além de ocorrer em menos lutas com estímulo do competidor interespecífico, também acontece em menor número durante os combates se comparado à ausência do estímulo de competidores. Vimos também que o comportamento de entrelaçar quelípodos, mais escalado em relação ao comportamento estender e ao tocar, está presente em menos lutas na presença do estímulo direto do intraespecífico em *U. leptodactyla*, e com estímulo visual do intraespecífico em *U. uruguayensis*. Já o comportamento arremessar foi visto mais vezes em lutas sem o estímulo de competidores em *U. uruguayensis* nos experimentos em campo. Os dados mostram que as espécies possuem respostas distintas aos estímulos, e que os experimentos em laboratório e em campo não mostram as mesmas respostas.

A decisão de entrar e permanecer em conflito, e a estratégia adotada, depende da avaliação que os competidores fazem de si e dos adversários (Maynard Smith 1974, Parker 1974, Enquist e Leimar 1990, Enquist *et al.* 1990, Arnott & Elwood 2009). Os comportamentos menos escalados, ou seja, aqueles que são menos intensos – como os displays de ameaça – são usados pelos animais como primeiros indícios para avaliar a capacidade de luta do adversário, e também para evitar combates mais escalados e custosos, que podem levar a lesões aos competidores (Maynard Smith e Price 1973, Maynard Smith 1974, Parker 1974, Enquist e Leimar 1983, Arnott e Elwood 2009). Neste trabalho, o comportamento de ameaça estender foi usado em menos lutas e menos vezes na presença de interespecíficos em laboratório. O comportamento de ameaça de estender o quelípodo, usado para repelir os oponentes no gênero *Uca* (Beer, 1959, Crane 1966,

Hyatt e Salmon 1978, 1979, Pratt *et al.* 2003), demonstra para ambos os adversários (estímulo e intruso), a capacidade de luta e motivação dos caranguejos, tentando repelir os adversários, e assim evitar combates custosos.

O menor número de lutas com o comportamento estender na presença do estímulo interespecífico, no experimento com interação direta em laboratório, pode ter sido devido ao contato com o estímulo permitir uma melhor avaliação deste caranguejo. Nos experimentos com o estímulo visual os grupos com estímulo intra- e interespecífico não diferiram. Nestes grupos não houve contato direto com o estímulo. Outros trabalhos demonstram que a interação direta com os estímulos gera respostas mais intensas (Kagawa e Mugiya 2000, Barcellos *et al.* 2007). A diferente resposta nos experimentos com interação direta e visual pode ser devida às duas espécies utilizadas neste estudo serem proximamente relacionadas (Rosenberg 2001) e semelhantes tanto na morfologia quanto no comportamento, e apenas o estímulo visual do competidor pode levar à identificação equivocada dos adversários, onde os indivíduos, por possuírem características semelhantes que induzem a respostas agonísticas, acabam entrando em conflito (Murray 1971, 1976, 1981, Nishikawa 1987, Ord e Stamps 2009).

Peeiman e Robinson (2010) afirmam ser mais comum os animais responderem de forma mais intensa a estímulos de intraespecíficos, apesar de Ord e Stamps (2009) afirmarem que não há um forte suporte para essa afirmação. Peeiman e Robinson (2010) ainda discutem que haveria diminuição na agressão voltada a coespecíficos, em grupos onde a cooperação é adaptativa. No gênero *Uca* ocorrem alguns mecanismos de cooperação, como displays sincronizados para a atração de fêmeas (Backwell *et al.* 1998), e defesas associativas, que podem ocorrer também entre interespecíficos (Backwell e Jennions 2004, Booksmythe *et al.* 2010). No entanto, houve maior ocorrência dos comportamentos de ameaça nas lutas com o estímulo do intraespecífico, o que pode ter

acontecido pela maior similaridade de recursos compartilhados, acarretando maior competição. Esse resultado corrobora com a resposta mais intensa à coespecíficos proposta por Peeiman e Robinson (2010). Outra perspectiva é a de que o menor número de comportamentos de ameaça durante as interações, na presença do interespecífico, pode estar ligado também ao princípio da incerteza (Peeiman e Robinson 2010), e os caranguejos usariam menos ameaças para assim evitar entrar em posteriores combates, possivelmente mais custosos, com o interespecífico, o qual apresenta capacidade de luta diferente dos intraespecíficos.

