



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CAMPUS DO LITORAL PAULISTA – CLP**

**Os menores são mais agressivos: o comportamento agonístico de *Leptuca
uruguayensis* em resposta a sobreposição territorial com competidores
heteroespecíficos**

Jonathann Yukio Arakaki

São Vicente – SP

2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CAMPUS DO LITORAL PAULISTA – CLP

**Os menores são mais agressivos: o comportamento agonístico de *Leptuca*
uruguayensis em resposta a sobreposição territorial com competidores
heteroespecíficos**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado para
obtenção de título de Bacharel em Ciências
Biológicas, com habilitação em Gerenciamento
Costeiro, pela Universidade Estadual Paulista “Júlio
de Mesquita Filho” – UNESP, Instituto de
Biociências, Campus do Litoral Paulista.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Tania Marcia Costa

Co-orientador: Dr. Fernando Rafael De Grande

São Vicente – SP

2022

Agradecimentos:

Agradeço a meus pais e toda família por sempre incentivar e estimular a dedicação aos estudos. Sem eles, nada disso teria sido possível. Agradeço pelos amigos conquistados ao longo de toda faculdade pelo companheirismo e por tornarem as horas de estudos e o ambiente universitário mais prazeroso e mais leve quando necessário. Sou grato pelas inúmeras horas de bebedeira pós aula que sempre renderam discussões científicas, reflexões filosóficas, conhecimento de vida e momentos de extravagância. Agradeço imensamente ao Mormasso e a Prof^a Tania pela orientação e ajuda na conclusão desse trabalho, assim como toda paciência e dedicação no meu processo de aprendizado. Ambos são inspirações e exemplos na construção do cientista que almejo ser. Agradeço aos membros do Labecom pela parceria e aprendizado adquirido através do dia a dia. É um prazer fazer parte desse grupo e trabalhar com tantas pessoas queridas que tornam o ambiente prazeroso sempre acompanhado daquele belo café. Por fim, agradeço aos professores e funcionários do IB – CLP pelo conhecimento transmitido ao longo de todos esses anos!

Resumo:

As mudanças do clima vêm alterando diversas condições ambientais e como consequência muitos organismos estão expandindo seus limites de distribuição em direção aos polos. Além das espécies, alguns habitats também vêm sofrendo alterações. É previsto, por exemplo, que os manguezais percam de 10% a 30% de suas áreas totais até 2100 devido ao aumento do nível do mar e pela ação antrópica. Os caranguejos-chama-maré são uma das espécies que habitam os manguezais e que ocupam zonas bem estabelecidas que vêm sofrendo alterações na distribuição e densidade devido ao adelgaçamento do manguezal e expansão latitudinal de novas espécies, obrigando que diversas espécies coabitem um menor espaço territorial e sobreponham seus territórios. Como a sobreposição territorial envolverá espécies de diferentes tamanhos, a capacidade de combate poderá ser determinante na garantia de recursos e consequentemente a sobrevivência. Nesse trabalho, nós avaliamos se o aumento da densidade e o tamanho dos competidores (heteroespecíficos) altera o comportamento agonístico de *Leptuca uruguayensis*. Por meio de um experimento laboratorial nós descobrimos que *L. uruguayensis* apresenta diferentes níveis de comportamentos agonísticos de acordo com o tamanho do seu oponente e a densidade na qual foi exposta. Nossos resultados indicam que o aumento da densidade poderá ocasionar o aumento do comportamento agonístico de *L. uruguayensis* e em maior intensidade com as espécies de tamanho similares. Portanto, em um cenário de expansão territorial dos chama-marés em função das mudanças do clima, espera-se que espécies de tamanho similares representem uma maior ameaça para as populações de *L. uruguayensis*.

Palavras-chave: sobreposição territorial; aumento do nível do mar; caranguejo-chama-maré

Abstract:

Climate change has been changing several environmental conditions and consequently many organisms are expanding their distribution limits towards the poles. In addition to species, some habitats have also undergone changes. For example, mangroves are expected to lose 10% to 30% of their total areas by 2100 due to rising sea levels and anthropic action. The fiddler crabs are one of the species that inhabit mangroves and occupy well established areas that have been undergoing changes in distribution and density due to the reduction of the mangrove and the latitudinal expansion of new species, forcing several species to cohabit with a smaller territorial space and overlap their territories. As the territorial overlap will involve species of different sizes, the combat capacity may be decisive in assurance resources and, consequently, in survival. In this work, we evaluated whether the increase in density and size of competitors (heterospecific) alters the agonistic behavior of *Leptuca uruguayensis*. Through a laboratory experiment, we found that *L. uruguayensis* exhibits different levels of agonistic behavior according to the size of its opponent and the density at which it was exposed. Our results indicate that the increase in density may cause an increase in the agonistic behavior of *L. uruguayensis* and in greater intensity with species of similar size. Therefore, in a scenario of territorial expansion of fiddler crabs due to climate changes, it is expected that species of similar size represent a greater threat to the populations of *L. uruguayensis*.

Keywords: territorial overlap; rising sea levels; climate change; caranguejo-chama-maré

Sumário:

1. Introdução	7
2. Material e Métodos	10
2.1 Área de estudo e espécies utilizadas	11
2.2 Comportamentos agonísticos em diferentes densidades	13
3. Resultados	14
4. Discussão	17
5. Referências bibliográficas	21

