

Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Biociências de Botucatu

**Ornamentação de tocas em *Uca leptodactylus*: a escolha
do macho pela fêmea**

Renata de Oliveira Rodrigues

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Egidio Barreto

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

Apoio:



Botucatu – SP

-2012-

Universidade Estadual Paulista
Instituto de Biociências de Botucatu

**Ornamentação de tocas em *Uca leptodactylus*: a escolha do macho pela
fêmea**

Renata de Oliveira Rodrigues

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Egidio Barreto

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

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade Estadual Paulista,
“Campus” de Botucatu, como parte dos
requisitos para a obtenção do título de Mestre
em Ciências Biológicas – Área de Concentração
Zoologia.

Botucatu – SP

-2012-

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: **ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE**

Rodrigues, Renata de Oliveira.

Ornamentação de tocas em *Uca leptodactylus* : a escolha do macho pela fêmea / Renata de Oliveira Rodrigues. – Botucatu : [s.n.], 2012

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Rodrigo Egydio Barreto

Coorientador: Tânia Marcia Costa

Capes: 20404000

1. Caranguejo – Comportamento. 2. Mapas topográficos.

Palavras-chave: Atratividade; Competição intraespecífica; Fiddler crab; Hood.

Dedico esta dissertação aos meus pais Armando e Augusta, meus avós Dico e Dulce e minha irmã e cunhado Virgínia e Tiago, meus grandes mestres da vida, que me ensinaram o valor real das palavras amor, amizade, dedicação, perseverança e ética.

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a Deus pela saúde e pelas graças conquistadas;

Aos meus pais, Armando e Augusta, pelo amor, compreensão, incentivo e apoio financeiro, não só durante esses anos de pós-graduação, mas por toda a minha vida;

A minha irmã e meu cunhado Virgínia e Tiago, pelo amor e apoio, essenciais durante essa fase que agora termina;

Aos meus avós, Dico, Dulce e Josefa pelo amor incondicional, confiança e orgulho que a mim depositaram nesta trajetória;

Aos meus queridos orientadores, Prof. Dr. Rodrigo Egydio Barreto e Prof^a. Dr^a. Tânia Márcia Costa, pela oportunidade e pela grande paciência que tiveram comigo durante esses anos, vocês foram muito importantes para minha formação acadêmica, mas mais para minha formação pessoal;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudo a mim concedida durante o mestrado;

Ao Instituto Florestal e a Estação Ecológica Juréia-Itatins pela oportunidade e apoio para desenvolver meu projeto em seus manguezais.

Aos amigos do LABECOM, Monique, Luís Felipe (Calaboca), Fernando (Mormaço), Pablo (Sem chance), Fernanda (Minhoca), Fábio (Tigrão) e Caio (Shibinha) pela contribuição durante a execução do trabalho e à Prof^a. Dr^a. Karine Delevati Colpo, pela contribuição de suas experiências em campo com a espécie deste trabalho;

Aos amigos feitos em Botucatu, Camila (Judi), Grazi, Ricardo (Tititi), Alessandra, Thiago (Xuxu), Carla (Txalalá) pela amizade e paciência durante esses meses, e em especial a Paloma, pela, além da amizade, convivência harmônica durante minha estadia em Botucatu;

Aos amigos de Santos, por não terem me esquecido e terem me apoiado durante este período de mudança;

Muito obrigada por fazerem parte da minha vida!

Índice

RESUMO	8
INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAIS E MÉTODOS	15
<i>Área de estudo</i>	16
<i>Distribuição espacial e caracterização da população</i>	17
<i>Padrão de coloração dos machos</i>	18
<i>Comportamento de construção de ornamentos</i>	19
<i>Função da ornamentação</i>	20
RESULTADOS	22
<i>Distribuição espacial e caracterização da população</i>	23
<i>Padrão de coloração dos machos</i>	24
<i>Comportamento de construção dos ornamentos</i>	24
<i>Função da ornamentação</i>	29
DISCUSSÃO	32
REFERÊNCIAS	37

Resumo

Machos de *Uca leptodactylus* são conhecidos por construir ornamentos em forma de cúpulas semicirculares em cima de suas tocas. Esses ornamentos poderiam estar relacionados com os processos de seleção sexual: escolha dos machos pelas fêmeas e/ou competição entre machos pelas fêmeas receptivas. Assim, avaliamos a relação da ornamentação nas tocas nesse contexto. Os machos constroem tocas ornamentadas somente durante a estação quente, período que coincide com a reprodução. Os comportamentos realizados para construir o ornamento são: recolhimento e deposição do sedimento, modelagem do sedimento com os pereiópodos e os quelípodos, retirada do sedimento e limpeza do quelípodo hipertrofiado. Fêmeas não escolhem os machos a partir da ornamentação de suas tocas, assim como a construção de ornamentos também não é maior com o aumento do número de fêmeas. Machos construtores de tocas ornamentadas foram encontrados em maior quantidade em áreas onde existiam mais machos não construtores presentes. No contexto da seleção sexual, a construção de tocas ornamentadas nesta espécie está relacionada com a competição entre machos.

PALAVRA-CHAVE: atratividade, competição intraespecífica, fiddler crab, hood.

Introdução

Dentro de uma população, as variações entre as características dos indivíduos são decorrentes do processo que imbrica os efeitos do ambiente e dos genes, o que traduz o genótipo em um fenótipo. Se esses fenótipos contribuírem para a sobrevivência e/ou reprodução do indivíduo, então sua expressão irá aumentar ao longo do tempo na população (Emlen, 2000). Assim, no caso de características extravagantes, só continuarão a ser exibidas se houver um balanço entre seleção sexual e seleção natural, isto é, quando os custos para a sobrevivência não forem maiores que os benefícios reprodutivos (Fisher 1930; Endler 1980).