O maior número do comportamento de ameaça, e sua maior ocorrência nas lutas no grupo experimental sem estímulo visual do competidor em *U. uruguayensis*, comparado aquelas com estímulo visual interespecífico, nos experimentos em laboratório, com resultados semelhantes para *U. leptodactyla*, apesar de não ter havido diferença estatística entre os grupos experimentais, pode ser devido aos caranguejos estarem expostos apenas às características do intruso intraespecífico, com o qual compete pelo território e reconhece como adversário, já que não há outro estímulo de competidores no terrário. Além disso, não houve efeito da densidade de indivíduos, que poderia acarretar mudanças na agressividade dos animais (Warnock e Ramsussen 2013, Cubaynes *et al.* 2014, Manenti *et al.* 2015), pois a área à qual os indivíduos têm acesso foi controlada, impedindo aumento ou diminuição na agressividade dentro dos grupos experimentais devido a este fator. Ademais, havendo apenas um competidor, não há a chance de sucessivos combates com outros indivíduos. Então, os caranguejos demonstram suas motivações em disputar o recurso por comportamentos de ameaça, tentando assim repelir o intruso, não estimulando a agressividade e não correndo o risco de entrar em conflito com outro competidor com capacidade de luta desconhecida.

O comportamento de entrelaçar/agarrar, que ocorreu em menos combates com estímulo direto do intraespecífico em *U. leptodactyla*, e com o estímulo visual do intraespecífico para *U. uruguayenses* no experimento em laboratório, é um comportamento que ocorre em combates mais escalados em comparação aos comportamentos estender e tocar (Hyatt e Salmon 1978, 1979, Pratt *et al.* 2003, Booksmith *et al.* 2010b). Combates mais escalados são mais custosos para os competidores (Marden e Waage 1990, Hack 1997, DeCarvalho *et al.* 2003, Copeland *et al.* 2012, Elwood e Arnott 2012), e ocorrem quando há maior motivação em adquirir ou manter um recurso de maior valor (Enquist e Leimar 1987, Callander *et al.* 2012). Todavia, a presença do estímulo de um competidor aumenta a pressão competitiva, alterando o balanço entre o valor do recurso e o custo em adquiri-lo (Dill 1983), reduzindo seu valor subjetivo, e fazendo com que haja menor motivação pelo recurso, o que reflete em combates menos escalados. Também, por vezes os animais preferem manter competidores interespecíficos à intraespecíficos, pois eles podem impor um custo competitivo menor que os intraespecíficos (Seppänen *et al.* 2007, Goodale *et al.* 2010). Em *U. leptodactyla*, nos experimentos com interação direta com o estímulo, o comportamento de entrelaçar foi pouco utilizado na presença do intraespecífico, indicando maior ameaça pelo intraespecífico e combates menos escalados em resposta. Já em *U. uruguayensis* este comportamento não diferiu entre os tratamentos, indicando que para esta espécie *U. leptodactyla* não apresenta ameaça diferente de um intraespecífico.

O comportamento mais escalado considerado neste estudo, o comportamento de arremessar (Hyatt e Salmon 1978, 1979, Pratt *et al.* 2003, Booksmith *et al.* 2010b), que ocorreu mais vezes em lutas sem estímulo nos experimentos em campo para *U. uruguayensis*, mostra que ocorrem combates mais intensos quando não há a presença do

estímulo de outros competidores, combates mais custosos quanto às reservas energéticas do animal, provavelmente por não haver necessidade de economia de energia para lidar com outros competidores.

Nos experimentos em laboratório as espécies modelo não apresentaram as mesmas respostas aos estímulos, e isso pode ter sido devido à diferente avaliação que os indivíduos destas espécies fazem dos adversários interespecíficos. Os sinais de um emissor podem ser interpretados de maneira distinta por receptores de espécies diferentes, que recebem estes sinais e respondem de maneira diferente (Endler 1993, Goodale *et al.* 2010). No gênero *Uca* os caranguejos fazem o reconhecimento de coespecíficos por padrões de cor do quelípodo e da carapaça (Detto *et al.* 2006, Detto e Backwell 2009). As espécies deste estudo possuem diferentes padrões de coloração, o que pode ter levado à diferentes respostas durante as interações. Por consequência, a ameaça relativa de uma espécie à outra pode não ser a mesma. Então, *U. leptodactyla* e *U. uruguayensis* podem interpretar de maneira diferente a ameaça que uma espécie oferece à outra.