1. Introdução

As mudanças climáticas vêm alterando diversas condições ambientais, tais como a temperatura média global, o pH dos oceanos, o aumento do nível do mar, o regime hidrológico de diferentes regiões, dentre outras (Parmesan & Yohe 2003; Parmesan 2006; Guldberg & Bruno 2010; Bindoff et al. 2019). Dessa forma, os organismos vêm sofrendo diversas alterações em sua distribuição em decorrência da alteração dos habitats e recursos disponíveis (Rahel & Olden 2008; Guldberg & Bruno 2010; Bellard et al. 2012; Poloczanska et al. 2013). Um exemplo é o aumento de temperatura nas regiões de alta latitude favorecendo a expansão de novas espécies de acordo com sua tolerância térmica e capacidade de adaptação (Stachowicz et al. 2002; Harley et al. 2006; Chen et al. 2011). A presença de uma nova espécie pode alterar as comunidades diminuindo as áreas ocupadas por espécies nativas devido a competição por recursos (Duckworth & Badyaev 2007; Hejda et al. 2009; Wernberg et al. 2016; Scheffel et al. 2018). Outro fator a ser considerado é o grau de proximidade filogenética entre as espécies nativas e em expansão, já que as espécies congêneres são competidoras potencialmente mais impactantes, pois tendem a apresentar uma alta sobreposição de nicho (Brown et al. 2002; Skálová 2013). Entretanto, ainda são poucos os estudos que investigam os efeitos ocasionados pela presença de uma nova espécie. Especificamente no ambiente marinho, a revisão de Sorte et al. (2010) reportou a expansão territorial de 129 espécies. Do total de casos, 75% da migração ocorreu em direção aos polos e apenas 10% dos estudos investigaram os efeitos ocasionados pela presença da nova espécie (Sorte et al. 2010).

Além das espécies, diversos habitats vêm sofrendo alterações. Especificamente no território brasileiro, a flexibilização da legislação ambiental durante o governo de Jair Bolsonaro contribuiu para o aumento do desmatamento da Amazônia, liberação de agrotóxicos (Barbosa et al. 2021) e oferecem um sério risco aos manguezais em

favorecimento a carcinocultura (Ottoni et al. 2021). De maneira global os manguezais continuam a diminuir suas áreas de distribuição por toda a sua extensão (Friess et al. 2019). Estão previstas perdas de 10 a 15% de sua área de distribuição até 2100 devido ao aumento do nível do mar (Alongi 2008) e supondo que não haja nenhum espaço de acomodação (migração em direção ao ambiente terrestre), as perdas podem chegar a 30% (Schuerch et al. 2018). O aumento da frequência e intensidade de eventos extremos também representa uma ameaça, visto que secas e tempestades estão associadas a morte de manguezais (Friess et al. 2019). Dessa forma, zonas de ocupação costeiras bem estabelecidas entre os organismos podem ser diretamente afetadas devido ao aumento do nível do mar e estreitamento dos manguezais, obrigando que diversas espécies passem a sobrepor seus territórios verticalmente (e.g., Sanches et al. 2018), o que pode ocasionar o aumento da competição interespecífica por recursos, como espaço e alimento.

Os caranguejos-chama-maré são umas das espécies que habitam os manguezais e que estão alterando sua faixa de distribuição (Johnson 2014; Rosemberg 2018). A temperatura da água oceânica é um fator que limita a distribuição de *Minuca pugnax* durante a fase larval (Sanford et al. 2006). Johnson (2014) observou que um aumento de 1,3°C da temperatura média da água oceânica foi acompanhado por uma expansão de 80km em direção ao norte da costa dos EUA por *M. pugnax*, sendo que essa espécie aumentou sua densidade de tocas cerca de seis vezes em um período de 5 anos, apesar de ser uma densidade baixa quando comparada as densidades de outras populações encontradas em sua faixa histórica de ocupação (Martínez-Soto & Johnson 2020). *Leptuca cumulanta*, uma espécie que habita a costa brasileira, também se expandiu e na última década teve um aumento na densidade de cerca de vinte vezes na recente área de expansão (Arakaki et al. 2020). A expansão territorial parece ser uma realidade possível para outras espécies que habitam a costa brasileira, visto que seus limites de distribuição

são determinados pela temperatura mais baixa das águas oceânicas (De Grande et al. 2021). Dessa forma, é plausível supor que as mudanças do clima permitirão que outras espécies de chama-maré expandam suas áreas de ocorrência para maiores latitudes, sobrepondo seus territórios latitudinalmente com outras espécies e aumente sua densidade populacional a longo prazo.

Os machos de caranguejos-chama-maré apresentam um dos quelípodos hipertrofiado, utilizado em displays reprodutivos para cortejar as fêmeas e em comportamentos agonísticos (empurrando, agarrando e até mesmo lançando seu oponente), defendendo sua toca e a área ao redor dela contra possíveis intrusos (Crane 1975; Fogo et al. 2019). Quando o intruso é um indivíduo flutuante (que perdeu ou abandonou sua toca), a intensidade do combate envolvendo a disputa de território é maior, visto que eles representam maior ameaça aos residentes já que seu objetivo é despejar e ocupar o território dos mesmos (Booksmythe et al. 2010). A duração e o sucesso das lutas entre os caranguejos-chama-maré encontram-se relacionados com o tamanho da carapaça/quelípodo (capacidade de combate) dos oponentes (Michael 1978; Booksmythe et al. 2010). Brigas entre indivíduos de *Austruca mjoebergi* de tamanho discrepantes tendem a não ocorrer, indicando que os indivíduos menores avaliam sua própria condição e dessa forma evitam entrar em conflitos com indivíduos maiores (Morrel et al. 2005). Nesse contexto, a sobreposição vertical e latitudinal entre as espécies envolvendo organismos de maiores e menores tamanho poderá ocasionar novas interações, obrigando as espécies investirem mais energia em comportamentos agonísticos e até mesmo prejuízos para as espécies com menor capacidade competitiva.

Dentre as espécies de chama-maré que habitam a costa brasileira *Leptuca uruguayensis* Nobili (1901) é a que mais se estende ao sul, apresentando uma distribuição entre o Rio de Janeiro, Brasil, até o estuário de Bahia Blanca, Argentina (Thurman et al.