Em muitas espécies, a reprodução depende ou se baseia nas ornamentações que um dos sexos possui (Gill e Stutchburg, 2005; Huuskonen *et al.*, 2009; Doerr, 2010). Nas espécies em que os machos competem com outros machos pela cópula com uma fêmea, a fêmea passa a ter o poder de escolha por um parceiro. Se um dos machos possui um comportamento ou característica que favoreça a escolha da fêmea ou a competição, então essas características serão mantidas naquela população (Ridley, 1995). Então, a preferência das fêmeas em conjunto com a presença dessas características, que tornarão o macho mais atrativo, irá conferir ao macho portador da característica um aumento em seu sucesso reprodutivo. Essa escolha com base em ornamentações (p. e. Lope e Moller, 1993), em algumas espécies, pode ter como consequência a modulação genética do tamanho dos ornamentos e atratividade e, conseqüentemente, do sucesso reprodutivo (Brooks e Endler, 2001). Essas características podem ser tão importantes durante o processo reprodutivo que em algumas espécies as fêmeas escolhem machos heteroespecíficos ao invés de seus coespecíficos simplesmente pelo fato de seus ornamentos serem maiores do que os da sua própria espécie (Collins e Luddem, 2001).

Algumas hipóteses tentam explicar como as variedades dessas ornamentações podem ter evoluído nas populações atuais pela seleção sexual. Uma delas é a hipótese dos “bons genes”, que prediz que construir ou desenvolver ornamentos pode ser um meio de sinalizar para a fêmea que aquele macho é saudável o bastante para garantir a sobrevivência da prole (Ridley, 1995). Outra é o princípio da desvantagem, que alega que se um macho foi capaz de sobreviver mesmo com uma ornamentação que potencialmente diminui sua sobrevivência, então ele deve possuir qualidades maiores que os custos da manutenção desse ornamento (Zahavi, 1975). Em contrapartida temos a hipótese da seleção fisheriana (processo “runaway”), que prediz que se uma característica herdável inicialmente garante certa vantagem sobre os membros do mesmo sexo surge em machos, então a escolha dos machos com essas características pelas fêmeas garante que sua prole tenha as mesmas características (Fisher, 1930). Outra hipótese bastante aceita é de que algumas ornamentações não são mantidas pela escolha da fêmea, mas sim pelas disputas entre os machos (seleção intra-sexual), já que alguns ornamentos podem sinalizar a habilidade de luta e o status social do portador, afastando outros competidores de seu território, aumentando as chances desse indivíduo ser escolhido por uma parceira (Rohwer, 1975; Moller, 1987).

Na natureza são observados dois tipos de ornamentações, a corpórea e a extracorpórea. A ornamentação corpórea é bastante descrita no reino animal, e vai desde coloração da plumagem das aves (Lope e Moller, 1993; Collins e Luddem, 2001) e de patas dianteiras em aranhas (Shamble *et al.*, 2009), até estruturas exuberantes como grandes caudas em aves (Lope e Moler, 1993), tubérculos epiteliais em peixes (Huuskonen *et al.*, 2009) e cornos de besouros (Emlen, 2000). Já a ornamentação extracorpórea ocorre tanto

em vertebrados como invertebrados. Algumas espécies de aves foram observadas ornamentando seus ninhos com diversos objetos coloridos, como por exemplo, folhas, penas, pequenas rochas, ossos, objetos fabricados pelo homem e frutas (Polo e Veiga, 2006; Doerr, 2010). Em peixes, os ninhos podem ser ornamentados com algas, com o próprio substrato e ainda com objetos brilhantes (Barber *et al.*, 2001; Östlund-Nilsson e Holmlund, 2003). Em invertebrados, a construção de estruturas na entrada dos ninhos por abelhas é bastante comum, sendo diferenciada em cada espécie (Siqueira *et al.*, 2007). Contudo, os invertebrados mais estudados são os caranguejos do gênero *Uca* (Crane, 1975; Christy, 1987; Backwell *et al.*, 1995; Slatyer *et al.*, 2008), que constroem ornamentos com sedimento na entrada da toca, denominados de acordo com seu formato, como por exemplo, cúpulas (Christy *et al.*, 2002; Christy *et al.*, 2003; Cardoso, 2007), pilares (Christy, 1987; Backwell *et al.*, 1995), abrigos (Zucker, 1974) e chaminés (Crane, 1975; Slatyer *et al.*, 2008).

A construção das tocas ornamentadas é vantajosa, pois atrai mais as fêmeas que as tocas não ornamentadas, mas também geram um alto custo, pois os machos construtores ficam mais expostos a predação e reduzem sua alimentação para realizar display reprodutivo (Christy *et al.* 2002). Machos de *Uca leptodactylus* constroem ornamentos em forma de cúpula semicircular em suas tocas, mas não há descrição sobre o porquê do comportamento, qual a função dessas ornamentações e como são mantidos nessas populações. A partir de trabalhos realizados com outras espécies do gênero *Uca* (Christy Backwell *et al.*, 1995; Christy *et al.*, 2002; Christy *et al.*, 2003; Detto *et al.*, 2006) que também ornamentam suas tocas, sabe-se que esses ornamentos são mantidos através da seleção sexual, sendo que as fêmeas avaliam o vigor do macho a partir dessas

ornamentações, escolhendo então aqueles que as constroem. Assim, o estudo teve como objetivo avaliar a função da ornamentação nas tocas dos machos de *U. leptodactylus*, considerando os processos de seleção sexual: escolha dos machos pelas fêmeas e/ou competição entre machos pelas fêmeas.