Podem haver discrepâncias na atividade dos animais em campo e em laboratório (Green 1971, Williams *et al.* 1985, Calisi e Bentley 2009). Neste trabalho, nos experimentos em laboratório com estímulo visual, *U. uruguayensis* interagiu mais com o estímulo intraespecífico em comparação ao estímulo interespecífico, enquanto em campo não ocorreu essa diferença. *Uca uruguayensis* foi bem ativa durante as análises das filmagens dos microcosmos, enquanto *U. leptodactyla* apresentou menor movimentação e interações entre os caranguejos. Em campo, onde ambas as espécies foram bastante ativas, não houveram diferenças quanto às interações com os estímulos. As respostas aos estímulos podem então estar ligadas também aos padrões de atividade das espécies no ambiente em que estão inseridas, em que diferentes características do local podem influenciar nas respostas comportamentais.

Experimentos fisiológicos e comportamentais são especialmente sensíveis aos ambientes em que são realizados, e em experimentos em campo é mais difícil entender a causa direta dos efeitos devido ao menor controle e às interações ambientais mais complexas (Calisi e Bentley 2009), e a recepção de sinais poder ser diferentes sob condições distintas (Endler 1993). A maior atividade em campo pode estar ligada às condições ambientais, como temperatura, luminosidade, características físicas da área, fatores que influenciam nas atividades dos caranguejos do gênero *Uca* (Honegger 1973a, 1973b, Bartolini *et al.* 2009, Masunari 2012, Sakagami *et al.* 2015), e também às marés, determinante nas atividades destes caranguejos (Bennett *et al.* 1957, Crane 1966, Honegger 1973b, Stillman & Barnwell 2004).

As duas espécies deste estudo coexistem e muitas vezes vivem em populações mistas, com caranguejos de ambas as espécies misturadas nos bancos de sedimento. Alguns trabalhos discutem diferenças na preferência pelo sedimento, com *U. leptodactyla* preferindo sedimentos mais arenosos, e *U. uruguayensis* sedimentos mais lamosos e próximos a marismas (Spivak 1991, Masunari 2006, Bezerra *et al.* 2006). Nos experimentos em campo o indivíduo residente foi escolhido ao acaso, não havendo, portanto, um controle da homogeneidade do sedimento dentro das réplicas, diferindo dos experimentos em laboratório, onde o sedimento foi homogeneizado antes de ser colocado nos microcosmos. Devido a não ter havido o controle da homogeneidade do sedimento nos experimentos em campo, podem ter havido diferenças na motivação dos caranguejos em manter/ obter este recurso, já que as características do recurso afetam a motivação (Jackson e Elwood 1989, Arnott e Elwood 2008, Elwood e Arnott 2012). Além disso, variações nas condições climáticas podem ter influenciado no comportamento dos caranguejos durante o decorrer do experimento em campo. As respostas em campo são complementares às em laboratório, e a presença dos competidores, fatores ambientais, e

características da população e da comunidade, também podem estar envolvidos nas respostas durante as lutas entre indivíduos de uma espécie quando em campo.

5. Conclusão

Neste estudo houveram diferenças nas lutas entre intraespecíficos na presença do estímulo interespecífico, não havendo correta identificação da espécie do competidor apenas pelo estímulo visual, com diferenças nas respostas ao estímulo direto e visual dos competidores intra- e interespecífico.

Na presença do interespecífico ocorrem menos comportamentos de ameaça, indicando menor agonismo, ou incerteza quanto à ameaça do interespecífico, e por isso, menos comportamentos que gerem agressividade nos rivais. A ameaça relativa apresentada pelo competidor, e a avaliação feita pelo adversário pode ser diferente entre as espécies. Além disso, as condições ambientais e o valor do recurso podem também afetar a motivação na disputa.

Este estudo traz respostas sobre como aspectos comportamentais das interações intraespecíficas podem ser afetadas por competidores de outras espécies. Entender como uma espécie interfere no comportamento em interações de outra espécie ajuda a compreender aspectos das populações, e suas respostas à estrutura da comunidade.