2013; Truchet et al. 2019). Na região do Rio de Janeiro (Thurman et al. 2013), São Paulo (Checon & Costa 2017) e Paraná (De Grande et al. 2021), além da sua faixa de distribuição original (Venezuela até a costa da Paraíba (Crane 1975)), já foram reportados a presença de *L. cumulanta*, uma espécie que vem expandindo sua faixa de distribuição e passou a coexistir com *L. uruguayensis* (Arakaki et al. 2020). Na mesma região *L. uruguayensis* já convive com outras espécies de chama-maré tanto de tamanho similar (i.e., *L. leptodactyla*) quanto de tamanho superior ao seu (i.e., *L. thayeri* e *Minuca burgersi*, dentre outras) (Thurman et al. 2013; Checon & Costa 2017). Baseado nas previsões de De Grande et al. (2021) (expansão dos caranguejos-chama-maré brasileiros) e Alongi (2008), Guldberg & Bruno (2010), Schuerch et al. (2018) e Friess et al. (2019) (diminuição dos manguezais), populações de *L. uruguayensis* poderão conviver com outras espécies de chama-maré por meio de duas maneiras: (1) sobreposição vertical da faixa de distribuição de diferentes espécies devido ao adelgaçamento do manguezal, e, (2) sobreposição latitudinal devido à expansão de novas espécies. Dessa forma, nós avaliamos a interação de *L. uruguayensis* com outras quatro espécies de chama-maré (incluindo uma que está se expandindo – *L. cumulanta*) em diferentes densidades para investigar como o tamanho e a densidade poderão influenciar o comportamento agonístico de *L. uruguayensis* em um cenário ocasionado pelas mudanças do clima. Como os recursos disponíveis nos habitats são limitados, nós esperamos que a quantidade de comportamentos agonísticos aumente com o aumento da densidade. Por outro lado, lutas entre indivíduos com diferença de tamanho de uma mesma espécie tendem a não ocorrer, e, portanto, nós esperamos que as interações entre espécies de tamanhos discrepantes sejam menos drásticas

2. Material e Métodos

2.1 Espécies utilizadas e área de estudo

Das quatro espécies utilizadas em nosso experimento, duas (*Leptuca cumulanta* e *L. leptodactyla*) apresentam um tamanho similar e duas (*L. thayeri* e *Minuca burgersi*) apresentam um tamanho superior ao de *L. uruguayensis*. As quatro espécies foram escolhidas, pois de acordo com a distribuição na zona entremarés são as que provavelmente se sobreporão em maior grau ao território de *L. uruguayensis*. *Leptuca cumulanta* e *L. thayeri* ocorrem em regiões próximas da zona inferior do entremarés, habitando zonas de sedimentos mais finos; enquanto *L. uruguayensis* ocorre na região superior do entremarés, habitando regiões de sedimento siltoso-arenoso; *L. leptodactyla* e *M. burgersi* ocorre em regiões próximas ao supralitoral, habitando regiões com sedimentos arenosos (Thurman et al. 2013; Checon & Costa 2017; Arakaki et al. 2020). Atualmente já existe uma baixa sobreposição territorial entre estas espécies em suas áreas de ocupação (Checon & Costa 2017). Entretanto, o aumento do nível do mar poderá obrigar com que elas convivam em uma área mais restrita, resultando numa alta sobreposição territorial sobre *L. uruguayensis* de espécies que habitavam abaixo e acima de sua ocorrência na região entremarés.

Todos os espécimes foram coletados na região estuarina de Santos/São Vicente (23°59'16.83"S - 46°24'29.30"W), no município de Praia Grande – SP. Essa região é caracterizada pela presença de *Rhizophora mangle* Linnaeus (1753), *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn (1807) e *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm, formando uma floresta tipicamente de manguezal do sudeste brasileiro (Cordeiro & Costa 2010). Utilizamos apenas indivíduos adultos e machos em nosso experimento, visto que as interações agonísticas são conspícuas e bem caracterizadas para esse sexo (De Grande et al. 2018; Sanches et al. 2018; Fogo et al. 2019). Para *L. uruguayensis* e para as espécies de tamanho similar ao seu (*L. leptodactyla* e *L. cumulanta*) utilizamos apenas indivíduos

entre 7,6 – 10,6 mm de largura de carapaça (LC) (tamanho de LC estabelecidos para machos adultos de acordo com: Pralon & Negreiros-Fransozo 2008; Hirose et al. 2013; Checon & Costa 2018). Para as espécies de tamanho superior ao de *L. uruguayensis* (*L. thayeri* e *M. burgersi*) utilizamos apenas indivíduos entre 13,5 – 17,5 mm de LC (tamanho de LC estabelecidos para machos adultos de acordo com: Negreiros-Fransozo et al. 2003; Benetti & Negreiros-Fransozo 2004). As densidades (baixa, média e alta) foram estabelecidas de acordo com a caracterização populacional das cinco espécies em suas áreas naturais de ocorrência (Tabela 1). As coletas e o experimento laboratorial foram realizados entre os meses de Julho a Novembro de 2019.

Tabela 1. Densidade mínima, média e máxima (indivíduos/m²) das espécies de *Minuca burgersi*, *Leptuca thayeri*, *Leptuca cumulanta*, *Leptuca leptodactyla* e *Leptuca uruguayensis* em suas áreas naturais de ocorrência.

Espécie	Densidade (ind/m ²)			Referência
	Mínima	Média	Máxima	
<i>Minuca burgersi</i>		3,71		Checon & Costa (2017)
		10,8		Benetti et al. (2007)
		12,6		Benetti et al. (2007)
<i>Leptuca thayeri</i>	0,54	2,0	10,0	Masunari (2006)
	2,0	9,71	-	Checon & Costa (2017)
	2,8	8,5	13,8	Bezerra & Matthews-Cascon (2007)
<i>Leptuca cumulanta</i>	-	0,14	-	Checon & Costa (2017)
	0,8	2,93	7,6	Arakaki et al. (2020)
	-	6,7	-	Koch et al. (2005)
	-	56,3	-	Koch et al. (2005)
<i>Leptuca leptodactyla</i>	0,07	17,5	-	Checon & Costa (2017)
	0,04	141,83	240,0	Masunari (2006)
<i>Leptuca uruguayensis</i>	0,23	8,5	-	Checon & Costa (2017)
	2,7	11,87	31,8	Arakaki et al. (2020)
	<4,0	-	42,0	César et al. (2005)
	12,0	-	71,0	Martins & Masunari (2013)
	7,0	38,10	84,0	Masunari (2006)

2.2 Comportamentos agonísticos em diferentes densidades

Para avaliar se o número de comportamentos agonísticos de *L. uruguayensis* é alterado em decorrência da densidade e do tamanho de diferentes espécies, nós apresentamos a um indivíduo focal de *L. uruguayensis* outras quatro espécies de caranguejo-chama-maré que, potencialmente poderão sobrepor seus territórios ao de *L. uruguayensis* em baixa, média e alta densidade. Para isso, nós submetemos um indivíduo de *L. uruguayensis* em tratamentos com diferentes densidades de *L. leptodactyla*, *L. cumulanta* (que apresentam um tamanho similar ao de *L. uruguayensis*), *Leptuca thayeri*, *M. burgersi* (que apresentam um tamanho superior ao de *L. uruguayensis*) e indivíduos coespecíficos como tratamento controle, totalizando 5 grupos experimentais com 3 densidades por grupo. Entre os diferentes tratamentos nós observamos e contabilizamos os seguintes comportamentos agonísticos (baseado em Booksmythe et al. 2010): tocar/empurrar (utilizar a superfície externa do quelípodo para tocar/empurrar o adversário) e agarrar (os caranguejos entrelaçam seus quelípodos empurrando um ao outro).