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de manguezal da Estação Ecológica Juréia-Itatins. A EEJI localiza-se no Litoral Sul do estado de São Paulo, sendo o presente estudo realizado em um banco de areia localizado no manguezal do Rio Una (24° 18' S e 47° 00' W), Município de Peruíbe. Este banco de areia possui uma área total de 1366 m², dividido em 3 áreas: a área 2 possui 916 m² e é dominada por *Spartina alterniflora*, contendo duas espécies do gênero *Uca* coabitando (*U. leptodactylus* e *U. uruguayensis*); as áreas 1 e 3, separadas pela área 2, possuem 238 m² e 212 m², respectivamente, sem nenhuma vegetação, presente somente *U. leptodactylus* (Rathbun, 1898) (Fig. 1).

Todas as observações foram realizadas na área 1, durante todo o período da construção desses ornamentos, que compreende os meses de outubro a maio, e somente nos períodos de marés baixas diurnas, quando se inicia a atividade fora da toca desses caranguejos.



Figura 1: Banco de areia localizado na Barra do Rio Una, em Peruíbe (SP), onde foram realizadas as observações da população de *Uca leptodactylus*.

Distribuição espacial e caracterização da população

A caracterização da população foi realizada em dois períodos, um em maio (período frio) e o outro em novembro (período quente). Foram realizados 9 transectos aleatórios em cada período. Em cada transecto foram colocados 3 quadrados de 50 cm², um localizado próximo a linha d'água, um do lado oposto, próximo a vegetação de restinga, e outro intermediário, totalizando 54 quadrados ao longo do período de estudo. Em cada quadrado foi observado o número total de indivíduos: machos escuros com e sem tocas ornamentadas, machos claros com ou sem tocas ornamentadas e fêmeas. A partir desses

dados, foi estimada a densidade total e a variação na composição da população de machos e ornamentos entre os dois períodos.

A frequência de machos brancos e escuros com e sem tocas ornamentadas nas diferentes épocas do ano foram analisadas pelo Teste de Kruskal-Wallis. Foram considerados resultados significativos quando $p < 0,05$.

Padrão de coloração dos machos

Segundo Crane (1975), a coloração de machos adultos de *U. leptodactylus* muda durante o período reprodutivo, variando de uma tonalidade escura para clara quando estão expostos durante o período de maré baixa (Fig. 2). Para mensurar as diferenças de tonalidade entre machos claros e escuros, foram tiradas fotografias digitais de 50 machos claros e 43 machos escuros. A luminosidade, que poderia interferir na coloração dos caranguejos nas fotos, foi neutralizada utilizando um cartão fotográfico cinza puro, juntamente com o balanço de branco ajustado manualmente. Utilizando o programa Adobe Photoshop CS5.1, as fotos dos machos foram ampliadas e em seguida transformadas em preto e branco. A partir daí, a coloração da carapaça de cada caranguejo foi misturada a fim de criar uma única coloração e então, a porcentagem de preto foi observada. A partir desses dados, realizou-se o teste de Mann-Whitney para observar diferenças estatísticas entre essas diferentes colorações ($p < 0,05$).



Figura 2: Mudança no padrão de coloração dos machos de *Uca leptodactylus* durante o período reprodutivo. A: macho branco durante o período reprodutivo; B: macho de coloração normal.

Comportamento de construção de ornamentos

Observações foram realizadas para analisar e descrever todos os comportamentos que envolvem a construção dos ornamentos. No início da maré baixa, quando as tocas começaram a ficar expostas e seus residentes saíram das tocas, uma câmera foi posicionada de forma a filmar o maior número de construções, sem interferir na atividade e comportamento da população. As filmagens duraram desde o início da construção até depois do seu término. O início da construção foi determinado como o momento em que o macho adiciona a primeira parcela de sedimento na borda da entrada da toca e o término o momento em que parou de adicionar sedimento ao ornamento. Observados mais de um tipo de ornamento construído, estes foram descritos e a proporção em que cada um foi construído foi analisado pelo Teste de Goodman ($p < 0,05$). Cada comportamento foi organizado e descrito em um etograma.

Função da ornamentação

Em algumas espécies do gênero *Uca*, fêmeas receptivas abordam primeiro os machos com melhores características e depois, então, visitam suas tocas até escolher o parceiro que ofereça mais benefícios (Backwell *et al.*, 1995; Christy e Shoher, 1994). Para verificar se a ornamentação pode conferir um maior sucesso reprodutivo para os machos de *U. leptodactylus* que a constroem foram utilizadas duas formas de amostragem. No primeiro, 8 fêmeas foram acompanhadas durante todo o período em que permaneceram fora de suas tocas. Então, quando estas saíam da área de suas tocas e andavam entre os machos, foi observado o número de tocas ornamentadas e não ornamentadas que ela visitou até permanecer dentro da toca de um macho. Além disso, foram observadas as tocas em que elas permaneceram ao final destas visitas. A partir dessas observações, foi possível determinar se as fêmeas são mais atraídas pelos ornamentos. No segundo, o número de ornamentos presentes em cada quadrado foi comparado com o número de fêmeas presentes também no mesmo quadrado, com o objetivo de se avaliar se na presença de mais fêmeas os machos intensificam a ornamentação de suas tocas.

Em muitas espécies, a ornamentação não atrai a fêmea, e sim indica o status do macho que o possui (Zucker, 1974; Andersson *et al.*, 2002). Para testar a hipótese de que a finalidade da ornamentação é a competição entre os machos, foram utilizados os dados de densidade dos quadrados, onde o número de machos que construíram ornamentos foi comparado com o número de machos que não construíram ornamentos no mesmo quadrado. Assim, foi possível observar se o aumento do número de machos ao redor é um incentivo para a construção desses ornamentos.