6. Referências

- Abrams, P. A., & Cortez, M. H.** 2015. The many potential indirect interactions between predators that share competing prey. *Ecological Monographs*, **85**(4), 625-641.
- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2008. Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, **76**, 529-542.
- Arnott, G. & Elwood, R. W.** 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour*, **77**, 991-1004.
- Backwell, P. R. Y, Jennions, M. D., Passmore, N. & Christy, J.** 1998. Synchronized courtship in fiddler crabs. *Nature*, **391**, 31-32.
- Backwell, P. R. Y. & Jennions, M. D.** 2004. Coalition among male fiddler crabs. *Nature*, **430**, 417.
- Backwell, P. R. Y., Matsumasa, M., Double, M., Roberts, A., Murai, M., Keogh, J. S. & Jennions, M. D.** 2007. What are the consequences of being left clawed in a predominantly right clawed fiddler crab? *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2723-2729.
- Barcellos, L. J. G., Ritter, F., Kreutz, L. C., Quevedo, R. M., Silva, L. B., Bedin, A. C., Finco, J. & Cericato, L.** 2007. Whole-body cortisol increases after direct and visual contact with a predator in zebrafish, *Danio rerio*. *Aquaculture*, **272**, 774-778.
- Bartolini, F., Penha-Lopes, G., Limbu, S., Paula, J. & Cannicci, S.** 2009. Behavioral responses of the mangrove fiddler crabs (*Uca annulipes* and *U. inversa*) to urban sewage loadings: results of a mesocosm approach. *Marine Pollution Bulletin*, **58**, 1860-1867.
- Beer, C. G.** 1959. Notes on the behavior of two estuarine crab species. *Transactions of the Royal Society of New Zeland*, **86**(3-4), 197-203.
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L.** 2006. *Ecology, Fourth Edition*. Blackwell Publishing Ltd. Oxford, UK.
- Bennett, M. F., Shriner, J. & Brown, R. A.** 1957. Persistent tidal cycles of spontaneous motor activity in the fiddler crab *Uca pugnax*. *Biological Bulletin*, **112**(3), 267-275.
- Bezerra, L. E. A., Dias, C. B., Santana, G. X. & Matthews-Cascon, H.** 2006. Spatial distribution of fiddler crabs (genus *Uca*) in a tropical mangrove of northeast Brazil. *Scientia Marina*, **70**(4), 759-766.

- Birch, L. C.** 1957. The meaning of competition. *The American Naturalist*, **91(856)**, 5 – 18.
- Booksmithe, I., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 2010a. Investigating the ‘dear enemy’ phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal Behaviour*, **79**, 419-423.
- Booksmithe, I., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 2010b. Interspecific assistance: fiddler crabs help heterospecific neighbours in territorial defence. *Biology Letters*, **6**, 748-750.
- Burford, F. R. L., McGregor P. K. & Oliveira, R. F.** 1998. Chorusing by male European fiddler crabs, *Uca tangeri*: a study of visual communication networks. *Acta Ethologica*, **1(1-2)**, 33-41.
- Calisi, R. M., & Bentley, G. E.** 2009. Lab and field experiments: are they the same animal? *Hormones and Behavior*, **56**, 1-10.
- Callander, S., Bolton, J., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 2012. A farewell to arms: males with regenerated claws fight harder over resources. *Animal Behaviour*, **84**, 619-622.
- Christy, J. H. & Salmon, M.** 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (Genus *Uca*). *Biological Reviews*, **59**, 483-509.
- Connel, J. H.** 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, **42(4)**, 710-723.
- Connel, J. H.** 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122(5)**, 661-696.
- Copeland, D. L., Levay, B., Sivaraman, B., Beebe-Fugloni, C. & Earley, R. L.** 2011. Metabolic costs of fighting are driven by contest performance in male convict cichlid fish. *Animal Behaviour*, **82(2)**, 271-280.
- Crane, J.** 1966. Combat, display and ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **251**, 459-472.
- Crane, J.** 1967. Combat and its ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) with special reference to *Uca rapax* (Smith). *Zoologica: New York Zoological Society*, **152(6)**, 49-77.
- Cubaynes, S., MacNulty, D. R., Stahlner, D. R., Quimbi, K. A., Smith, D. W. & Coulson, T.** 2014. Density-dependent intraspecific aggression regulates survival