Após a coleta, os caranguejos foram mantidos por 24h em containers individuais com 10 ml de água (salinidade 27), em uma temperatura média ($\pm$ desvio padrão) de $26,3 \pm 2,1^{\circ}\text{C}$ e alimentados com ração de peixe macerada (Poytara[®]). Nós utilizamos terrários de 2025cm² (45x45x30cm, comprimento, largura e altura, respectivamente), no qual um de *L. uruguayensis* foi exposto a: 1, 2 e 3 indivíduos das espécies de tamanho superior ao de *L. uruguayensis*, mimetizando as densidades de 5, 10 e 15 indivíduos/m²; e à 4, 8 e 16 indivíduos das espécies tamanho similar ao de *L. uruguayensis*, mimetizando as densidades de 20, 40 e 80 indivíduos/m². Para que os indivíduos ficassem visíveis durante o experimento e não fosse possível a escavação de tocas, os terrários foram preenchidos apenas com 1 cm de sedimento do ambiente natural das espécies. Os caranguejos

(incluindo o indivíduo focal) foram inseridos nos terrários de acordo com a densidade de cada tratamento e mantidos por 1h para aclimação. Em seguida, foram observadas e contabilizadas as quantidades de comportamentos agonísticos apresentados pelo indivíduo focal de *L. uruguayensis* durante 10 minutos (10n x 15 tratamentos). Os comportamentos de tocar/empurrar e agarrar foram comparados separadamente entre as densidades (fator fixo, com 3 níveis: densidade baixa, média e alta), tamanhos (fator fixo, ortogonal, com 2 níveis: tamanho similar e superior à de *L. uruguayensis*) e espécie (fator aninhado à tamanho) por meio de uma análise de variância (ANOVA aninhada). Em caso de diferenças significativas, um teste à posteriori de Tukey foi realizado. Nós assumimos um nível de significância de 95% em nossas análises.

3. Resultados

Machos de *L. uruguayensis* apresentaram diferenças no comportamento de tocar/empurrar de acordo com o tamanho da espécie e a densidade na qual foi exposta (ANOVA: $F = 2.2430$, $MS = 10.152$, $p = 0.027938$) (Fig. 1). Em alta densidade, *L. uruguayensis* executou este comportamento agonístico com as espécies de tamanho similar cerca de 15 vezes mais do que quando exposto às espécies de tamanho superior (Fig. 1-A). Em densidade média, *L. uruguayensis* executou maiores quantidades de tocar/empurrar para as espécies de tamanho similar do que as grandes, embora não tenha sido observado diferença entre *L. cumulanta* e *M. burgersi* (Fig. 1-B). Em baixa densidade o tamanho da espécie não interferiu o comportamento de *L. uruguayensis* (Fig. 1-C).

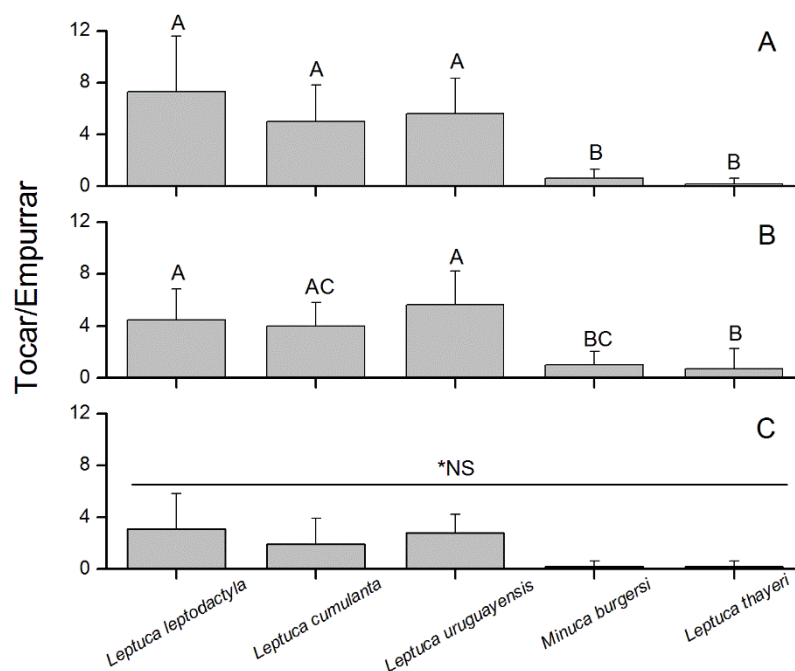


Figura 1. Média $\pm$ desvio padrão do comportamento de tocar/empurrar executado por *Leptuca uruguayensis* em alta (A), média (B) e baixa (C) densidade exposta à coespecíficos e outras quatro espécies: *Leptuca leptodactyla*, *Leptuca cumulanta*, *Minuca burgersi* e *Leptuca thayeri*. Letras diferentes acima da média indicam diferença entre os tratamentos (teste de Tukey, $P < 0.05$). *NS: Não significativo.