Para as análises, utilizou-se o Teste de Mann-Whitney para verificar se a fêmea tem preferência por visitar mais um tipo de toca que outro (ornamentada e não ornamentada), enquanto o Teste de Goodman foi utilizado para comparar o número de fêmeas que, ao final das visitas, permaneceram em tocas ornamentadas e não ornamentadas. O Teste de Spearman foi utilizado para relacionar a quantidade de ornamentos e de fêmeas e machos sem toca ornamentada. Foram consideradas diferenças significativas quando $p < 0,05$.

Resultados

Distribuição espacial e caracterização da população

A presença de tocas ornamentadas não ocorreu nos meses mais frios, sendo encontrados somente no período quente. A densidade total de *U. leptodactylus* no período frio e no quente foi de $74,59 \pm 17,81$ e $62,22 \pm 14,20$ indivíduos/m², respectivamente. As densidades dos machos claros com e sem ornamento e dos machos escuros com e sem ornamento variaram significativamente entre os períodos e entre os tipos (Teste de Kruskal-Wallis; $p < 0,0001$) (Fig. 3).

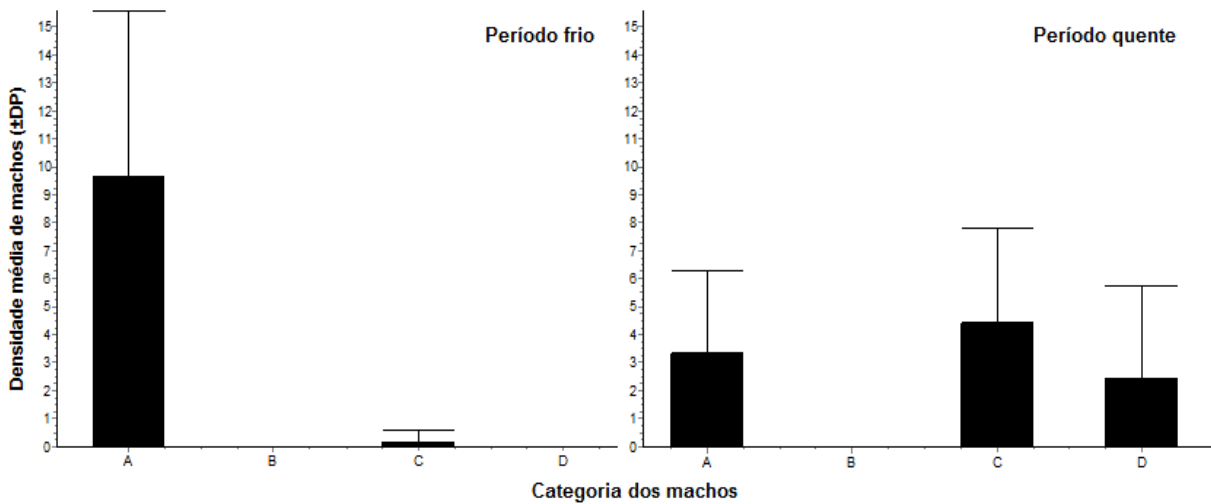


Figura 3: Densidade média (\pm DP) de machos de *Uca leptodactylus* no período frio e quente. A= machos escuros sem toca ornamentada, B= machos escuros com toca ornamentada, C= machos brancos sem toca ornamentada e D= machos brancos com toca ornamentada.

Padrão de coloração dos machos

A porcentagem de preto presente na carapaça dos machos claros, tanto construtores quanto não construtores, diferiu estatisticamente (Teste de Mann-Whitney; $U = 241,5$; $p < 0,0001$) da coloração dos machos escuros (Fig. 4).

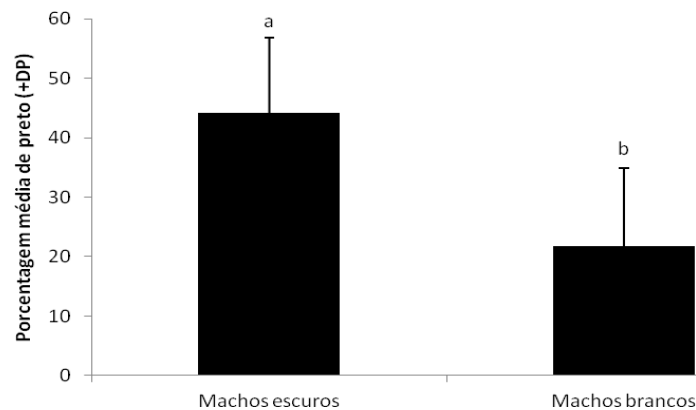


Figura 4: Porcentagem média (\pm DP) de preto presente na carapaça de machos de *Uca leptodactylus*. Letras iguais acima das barras indicam que não há diferença estatística.

Comportamento de construção dos ornamentos

A finalização dos ornamentos como cúpulas semicirculares nem sempre ocorreu, sendo encontrados mais 2 tipos de ornamentos. Devido a esses diferentes formatos encontrados durante as filmagens, os ornamentos foram separados em 3 níveis de construção (Fig. 5):

- Muro – A construção foi finalizada após pouco sedimento ter sido adicionado, com o formato semelhante à de um muro;
- Triangular – A construção do ornamento foi mais adiante do que o ornamento em forma de muro, porém foi cessada quando o ornamento encontrava-se com um formato triangular;
- Cúpula semicircular – Construção “completa”.

Entre as 56 observações, o número de ornamentos construídos variou para cada tipo (Fig. 6), sendo o ornamento em forma de cúpula semicircular o mais construído durante o período de calor (Teste de Goodman, $p < 0,05$).