- in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *Journal of Animal Ecology*, **83**, 1344-1356.
- Davies, N. B. & Krebs, J. R.** 2009. An introduction to behavioral ecology. 3th ed. Wiley-Blackwell.
- DeCarvalho, T. N., Watson, P. J. & Field, S. A.** 2003. Costs increase as ritualized fighting progresses within and between phases in the sierra dome spider, *Nerienne litigiosa*. *Animal Behaviour*, **68**, 473-482.
- Detto, T. & Backwell, P. R. Y.** 2009. The fiddler crab *Uca mjoebergi* uses ultraviolet cues in mate choice but not aggressive interactions. *Animal Behaviour*, **78**, 407-411.
- Detto, T., Backwell, P. R. Y., Hemmi, J. M. & Zeil, J.** 2006. Visually mediated species and neighbor recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 1661-1666.
- Dieckman, U. & Doebeli, M.** 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, **400**, 354-357.
- Dill, L. M.** 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**, 398-408.
- Dinesh, A. S. & Venkatesha, M. G.** 2014. Inter- and intraspecific interactions in two mealybug predators *Spalgis epius* and *Cryptolaemus montrouzieri* in the presence and absence of prey. *Bulletin of Entomological Research*, **104**, 48-55.
- Dungan, M. L.** 1986. Three-way interactions: barnacles, limpets and algae in a Sonoran Desert rocky zone. *The American Naturalist*, **127(3)**, 292-316.
- Durant, S. M.** 2000. Living with the enemy: avoidance of hyenas and lions by cheetahs in the Serengeti. *Behavioral Ecology*, **11(6)**, 624-632.
- Elwood, R. W. & Arnott, G.** 2012. Understanding how animals fight with Lloyd Morgan's canon. *Animal Behaviour*, **84**, 1095-1102.
- Endler, J. A.** 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **340**, 215-225.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1983. Evolution of fighting behavior: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, **102**, 387-410.
- Enquist, M. & Leimar, O.** 1987. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, **127**, 187-205.

- Enquist, M. & Leimar, O.** 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behaviour*, **39**, 1-9.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y., Segerdahl, N.** 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, **40**, 1-14.
- Ficetola, G. F. & Bernardi, F.** 2005. Interspecific social interactions and breeding success of the frog *Rana latastei*: A field study. *Ethology*, **111**, 764-774.
- Forsman, J. T., Seppänen, J. T. & Mönkkönen, M.** 2002. Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **269**, 1619-1623.
- Goldberg, D. E. & Barton, A. M.** 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *The American Naturalist*, **139**(4), 771-801.
- Goodale, E., Beauchamp, G., Magrath, R. D., Nieh, J. C. & Ruxton, G. D.** 2010. Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**(6), 354-361.
- Green, J. M.** 1971. Field and laboratory patterns of the tidepool cottid *Oligocottus maculosus* Girard. *Canadian Journal of Zoology*, **49**, 255-264.
- Grether, G. F., Anderson, C. N., Drury, J. P., Kirschel, A. N. G., Losin, N., Okamoto, K. & Peiman, K. S.** 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1289**, 48-68.
- Grether, G. F., Losin, N., Anderson, C. N. & Okamoto, K.** 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews*, **84**, 617-635.
- Hack, M. A.** 1997. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behavioral Ecology*, **8**(1), 28-36.
- Hazlett, B. A.** 1968. Effects of crowding on the agonistic behavior of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ecology*, **49**(3), 573-575.
- Heinrich, B. & Pepper, J. W.** 1998. Influence of competitors on caching behavior in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, **56**, 1083-1090.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J. & Worm, B.** 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**(4), 202-210.

- Honegger, H. W.** 1973a. Rhythmic motor activity responses of the California fiddler crab *Uca crenulata* to artificial light. *Marine Biology*, **18**, 19-31.
- Honegger, H. W.** 1973b. Rhythmic activity responses of the fiddler crab *Uca crenulata* to artificial tides and artificial light. *Marine Biology*, **21**, 196-202.
- Hourigan, T. F.** 1986. An experimental removal of a territorial pomacentrid: effects on the occurrence and behavior of competitors. *Environmental Biology of Fishes*, **15**(3), 161-169.
- Hyatt, G. W. & Salmon, M.** 1978. Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *U. pugnax*: A quantitative analysis. *Behaviour*, **65**(3/4), 182-211.
- Hyatt, G. W. & Salmon, M.** 1979. Comparative Statistical and information analysis of combat in the fiddler crabs, *Uca pugilator* and *U. pugnax*. *Behaviour*, **68**(1/2), 1-23.
- Jackson, N. W. & Elwood, R. W.** 1989. How animals make assessments: information gathering by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behaviour*, **38**, 951-957.
- Jaroensutasinee, M. & Tantichodok, P.** 2002. Effects of size and residency on fighting outcome in the fiddler crab, *Uca vocans heperiae* (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*, **75**(9), 1107, 1117.
- Jennions, M. D. & Backwell, P. R. Y.** 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **57**, 293-306.
- Kagawa, N. & Mugiya, Y.** 2000. Exposure of goldfish (*Carassius auratus*) to bluegills (*Lepomis macrochirus*) enhances expression of stress protein 70 mRNA in the brains and increases plasma cortisol levels. *Zoological Science*, **17**, 1061-1066.
- Knillmann, S. & Stampfli, N. C.** 2012. Intraspecific competition increases toxicant effects in outdoor pond microcosms. *Ecotoxicology*, **21**, 1857-1866.
- Lailvaux, S. P., Huyghe, K. & Van Damme, R.** 2012. Why can't we all just get along? Interspecific aggression in resident and non resident *Podarcis melisellensis* lizards. *Journal of Zoology*, **288**, 207-213.
- Losos, J. B.** 1985. An experimental demonstration of the species-recognition role of *Anolis dewlap* color. *Copeia*, **1985**(4), 905-910.
- Machado, G. B. O., Gusmão-Junior, J. B. L. & Costa, T. M.** 2013. Burrow morphology of *Uca uruguayensis* and *Uca leptodactylus* (Decapoda:

- Ocypodidae) from a subtropical mangrove forest in the western Atlantic. *Integrative Zoology*, **8**, 307-314.
- Manenti, R., Pennati, R. & Ficetola, G. F.** 2015. Role of the density and resource competition in determining aggressive behavior in salamanders. *Journal of Zoology*, **296**, 270-277.
- Marden, J. H. & Waage, J. K.** 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, **39**, 954-959.
- Martin, P. R., Fotheringham, J. R., Ratcliffe, L. & Robertson, R. J.** 1996. Response of American redstarts (suborder Passeri) and least flycatchers (suborder Tyranni) to heterospecific playback: the role of song in aggressive interactions and interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39**, 227-235.
- Masunari, S.** 2006. Distribuição e abundância dos caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23(4)**, 901-914.
- Masunari, S.** 2012. Hood construction as an indicator of the breeding period of the fiddler crab *Uca* (Leptuca) *leptodactyla* Rathbun, 1898 (Decapoda, Ocypodidae) from Guaratuba Bay, southern Brazil. *Crustaceana*, **85(10)**, 1153-1169.
- Maynard Smith, J. & Price, G. R.** 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, **246**, 15-18.
- Maynard Smith, J.** 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 209-221.
- McLennan, D. A. & Ryan, M. J.** 1999. Interspecific recognition and discrimination based upon olfactory cues in northern swordtails. *Evolution*, **53(3)**, 880-888.
- Molis, M.** 2010. Grazing impacts of, and indirect interactions between mesograzers associated with kelp (*Laminaria digitata*). *Journal of Phycology*, **46**, 76-78.
- Morales, H., Sanchis, V., Coromines, J., Ramos, A. J. & Marín, S.** 2008. Inoculum size and intraspecific interactions affects *Penicillium expansum* growth and patulin accumulation in apples. *Food Microbiology*, **25**, 378-385.
- Murray, B. G., Jr.** 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology*, **52(3)**, 414-423.
- Murray, B. G., Jr.** 1976. A critique of interspecific territoriality and character convergence. *The Condor*, **78(4)**, 518-525.
- Murray, B. G., Jr.** 1981. The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biological Reviews*, **56**, 1-22.