Para o comportamento de agarrar, *L. uruguayensis* apresentou diferenças de acordo com a densidade na qual foi exposta, independentemente do tamanho e a espécie que constituía o tratamento (ANOVA: $F = 6.4170$, $MS = 22.64$, $p = 0.002177$). Em baixa densidade, *L. uruguayensis* apresentou menos comportamentos agonísticos de agarrar quando comparada à média e alta densidade, embora nenhuma diferença tenha sido observada entre as últimas (Fig. 2). Além disso, *L. uruguayensis* apresentou maior número de comportamentos de agarrar com as espécies de tamanho similar do que quando comparado com as espécies grandes, independentemente da densidade (ANOVA: $F = 28.7951$, $MS = 101.5933$, $p < 0.0001$) (Fig. 3). Em média, *L. uruguayensis* apresentou

cerca de 30 vezes mais o comportamento de agarrar quando exposto as espécies de tamanho similar do que quando exposto com as espécies de tamanho superior (Fig. 3).

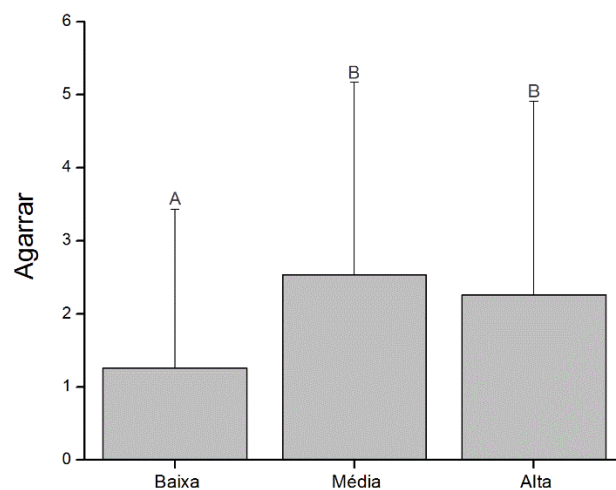


Figura 2. Média $\pm$ desvio padrão do comportamento de agarrar executado por *Leptuca uruguayensis* em baixa, média e alta densidade levando em consideração as cinco espécies. Letras diferentes acima da média indicam diferença entre os tratamentos (teste de Tukey, $P < 0.05$).

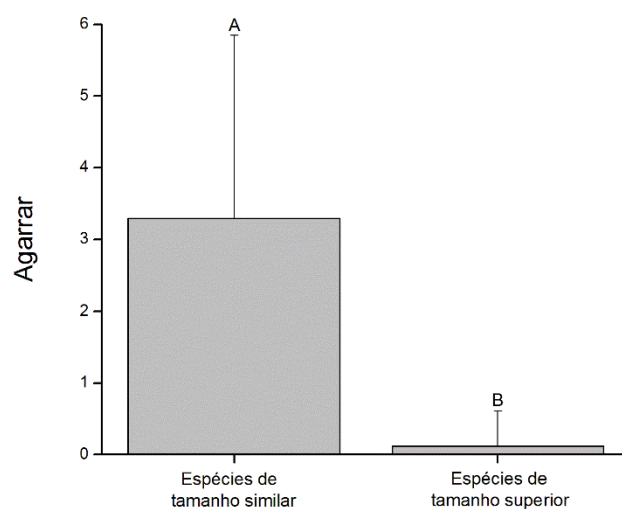


Figura 3. Média $\pm$ desvio padrão do comportamento de agarrar executado por *Leptuca uruguayensis* em tratamentos com espécies de tamanho similar e espécies de tamanho superior. Letras diferentes acima da média indicam diferença entre os tratamentos (teste de Tukey, $P < 0.05$).

4. Discussão

As alterações territoriais ocasionadas pelas mudanças do clima poderão prejudicar as espécies residentes devido ao aumento de interações agonísticas em um cenário de sobreposição vertical e latitudinal, incluindo as espécies que se encontram em expansão. Nós descobrimos que *L. uruguayensis* apresenta diferentes níveis de comportamentos agonísticos de acordo com o tamanho do seu oponente e a densidade na qual foi exposta. Em baixas densidades os machos de *L. uruguayensis* apresentam um nível menor de agressividade aos seus opositores, independentemente do tamanho destes. Já nas densidades intermediárias e altas, os machos de *L. uruguayensis* aumentam o nível de agressividade aos seus opositores e respondem de forma mais intensa às espécies de tamanho similares ao seu. Nossos resultados indicam que o aumento da densidade em decorrência da sobreposição de territórios poderá ocasionar o aumento do comportamento agonístico de *L. uruguayensis* e em maior intensidade com as espécies de tamanho similares.

Corroboramos que o tamanho corporal é um dos principais fatores que afetam as disputas dos caranguejos-chama-maré, onde combates interespecíficos entre espécies de diferentes tamanhos tendem a não ocorrer. O mesmo padrão comportamental foi observado em grupos interespecíficos (*Leptuca leptodactyla* x *Minuca rapax*) de maior tamanho corporal (Santos et al. 2015) e entre intraespecíficos de tamanhos antagônicos de *Austruca mjoebergi* (Morrel et al. 2005). A baixa interação entre espécies de diferentes tamanhos pode ser explicada pela diferença da forma e estrutura das tocas das diferentes

espécies (Santos et al. 2015). Os indivíduos maiores são incapazes de entrar em tocas mais estreitas (Bolton et al. 2013), e, portanto, as motivações pela disputa de uma mesma toca entre indivíduos de tamanho discrepantes tornam-se menores. Entretanto, o fato de não haver interações não necessariamente implica em ausência de prejuízos à *L. uruguayensis*.

Além da toca, os caranguejos-chama-maré podem competir por outros recursos, como espaço, alimentação e reprodução. A densidade também pode modificar aspectos relacionados as estratégias reprodutivas (Derivera et al. 2003; Ribeiro et al. 2010). Fêmeas de *Leptuca beebei* são mais propensas a procurarem parceiros reprodutivos em altas densidades (Derivera et al. 2003), casais de *L. uruguayensis* acasalam principalmente na superfície em baixas densidades e dentro de tocas em altas densidades de acordo com a proporção de fêmeas receptivas (Ribeiro et al. 2010) e machos de *Austruca mjoebergi* não reconhecem a fêmea da própria espécie em assembleias mistas (Sanches et al. 2018). Fornecemos pistas de que as interações agonísticas são mais evidentes entre espécies de tamanho similares provavelmente por competirem por um recurso essencial a sua sobrevivência: a toca. Entretanto, outras formas de competição indireta devem ser investigadas entre espécies de tamanhos discrepantes que coabitam o mesmo nicho territorial.