Quanto ao processo de construção, os comportamentos realizados pelos machos durante o processo foram os seguintes (Fig.7):

- **Recolhimento de sedimento** - Macho retira o sedimento da área adjacente a sua toca usando todos os pereiópodos de um lado do corpo (Fig. 7a);

- **Deposição de sedimento** – Após recolher o sedimento, o macho entra em sua toca e deixa de fora somente os pereiópodos com o sedimento, depositando-o de um lado da entrada da toca (Fig. 7b);

- **Modelagem com pereiópodos** - Com os mesmos pereiópodos e na mesma posição, o macho molda o sedimento de acordo com o formato final do ornamento (Fig. 7c);

- **Modelagem com quelípodos** - Saindo de dentro da toca, o macho continua a moldar o sedimento, agora utilizando os quelípodos, tanto o maior, quanto o menor (Fig. 7d);

- **Retirada do sedimento** - Com os pereiópodos retira o excesso de sedimento que ficou depositado na entrada da toca (Fig. 7e);

- **Limpeza do quelípodo** - Após arrumar o sedimento adicionado, utilizando o quelípodo menor, o macho limpa seu quelípodo hipertrofiado, retirando a areia ali presente (Fig. 7f).

Todos estes comportamentos se repetem até que o macho termine a construção do seu ornamento.



Figura 5: Níveis de construção dos ornamentos de machos de *Uca leptodactylus*.

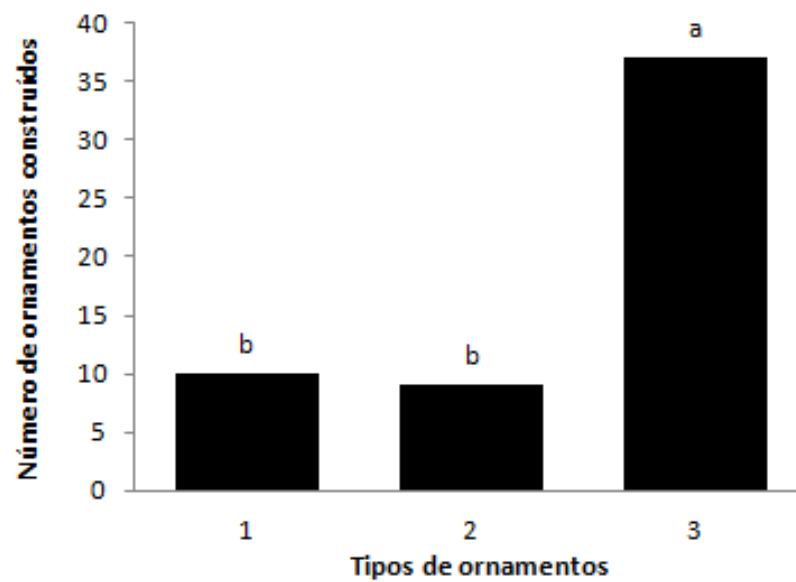


Figura 6: Número de ornamentos construídos por machos de *Uca leptodactylus*. Tipo 1: ornamento em formato de muro; Tipo 2: triangular; Tipo 3: cúpula semicircular. Letras iguais indicam que não há diferença estatística.



Figura 7: Comportamentos realizados pelos machos de *Uca leptodactylus* durante a construção do ornamento. A= recolhimento do sedimento, B= deposição do sedimento, C= modelagem com os pereiópodos, D= modelagem com os quelípodos, E= retirada do sedimento e F= limpeza do quelípedo

Função da ornamentação

A escolha dos machos pelas fêmeas se inicia com vários machos abordando uma fêmea. Em seguida, esta escolhe um desses machos pelos seus atributos e, então, visita sua toca, ornamentada ou não. Neste trabalho o número de visitas a tocas ornamentadas e não ornamentadas não diferiu (Teste de Goodman; $p > 0,05$) (Fig. 8). Após as visitas, as fêmeas permaneceram nas mesmas proporções em tocas ornamentadas e não ornamentadas (Teste de Goodman; $p > 0,05$) (Fig. 9).

Não houve correlação entre o número de fêmeas e a construção desses ornamentos (Teste de Spearman; $r = -0,080$; $p = 0.689$). Porém, quando comparados o número de machos construtores com o número de machos não construtores presentes no mesmo quadrado, observou-se uma leve correlação (Teste de Spearman; $r = 0,395$; $p = 0.041$) (Fig. 10).

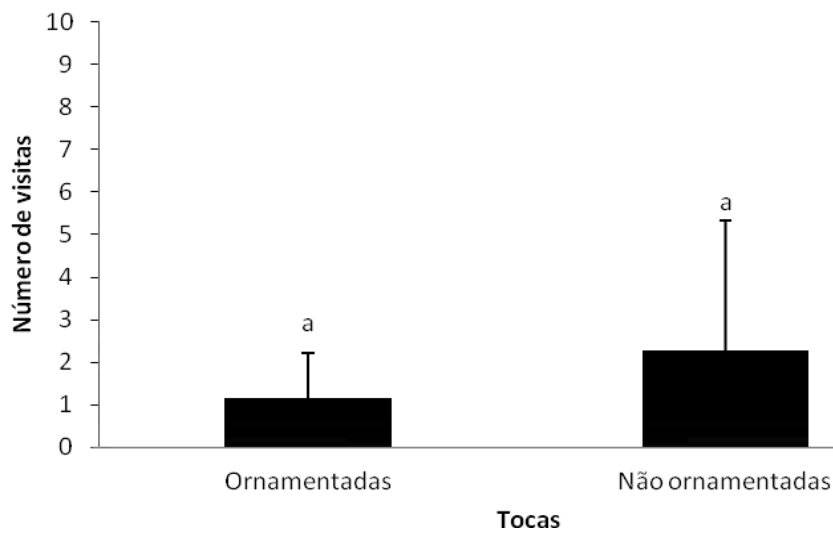


Figura 8: Número médio total (\pm DP) de tocas ornamentadas e não ornamentadas visitadas por fêmeas de *U. leptodactylus*. Letras iguais indicam que não há diferença estatística.