- Nilsson, P. A., Nilsson, K. & Nyström, P.** 2000. Does risk of intraspecific interactions induce shifts in prey size preferences in aquatic predators? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**, 268-275.
- Nishikawa, K. C.** 1987. Interspecific aggressive behavior in salamanders: species-specific interference or misidentification? *Animal Behaviour*, **35**, 263-270.
- Okuyama, T. & Bolker, B. M.** 2007. On quantitative measures of indirect interactions. *Ecology letters*, **10**, 264-271.
- Ord, T. J. & Stamps, J. A.** 2009. Species identity cues in animal communication. *The American Naturalist*, **174(4)**, 585-591.
- Paine, R. T.** 1984. Some approaches to modeling multi-species systems. In: *Exploitation of Marine Communities*, Ed. R. M. May, pp. 191-207.
- Peiman, K. S. & Robinson, B. W.** 2010. Ecology and evolution of resource related heterospecific aggression. *The Quarterly Review of Biology*, **85(2)**, 133-158.
- Perker, G. A.** 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, **47**, 223-243.
- Persson, L.** 1986. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology*, **67(2)**, 355-364.
- Pratt, A. E., Mclain, D. K. & Lathrop, G. R.** 2003. The assessment game in sand fiddler crab contests for breeding burrows. *Animal behaviour*, **65**, 945-955.
- Ptacek, M. B.** 2000. The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *Behavioural Processes*, **51**, 111-134.
- Resetarits Jr. W. J.** 1997. Interspecific competition and qualitative competitive asymmetry between two benthic stream fish. *Oikos*, **78(3)**, 429-439.
- Ridley, M.** 1995. *Animal Behavior*. 2nd ed. Massachusetts: Blackwell Publishing.
- Robinson, S. K. & Terborgh, J.** 1995. Interspecific aggression and habitat selection by Amazonian birds. *Journal of Animal Ecology*, **61(1)**, 1-11.
- Rosenberg, M. S.** 2001. The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. *Journal of Crustacean Biology*, **21(3)**, 839-869.
- Sakagami, M., Miyajima, A., Wada, K. & Kamada, M.** 2015. Claw-waving behavior by male *Uca lacteal* (Brachyura, Ocypodidae) in vegetated and un-vegetated habitats. *Journal of Crustacean Biology*, **35(2)**, 155-158.
- Samu, F., Sunderland, K. D., Topping C. J. & Fenlon, J. S.** 1996. A spider population in flux: selection and abandonment of artificial web-sites and the importance of

- intraspecific interactions in *Leptyphantes tenuis* (Araneae: Linyphiidae) in wheat. *Oecologia*, **106**, 228-239.
- Sanderson, B. L., Hrabik, T. R., Magnuson, J. J. & Post, D. M.** 1999. Cyclic Dynamics of a yellow perch (*Perca flavescens*) population in an oligotrophic lake: evidence for the role of intraspecific interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**, 1534-1542.
- Seppänen, J. T., Forsman, J. T., Mönkkönen, M. & Thomson, R. L.** 2007. Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*, **88**(7), 1622-1633.
- Siddon, C. E. & Witman, J. D.** 2004. Behavioral indirect interactions: multiple predator effects and prey switching in the rocky subtidal. *Ecology*, **85**(11), 2938-2945.
- Stillman, J. H. & Barnwell, F. H.** 2004. Relationship of daily and circatidal activity rhythms of the fiddler crab, *Uca princeps*, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides. *Marine Biology*, **144**, 473-482.
- Strauss, S. Y.** 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *TREE*, **6**(7), 206-210.
- Svanbäck, R. & Bolnick, D. I.** 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 839-844.
- Thresher, R. E.** 1976. Field experiments on species recognition by the threespot damselfish, *Eupomacentrus planifrons*, (Pisces: Pomacentridae). *Animal Behaviour*, **24**, 562-569.
- Trussel, G. C., Ewanchuk, P. J. & Bertness, M. D.** 2002. Field evidence of trait mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters*, **5**, 241-245.
- Walsh, M. R.** 2013. The evolutionary consequences of indirect interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**(1), 23-29.
- Warnock, W. G. & Rasmussen, J. B.** 2013. Assessing the effects of fish density, habitat complexity, and current velocity on interference competition between bull trout (*Salvelinus fontinalis*) in an artificial stream. *Canadian Journal of Zoology*, **91**, 619-625.
- Webster, M. S. & Hixon, M. A.** 2000. Mechanisms and individual consequences of intraspecific competition in a coral-reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, **196**, 187-194.

- Werner, E. E. & Peacor, S. D.** 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, **84**(5), 1083-1100.
- West-Eberhard, M. J.** 1979. Sexual selection, social competition, and evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **123**(4), 222-234.
- West-Eberhard, M. J.** 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology*, **58**(2), 155-183.
- Williams, B. G., Naylor, E. & Chatterton, T. D.** 1985. The activity patterns of New Zealand mud crabs under field and laboratory conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **89**, 269-282.
- Wootton, J. T.** 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *The American Naturalist*, **141**(1), 71-89.
- Wootton, J. T.** 1992. Indirect effects, prey susceptibility, and habitat selection: impacts of birds on limpets and algae. *Ecology*, **73**(3), 981-991.
- Zeil, J. & Hemmi, J. M.** 2006. The visual ecology of fiddler crabs. *Journal of Comparative Physiology*, **192**, 1-25.