Como os recursos podem ser limitados, esperávamos que o aumento da densidade aumentasse o comportamento agonístico de *L. uruguayensis*, e isso foi observado através do nosso experimento. Investir em comportamentos agonísticos exige um gasto energético pelos caranguejos-chama-maré, podendo existir um limite entre custo-benefício na defesa de sua toca e na alimentação. *Paraleptuca crassipes* aumenta sua agressividade em densidades mais altas, suportando a hipótese de que populações em maiores densidades apresentam maiores níveis de competição (Mansfield 2009). A

densidade local pode ter relação com a área e o tempo de alimentação de *L. uruguayensis*, e a presença de vizinhos pode reduzir o tempo de alimentação devido a interferência ocasionada pela presença de outros indivíduos (Di Virgilio & Ribeiro 2013). Dessa forma, o aumento de densidade de caranguejos implica em áreas maiores de forrageamento e períodos mais longos de alimentação para compensar os custos da competição (Di Virgilio & Ribeiro 2013). Dada a previsão de diminuição dos manguezais e o aumento de densidade de espécies em expansão, menos áreas poderão estar disponíveis para os caranguejos-chama-maré, o que implicaria no aumento da agressividade entre organismos que compartilham o mesmo recurso alimentar.

O limite de distribuição das espécies de caranguejo-chama-maré que habitam a costa da América do Sul é delimitado pela tolerância térmica das águas mais frias durante o estágio larval (De Grande et al. 2021). Consequentemente, o aumento da temperatura da superfície do mar poderá permitir a expansão dessas espécies em direção aos polos (De Grande et al. 2021). Uma das espécies em que foi reportada tal movimento, *L. cumulanta*, não diferiu a agressividade de *L. uruguayensis* dentre as espécies de tamanho similar, e assim como demonstrado por Arakaki et al. (2020) indicam ser capazes de coabitarem o mesmo espaço territorial. Embora a coexistência entre essas duas espécies seja possível, o estudo de Arakaki et al. (2020) foi conduzido em um cenário de baixa densidade, sendo que a manipulação da densidade no presente estudo resultou no aumento das interações agonísticas de *L. uruguayensis*. Por outro lado, nossos resultados demonstraram que *L. leptodactyla* é um forte competidor com *L. uruguayensis* devido as interações em alta e média densidade serem tão significativas quanto as interações coespecíficas e, portanto, em um cenário de sobreposição territorial apresenta um grande potencial de prejuízos a *L. uruguayensis*. Dessa forma, populações monoespecíficas de *L. uruguayensis* ao sul do continente brasileiro poderão ser afetadas devido ao avanço de

outras espécies, gerando outras formas de interações que devem ser investigadas por estudos futuros, assim como o monitoramento do movimento das espécies em expansão.

Os manguezais da região Sudeste do litoral brasileiro estão diminuindo mais rapidamente devido a estreita planície costeira e a alta ação antrópica (Godoy & Lacerda 2015). A expansão dos caranguejos-chama-maré também vem sendo registrada há mais de dez anos (Checon & Costa 2017; Arakaki et al. 2020), além de outras espécies estuarinas como a garça azul *Egretta caerulea* que colonizou áreas ao Sul do continente brasileiro (Gianuca et al. 2012) e a grama marinha *Halophila decipiens* que foi registrada no Rio de Janeiro e posteriormente no litoral de São Paulo (Gorman et al. 2016). Na costa dos EUA já foram observados que a expansão e consequentemente a presença de *Minuca pugnax* em uma área de marismas reduziu a biomassa de microalgas bentônicas em até 74%, podendo afetar indiretamente a cadeia alimentar local (Johnson et al. 2020) e demonstraram ser capazes de escavarem em solos mais compactos do que em suas áreas naturais de ocorrência (Wong et al. 2020). A bioturbação ocasionada pela escavação e alimentação de *M. pugnax* pode afetar negativamente o estabelecimento e germinação de mudas, e consequentemente poderá afetar da mesma forma para os ecossistemas em que estão se expandindo (Smith & Tyrrel 2012; Wong et al. 2021). Dessa forma, além do cenário proposto nesse estudo ser uma realidade plausível ao longo dos próximos anos, os efeitos da expansão, presença de novas espécies e aumento da densidade podem ser muito mais complexos do que imaginamos, podendo alterar não apenas as interações entre heteroespecíficos, mas sim uma gama de interações ecológicas nas quais esses organismos estão inseridos e desempenham um papel fundamental.

Os caranguejos-chama-maré são considerados um grupo chave nos sistemas estuarinos devido sua atividade de bioturbação (Reinsel 2004; Natálio et al. 2017), sendo consideradas engenheiros do ecossistema por modificar o ambiente de diversas maneiras

e afetar a disponibilidade de recursos para outros organismos (Jones et al. 1994; Smith et al. 2009; Citadin et al. 2016). Descobrimos que o aumento da densidade poderá provocar o aumento da agressividade de *L. uruguayensis* e em maior grau com as espécies de tamanho similares, incluindo uma espécie em expansão (*L. cumulanta*). Dada a importância ecológica dos chama-marés, novos estudos com esses organismos devem ser realizados, investigando os efeitos que as mudanças do clima poderão ocasionar nas populações dos caranguejos-chama-maré assim como essa nova dinâmica populacional poderá alterar os processos ecológicos nas quais estão inseridas.

5. Referências bibliográficas

Alongi, D. M. (2008). Mangrove forests: resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(1), 1-13.

Arakaki, J. Y., De Grande, F. R., Arvigo, A. L., Pardo, J. C. F., Fogo, B. R., Sanches, F. H., ... & Costa, T. M. (2020). Battle of the borders: Is a range-extending fiddler crab affecting the spatial niche of a congener species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 532, 151445.

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology letters*, 15(4), 365-377.

Benetti, A. S., Negreiros-Fransozo, M. L., & Costa, T. M. (2007). Population and reproductive biology of the crab *Uca burgersi* (Crustacea: Ocypodidae) in three subtropical mangrove forests. *Revista de Biología Tropical*, 55(Su1), 55-70.