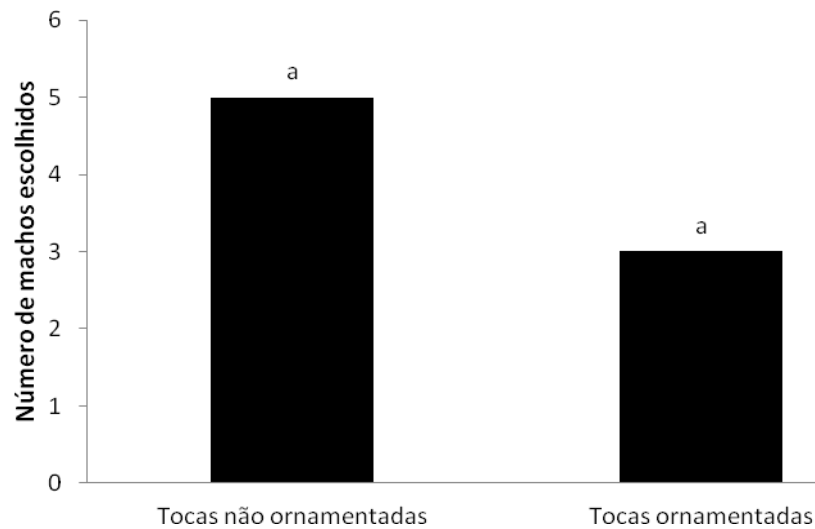


Figura 9: Número de machos escolhidos pelas fêmeas de *Uca leptodactylus*, de acordo com suas tocas, ornamentadas ou não.

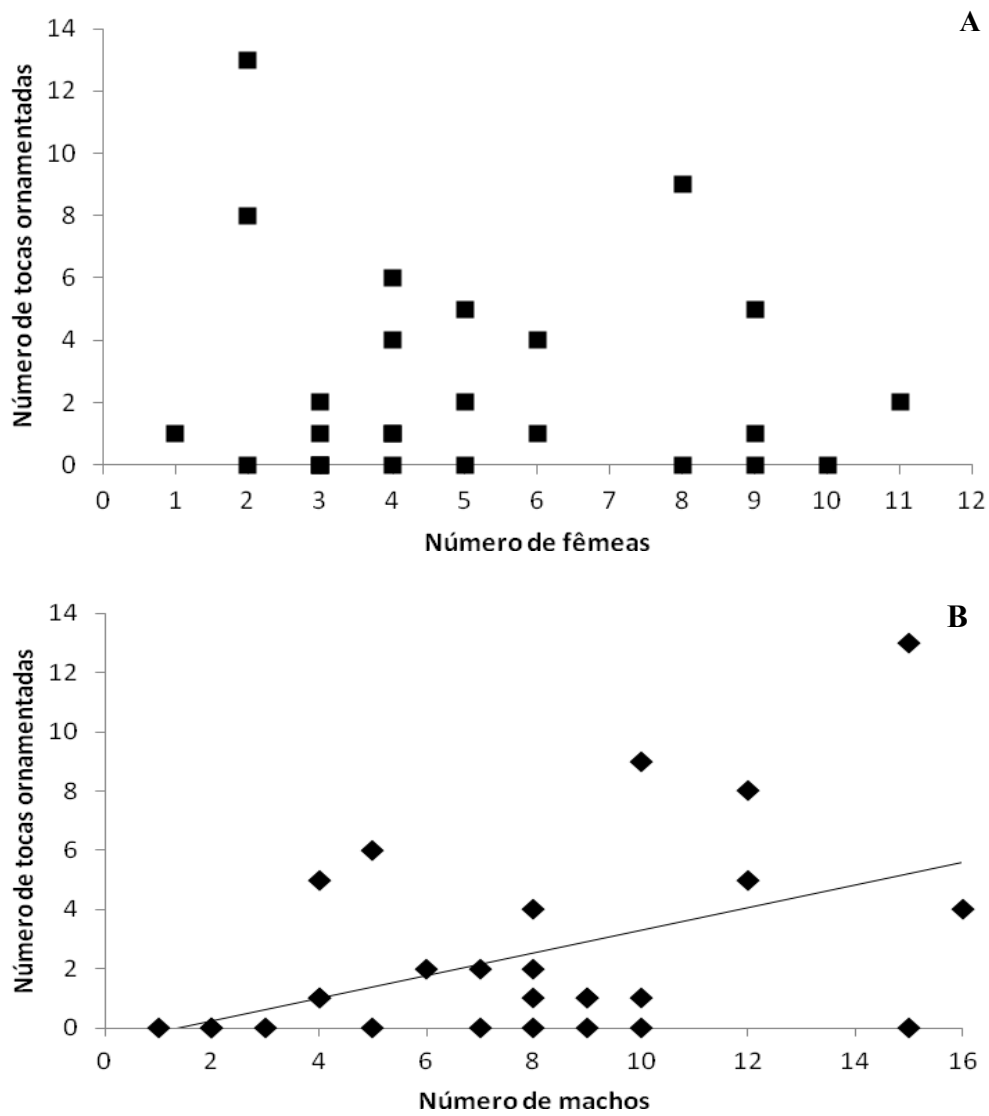


Figura 10: Número de machos de *Uca leptodactylus* que ornamentaram suas tocas na presença de fêmeas (A) e machos não construtores (B).

Discussão

Neste estudo, mostramos que machos de *Uca leptodactylus* constroem tocas ornamentadas no período de calor do ano. A construção do ornamento não influencia a escolha da fêmea e os machos não aumentam o investimento em construção de tocas ornamentadas conforme aumenta a chance de copular, devido à presença de mais fêmeas. A escolha das fêmeas parece estar pautada em atributos dos machos e não das tocas. A construção de ornamentos por machos construtores é maior quando o número de machos não construtores aumenta numa população. Logo, a competição entre machos parece ser o fator mais importante para a manutenção desse comportamento nessa espécie.