Bezerra, L. E. A., & Matthews-Cascon, H. (2007). Population and reproductive biology of the fiddler crab *Uca thayeri* Rathbun, 1900 (Crustacea: Ocypodidae) in a tropical mangrove from Northeast Brazil. *Acta oecologica*, 31(3), 251-258.

Bindoff, N. L., Cheung, W. W., Kairo, J. G., Arstegui, J., Guinder, V. A., Hallberg, R., ... & ODonoghue, S. (2019). Changing ocean, marine ecosystems, and

dependent communities. In *IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate*.

Bolton, J., Backwell, P. R., & Jennions, M. D. (2013). Density dependence and fighting in species with indeterminate growth: a test in a fiddler crab. *Animal Behaviour*, 85(6), 1367-1376.

Booksmythe, I., Jennions, M. D., & Backwell, P. R. (2010). Investigating the 'dear enemy' phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal Behaviour*, 79(2), 419-423.

Brown, B. J., Mitchell, R. J., & Graham, S. A. (2002). Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology*, 83(8), 2328-2336.

César, I. I., Armendáriz, L. C., & Becerra, R. V. (2005). Bioecology of the fiddler crab *Uca uruguayensis* and the burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* (Decapoda, Brachyura) in the Refugio de Vida Silvestre Bahía Samborombón, Argentina. *Hydrobiologia*, 545(1), 237-248.

Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.

Checon, H. H., & Costa, T. M. (2017). Fiddler crab (Crustacea: Ocypodidae) distribution and the relationship between habitat occupancy and mouth appendages. *Marine Biology Research*, 13(6), 618-629.

Checon, H. H., & Costa, T. M. (2018). The importance of considering small-scale variability in macrobenthic distribution: spatial segregation between two fiddler crab species (genus *Leptuca*) (Decapoda, Ocypodidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 108.

Citadin, M., Costa, T. M., & Netto, S. A. (2016). The response of meiofauna and microphytobenthos to engineering effects of fiddler crabs on a subtropical intertidal sandflat. *Austral Ecology*, 41(5), 572-579.

Cordeiro, C. A. M. M., & Costa, T. M. (2010). Evaluation of solid residues removed from a mangrove swamp in the São Vicente Estuary, SP, Brazil. *Marine pollution bulletin*, 60(10), 1762-1767.

Crane, J. (1975). *Fiddler Crabs of the World*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 736p.

De Grande, F. R., Granado, P., Sanches, F. H. C., & Costa, T. M. (2018). Organic matter affects fiddler crab distribution? Results from field and laboratorial trials. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 212, 138-145.

De Grande, F. R., Arakaki, J. Y., Marochi, M., & Costa, T. M. (2021). Cold water temperatures define the poleward range limits of south American fiddler crabs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 260, 107494.

Derivera, C. E., Backwell, P. R., Christy, J. H., & Vehrencamp, S. L. (2003). Density affects female and male mate searching in the fiddler crab, *Uca beebei*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(2), 72-83.

Di Virgilio, A., & Ribeiro, P. D. (2013). Spatial and temporal patterns in the feeding behavior of a fiddler crab. *Marine biology*, 160(4), 1001-1013.

Duckworth, R. A., & Badyaev, A. V. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(38), 15017-15022.

Fogo, B. R., Sanches, F. H., & Costa, T. M. (2019). Testing the dear enemy relationship in fiddler crabs: Is there a difference between fighting conspecific and heterospecific opponents?. *Behavioural processes*, 162, 90-96.

Friess, D. A., Rogers, K., Lovelock, C. E., Krauss, K. W., Hamilton, S. E., Lee, S. Y., ... & Shi, S. (2019). The state of the world's mangrove forests: past, present, and future. *Annual Review of Environment and Resources*, 44, 89-115.

Gianuca, D., Gianuca, A. T., & Vooren, C. M. (2012). Abundance, breeding and food of the Little Blue Heron *Egretta caerulea* (Aves, Ardeidae) in the Patos Lagoon estuary, a recently colonized area in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 102(1), 19-25.

Godoy, M. D., & Lacerda, L. D. D. (2015). Mangroves response to climate change: a review of recent findings on mangrove extension and distribution. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(2), 651-667.

Gorman, D., Turra, A., Bergstrom, E. R., & Horta, P. A. (2016). Population expansion of a tropical seagrass (*Halophila decipiens*) in the southwest Atlantic (Brazil). *Aquatic Botany*, 132, 30-36.

Harley, C. D., Randall Hughes, A., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J., Thornber, C. S., ... & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, 9(2), 228-241.

Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, 97(3), 393-403.

Hirose, G. L., Fransozo, V., Tropea, C., López-Greco, L. S., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2013). Comparison of body size, relative growth and size at onset sexual maturity of *Uca uruguayensis* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) from different latitudes in the south-western Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 781-788.

Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523-1528.

Johnson, D. S. (2014). Fiddler on the roof: a northern range extension for the marsh fiddler crab *Uca pugnax*. *Journal of Crustacean Biology*, 34(5), 671-673.

Johnson, D. S., Martínez-Soto, K. S., Pant, M., Wittingham, S. S., & Goetz, E. M. (2020). The fiddler crab *Minuca pugnax* (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) reduces saltmarsh algae in its expanded range. *The Journal of Crustacean Biology*, 40(6), 668-672.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.

Koch, V., Wolff, M., & Diele, K. (2005). Comparative population dynamics of four fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*) from a North Brazilian mangrove ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 177-188.

Mansfield C., 2009. The effects of density on intraspecific aggression in the fiddler crab, *Uca crassipes*, on Mo'orea, French Polynesia. UCB Moorea class: biology and geomorphology of Tropical Islands, available online at <http://escholarship.org/uc/item/2jz4s7z8>.

Martins, S. B., & Masunari, S. (2013). Temporal distribution in the abundance of the fiddler crab *Uca (Leptuca) uruguayensis* Nobili, 1901 (Decapoda: Ocypodidae) from Garças River mangrove, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Nauplius*, 21(2), 151-159.

Martínez-Soto, K. S., & Johnson, D. S. (2020). The density of the Atlantic marsh fiddler crab (*Minuca pugnax*, Smith, 1870) (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae) in its expanded range in the Gulf of Maine, USA. *The Journal of Crustacean Biology*, 40(5), 544-548.