A densidade total de indivíduos de *Uca leptodactylus* encontrada nessa área foi menor do que a densidade encontrada em bancos de areia da baía de Guaratuba, litoral do Paraná (Masunari, 2006) e maior que nos bancos do rio Ubatumirim, litoral norte de São Paulo (Cardoso, 2007). Os ornamentos não estavam presentes no período frio, somente no período de calor, época que coincide com o seu período reprodutivo, corroborando com dados já presentes na literatura, de que esses ornamentos são mantidos através de seleção sexual (Fisher, 1930; Christy, 1987; Backwell *et al.*, 1995; Christy *et al.*, 2001). Caso a seleção sexual não influenciasse na manutenção desse comportamento de construção, seria esperado que o aparecimento desses ornamentos não variasse nas diferentes épocas do ano.

A maior parte dos machos brancos foi encontrada também durante o período de calor (período reprodutivo da espécie). Essas variações na coloração dos machos podem ocorrer com a finalidade de reconhecimento de coespecíficos, já que em algumas espécies a fêmea somente consegue identificar o macho através da sua coloração (Detto *et al.*, 2006). Caranguejos do gênero *Uca* não vêem as cores, mas seu sistema visual, baseado em ondas

de comprimento longo, aumenta o contraste entre a coloração branca dos coespecíficos e o azul do céu (Jordão *et al.*, 2007).

Os comportamentos de construção exibidos por machos de *U. leptodactylus* são semelhantes aos encontrados em machos de *U. musica* (Rathbun, 1914), que também constroem esses ornamento em forma de cúpulas semicirculares (Christy *et al.*, 2001). No presente estudo, foram observados três tipos de ornamentos. É provável que os ornamentos em formato de muro e triangular sejam estágios do desenvolvimento do ornamento em forma de cúpula semicircular. Em algum momento, o macho decide que a construção desse ornamento gerará mais custos do que benefícios nessa disputa e, então, interrompe a construção. Em *Uca lactea* (de Haan, 1835), apesar dos ornamentos nas tocas aumentarem as chances dos machos de reproduzir, machos que não constroem seus próprios ornamentos destroem ornamentos artificiais plantados em suas tocas mais freqüentemente do que aqueles que já constroem ornamentos. Logo, essas ornamentações podem ser abandonadas ou destruídas porque construir, conservar e a própria posse possui altos custos para esses machos (Muramatsu, 2009).

O ornamento não é o fator mais importante quando considerada a atratividade dos machos. A presença dos ornamentos em uma área não está associada à presença de fêmeas no mesmo local, assim como as fêmeas procuram em proporções semelhantes machos com e sem ornamentos. A partir das observações de que as fêmeas primeiramente abordam os machos e depois visitam suas tocas, acredita-se que, para essa espécie, os atributos dos machos são os fatores mais importantes no processo de escolha, e não os da toca. Em *U. mjoebergi* (Rathbun, 1924), machos que realizam display reprodutivo mais intensamente são mais escolhidos pelas fêmeas, assim como machos com quelípodos maiores (Callander *et*

al., 2011). Logo, esses ornamentos podem somente ajudar a reforçar as qualidades físicas e a saúde desses machos quando as fêmeas vão visitar suas tocas, já que pelas características dos ornamentos, ou somente pela sua presença, as fêmeas conseguem acessar questões como sua resistência a patógenos e seu estado alimentar (Reynolds e Gross, 1990). Em pássaros-cetim, *Ptilonorhynchus violaceus* (Kuhl, 1820), ninhos decorados representam um sinal honesto de qualidade do macho, já que a presença desses objetos revela à fêmea o sucesso do macho em procurar as decorações e ainda defender o ninho de roubo por parte de outros machos (Doerr, 2010). Em esgana-gata *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758), o tamanho dos ninhos construídos por machos está ligado com o tamanho e a saúde de seus rins (Barber *et al.*, 2001).

Sabe-se que possíveis parceiros e rivais avaliam diferentes sinais que passam diferentes mensagens para esses dois tipos de receptores. Consequentemente, esses ornamentos podem refletir qualidades desse competidor, assim como os custos associados à ornamentação. Essas ornamentações podem ser mantidas em conjunto porque afetam diferentes componentes de seu meio social, sendo eles atração sexual e manutenção de recursos (Andersson, 1994). Neste trabalho, a presença de ornamentos construídos aumentou com o aumento do número de machos não construtores na mesma área. Logo, a competição entre machos deve ser o fator que seleciona e mantém esse comportamento nesta população. Para *U. leptodactylus*, os ornamentos construídos devem ter como função principal diminuir a agressão entre machos e diminuir os roubos a tocas, (Zucker, 1974). Em machos de viúva-de-colar-vermelho *Euplectes ardens* (Boddaert, 1783), a coloração e o tamanho do colar no pescoço diferem entre residentes e machos sem território, mais avermelhada e maior nos primeiros, mas não é a característica escolhida pelas fêmeas, e

sim o tamanho da cauda. Logo, este é um sinal de status na competição entre os machos por territórios, e não de atração para as fêmeas (Andersson *et al.*, 2002).

Em resumo, este trabalho demonstrou que a construção dos ornamentos somente ocorre durante o período reprodutivo. As fêmeas não escolhem mais os machos com tocas ornamentadas e também porque a construção independe do número de fêmeas ao redor. Esses ornamentos são utilizados na competição entre os machos, provavelmente como um indicador de qualidade e dominância, contribuindo para a diminuição da agressividade.