Masunari, S. (2006). Distribution and abundance of fiddler crabs *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) in Guaratuba Bay, Parana State, southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4), 901-914.

Michael, S. (1978). Combat in the fiddler crabs *Uca pugilator* and *U. pugnax*: a quantitative analysis. *Behaviour*, 65(1-2), 182-211.

Morrell, L. J., Backwell, P. R., & Metcalfe, N. B. (2005). Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: what determines duration?. *Animal Behaviour*, 70(3), 653-662.

Natálio, L. F., Pardo, J. C., Machado, G. B., Fortuna, M. D., Gallo, D. G., & Costa, T. M. (2017). Potential effect of fiddler crabs on organic matter distribution: a combined laboratory and field experimental approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 184, 158-165.

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.

Pralon, B. G. N., & Negreiros-Fransozo, M. L. (2008). Relative growth and morphological sexual maturity of *Uca cumulanta* (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) from a tropical Brazilian mangrove population. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 569-574.

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., ... & Duarte, C. M. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919-925.

Rahel, F. J., & Olden, J. D. (2008). Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation biology*, 22(3), 521-533.

Ribeiro, P. D., Daleo, P., & Iribarne, O. O. (2010). Density affects mating mode and large male mating advantage in a fiddler crab. *Oecologia*, 164(4), 931-941.

Reinsel, K. A. (2004). Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tidal cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313(1), 1-17.

Rosenberg, M. S. (2018). New record and range extension of the fiddler crab *Uca princeps* (Smith, 1870) (Brachyura, Ocypodidae) from California, USA. *Journal of Crustacean Biology*, 38(6), 823-824.

Sanches, F. H., Costa, T. M., Barreto, R. E., & Backwell, P. R. (2018). The cost of living in mixed species populations: A fiddler crab example. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 500, 30-33.

Sanford, E., Holzman, S. B., Haney, R. A., Rand, D. M., & Bertness, M. D. (2006). Larval tolerance, gene flow, and the northern geographic range limit of fiddler crabs. *Ecology*, 87(11), 2882-2894.

Santos, L. C., Alencar, C. E. R. D., Freire, F. A. M., & Luchiari, A. C. (2015). Agonistic interactions in the male fiddler crab *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 at varying densities. *Crustaceana*, 88(6), 625-640.

Scheffel, W. A., Heck, K. L., & Johnson, M. W. (2018). Tropicalization of the northern Gulf of Mexico: impacts of salt marsh transition to black mangrove dominance on faunal communities. *Estuaries and Coasts*, 41(4), 1193-1205.

Schuerch, M., Spencer, T., Temmerman, S., Kirwan, M. L., Wolff, C., Lincke, D., ... & Hinkel, J. (2018). Future response of global coastal wetlands to sea-level rise. *Nature*, 561(7722), 231-234.

Skalova, H., Jarošík, V., Dvořáčková, Š., & Pyšek, P. (2013). Effect of intra-and interspecific competition on the performance of native and invasive species of *Impatiens* under varying levels of shade and moisture. *PLoS One*, 8(5), e62842.

Smith, N. F., Wilcox, C., & Lessmann, J. M. (2009). Fiddler crab burrowing affects growth and production of the white mangrove (*Laguncularia racemosa*) in a restored Florida coastal marsh. *Marine Biology*, 156(11), 2255-2266.

Smith, S. M., & Tyrrell, M. C. (2012). Effects of mud fiddler crabs (*Uca pugnax*) on the recruitment of halophyte seedlings in salt marsh dieback areas of Cape Cod (Massachusetts, USA). *Ecological Research*, 27(1), 233-237.

Somero, G. N. (2010). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 912-920.

Sorte, C. J., Williams, S. L., & Carlton, J. T. (2010). Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography*, 19(3), 303-316.

Stachowicz, J. J., Terwin, J. R., Whitlatch, R. B., & Osman, R. W. (2002). Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(24), 15497-15500.

Thurman, C. L., Faria, S. C., & McNamara, J. C. (2013). The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 6.

Wallingford, P. D., Morelli, T. L., Allen, J. M., Beaury, E. M., Blumenthal, D. M., Bradley, B. A., ... & Ibáñez, I. (2020). Adjusting the lens of invasion biology to focus on the impacts of climate-driven range shifts. *Nature Climate Change*, 1-8.

Wernberg, T., Bennett, S., Babcock, R. C., De Bettignies, T., Cure, K., Depczynski, M., ... & Harvey, E. S. (2016). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353(6295), 169-172.

Wong, R. J., Roy, M. S., & Byrnes, J. E. (2021). Sediment selection: range-expanding fiddler crabs are better burrowers than their historic-range counterparts. *Marine Ecology Progress Series*, 674, 163-171.

A659m

Arakaki, Jonathann Yukio

Os menores são mais agressivos: o comportamento agonístico de *Leptuca uruguayensis* em resposta a sobreposição territorial com competidores heteroespecíficos / Jonathann Yukio Arakaki. -- São Vicente, 2022
29 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, São Vicente

Orientadora: Tania Marcia Costa

Coorientador: Fernando Rafael De Grande

~~1. Ciências biológicas. 2. Ecologia comportamental. 3. Mudanças~~

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, São Vicente. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

PARECER FINAL DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

APRESENTAÇÃO REMOTA

Discente: JONATHANN YUKIO ARAKAKI

Título: *"Os menores são mais agressivos: o comportamento agonístico de Leptuca uruguayensis em resposta a sobreposição territorial com competidores heteroespecíficos"*

Orientadora: Profa. Dra. Tania Marcia Costa

Curso/Habilitação: Bacharelado em Ciências Biológicas/ Gerenciamento Costeiro

COMISSÃO EXAMINADORA	CONCEITO
Profa. Dra. Tania Marcia Costa	APROVADO
Dr. Ivan R. A. Laurino	APROVADO

CONCEITO FINAL:

A Comissão Examinadora abaixo assinada conclui que o discente **Jonathann Yukio Arakaki** obteve o seguinte conceito:

☒ APROVADO

☐ REPROVADO

São Vicente, 25 de janeiro de 2022.



Prof. Dra. Tania Marcia Costa
(Orientadora)



Dr. Ivan R. A. Laurino