Referências

- ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- ANDERSSON, S.; PRYKE, S. R.; ÖRNBORG, J.; LAWES, M. J.; ANDERSSON, M. 2002. Multiple receivers, multiple ornaments, and a trade-off between agonistic and epigamic signaling in a widowbird. *The American Naturalist*, 160(5): 683-691.
- BACKWELL, P. R. Y.; JENNIONS, M. D.; CHRISTY, J. H.; SCHOBER, U. 1995. Pillar Building in the Fiddler Crab *Uca beebei*: Evidence for a Condition-Dependent Ornament. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3): 185-192.
- BARBER, I.; NAIRN, D.; HUNTINGFORD, F. A. 2001. Nests as ornaments: revealing construction by male sticklebacks. *Behavioral Ecology*, 12(4): 390-396.
- CALLANDER, S.; JENNIONS, M. D.; BACKWELL, P. R. Y. 2011. The effect of claw size and wave rate on female choice in a fiddler crab. *Journal of Ethology*, 30(1): 151-155.
- CARDOSO, R. C. F. 2007. Ecologia do caranguejo chama-maré *Uca leptodactyla* Rathbun, 1898 (Crustacea, Ocypodidae) em bancos de areia estuarinos no litoral norte do Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, UNESP – Botucatu.
- CHRISTY, J. H. 1987. Female Choice and the Breeding Behavior of the Fiddler Crab *Uca beebei*. *Journal of Crustacean Biology*, 7(4): 624-635.
- CHRISTY, J. H.; BACKWELL, P. R. Y.; GOSHIMA, S. 2001. The Design and Production of a Sexual Signal: Hoods and Hood Building by Male Fiddler Crabs *Uca musica*. *Behaviour*, 138(9): 1065-1083.

CHRISTY, J. H.; BACKWELL, P. R. Y.; GOSHIMA, S.; KREUTER, T. 2002. Sexual selection for structure building by courting male fiddler crabs: an experimental study of behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology*, 13(3): 366-374.

CHRISTY, J. H.; BAUM, J. K.; BACKWELL, P. R. Y. 2003. Attractiveness of sand hoods built by courting male fiddler crabs, *Uca musica*: test of a sensory trap hypothesis. *Animal Behavior*, 66: 89-94.

CHRISTY, J. H.; SCHOBER, U. M. 1994. A test for resource-defence mating in the fiddler crab *Uca beebei*. *Animal behavior*, 48: 795-802.

COLLINS, S. A.; LUDDEM, S. T. 2001. Degree of male ornamentation affects female preference for conspecific versus heterospecific males. *Proceedings of the Royal Society B*, 269: 111-117.

CRANE, J. 1975. *Fiddler crabs of the world. Ocypodae: genus Uca*. New Jersey: Princenton University Press.

DETTO, T.; BACKWELL, P. R. Y.; HEMMI, J. M.; ZEIL, J. 2006. Visually mediated species and neighbour recognition in fiddler crabs (*Uca mjoebergi* and *Uca capricornis*). *Proceedings of the Royal Society B*, 273: 1661-1666.

DOERR, N. R. 2010. Does decoration theft lead to an honest relationship between male quality and signal size in great bowerbirds? *Animal Behaviour*, 79: 747-755.

EMLEN, D. J. 2000. Integrating development with evolution: A case study with beetle horns. *BioScience*, 50(5): 403-418.

ENDLER, J. A. 1980. Natural Selection on Color Patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 34(1): 76-91.

GILL, S. A.; STUTCHBURY, B. J. M. 2005. Nest building is an indicator of parental quality in the monogamous neotropical buff-breasted wren (*Thryothorus leucotis*). *The Auk*, 122(4): 1169-1181.

HUUSKONEN, H.; HAAKANA, H.; KEKÄLÄINEN, J. 2009. Offspring performance is linked to parental identity and male breeding ornamentation in whitefish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 532–539.

JORDÃO, J. M.; CRONIN, T. W.; OLIVEIRA, R. F. 2007. Spectral sensitivity of four species of fiddler crabs (*Uca pugnax*, *Uca pugilator*, *Uca vomeris* and *Uca tangeri*) measured by *in situ* microspectrophotometry. *The Journal of Experimental Biology*, 210: 447-453.

LOPE, F.; MOOLER, A. P. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*, 47(4): 1152-1160.

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.

MOLLER, A. P. 1987. Variation in badge size in male house sparrows *Passer domesticus*: evidence for status signaling. *Animal Behavior*, 35: 1637-1644.

MURAMATSU, D. 2009. To build or not to build – or to destroy burrow hoods in a population of *Uca lactea*. *Journal of Crustacean Biology*, 29(3): 290-292.

ÖSTLUND-NILSSON, S.; HOLMLUND, M. 2003. The Artistic Three-Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53(4): 214-220.

POLO, V.; VEIGA, J. P. 2006. Nest ornamentation by female spotless starlings in response to a male display: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 75: 942-947.

REYNOLDS, J. D.; GROSS, M. R. 1990. Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *The American Naturalist*, 136(2): 230-243.

RIDLEY, M. 1995. *Animal Behavior*. 2 ed. Massachusetts: Blackwell Publishing. 288p.

ROHWER, S. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. *Evolution*, 29(4): 593-610.

SHAMBLE, P. S.; WILGERS, D. J.; SWOBODA, K. A.; HEBETS, E. A. 2009. Courtship effort is a better predictor of mating success than ornamentation for male wolf spiders. *Behavioral Ecology*, 20(6): 1242-1251.

SLATYER, R. A.; FOK, E. S. Y.; HOCKING, R.; BACKWELL, P. R. Y. 2008. Why do fiddler crabs build chimneys? *Biology Letters*, 4: 616-618.

ZAHAVI, A. 1975. Mate Selection-A Selection for a Handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205-214.

ZUCKER, N. 1974. Shelter Building as a Means of Reducing Territory Size in the Fiddler Crab, *Uca terpsichores* (Crustacea: Ocypodidae). *American Midland Naturalist*, 91(1): 224-236.