

DM.
CUST.1

INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

Alguns aspectos da escolha feminina nos caranguejos violinistas europeus
Uca tangeri

Maria do Rosário Viegas dos Santos Custódio

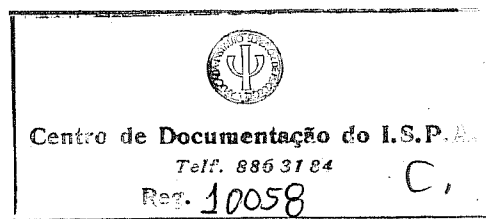
Dissertação com vista à obtenção do grau de Mestre em Etologia



Orientação Científica : Professor Doutor Rui Oliveira



Lisboa 1997



Aos meus pais.

Agradecimentos

Ao Professor Doutor Rui Oliveira pelo incassável apoio e colaboração, o que tornou possível este trabalho.

Aos meus pais por tudo !

À minha mãe e Celina pelo carinho e revisão deste trabalho.

Ao João por me ter aturado etc, etc. (não é um agradecimento!)

Ao Orlando por tornar possível a parte gráfica deste trabalho

A todos que me ouviram falar de “bocas” e “rodopiaram” comigo para que este trabalho fosse possível.

Ao Parque Natural da Ria Formosa pela sua permissão em trabalhar na sua área protegida.

Índice

Introdução -----	pag.6
1- A teoria da selecção sexual -----	pag.6
1.1 - Modelo de Fisher -----	pag.7
1.1.1 - Teoria dos descendentes atractivos-----	pag.7
1.2 - Modelos genéticos-----	pag.8
1.2.1 - Modelo dos “bons genes”-----	pag.8
1.2.2- Hipótese do handicap-----	pag.9
1.2.3 - Hipótese do handicap condicional-----	pag9
1.2.4 Hipótese do handicap revelador-----	pag.10
1.3 - Teoria da exploração ou enviezamento sensorial-----	pag11
2 - Alguns aspectos da selecção sexual em <i>Uca tangeri</i> -----	pag12
2.1-Caranguejos violinistas : o género <i>Uca</i> -----	pag12
2.2 - <i>Uca tangeri</i> como modelo para o estudo da importância do acenar no género <i>Uca</i> -----	pag14
2.3- <i>Uca tangeri</i> como modelo para estudo da importância das construções de areia e vasa-----	pag.16
Material e métodos-----	pag18
1- Biometria-----	pag22
2- Influência do tamanho das pinças hipertrofiadas-----	pag.22
3- Influência do lado de inserção (direito/esquerdo) da pinça hipertrofiada-----	pag.23
4- Influência da posição da pinça hipertrofiada-----	pag.23
5- Importância das construções de areia e vasa (bolas de vasa)-----	pag.23
6- Importância do número de construções de areia e vasa (bolas de vasa)-----	pag.23
Resultados-----	pag.24

1 - Dados biométricos-----	pag.24
2- Influência do tamanho das pinças hipertrofiadas-----	pag.25
3- Influência do lado de inserção (direito/esquerdo) da pinça hipertrofiada-----	pag.29
4- Influência da posição da pinça hipertrofiada-----	pag.32
5- Importância das construções de areia e vasa (bolas de vasa)-----	pag.35
6 - Importância do número de construções de areia e vasa (bolas de vasa)-----	pag.38
Discussão-----	pag.41
Referências bibliográficas-----	pag.49

INTRODUÇÃO

1 . A teoria da selecção sexual

Porque é que os machos e as fêmeas são tão diferentes na sua aparência? Quais são as pressões selectivas que estão por detrás das diferenças sexuais no que se refere ao tamanho, coloração e comportamento? Como é que atributos tão extravagantes como plumas de cores brilhantes, barbatanas desenvolvidas e coloridas ou outros atributos conspícuos nos machos lhes permitem sobreviver ?

Foi para responder a este tipo de questões que Darwin (1859, 1871) desenvolveu a sua teoria da selecção sexual. Com a selecção sexual Darwin pretendia explicar o aparecimento de caracteres fenotípicos que, aparentemente, não conferiam nenhuma vantagem adaptativa aos indivíduos que os apresentavam, argumentando que, embora estas características não contribuíssem para uma maior aptidão na “luta pela sobrevivência”, serviam para aumentar a taxa de reprodução desse indivíduo.

São dois os mecanismos propostos por Darwin através dos quais os indivíduos do mesmo sexo, geralmente os machos, competem pelo acesso a indivíduos do sexo oposto. Estes dois mecanismos são conhecidos por selecção intra-sexual e selecção inter-sexual. O processo de selecção intra-sexual consiste na luta que é desenvolvida entre indivíduos do mesmo sexo, geralmente os machos, pelo acesso aos indivíduos do sexo oposto, onde está envolvida uma relação directa de combate. A selecção intra-sexual estava relacionada com características como as diferenças sexuais, no que diz respeito ao tamanho e forma do corpo, e com a elaboração de órgãos defensivos para ameaçar os oponentes. O processo de selecção inter-sexual refere-se ao modo como indivíduos do mesmo sexo, geralmente os machos, chamam a atenção de indivíduos do sexo oposto. Desta forma, Darwin (1871) assumia que os elaborados ornamentos masculinos, tais como as caudas de penas compridas e brilhantes nalgumas espécies de aves, teriam evoluído no sentido de atrair fêmeas, ainda que pudessem colocar seriamente em risco a própria sobrevivência dos machos. Darwin achava que se a recompensa reprodutiva era atraente para um grande número de fêmeas, então, a selecção favorecia os machos que apresentassem mais acasalamentos apesar de poderem ter uma vida mais curta em

relação a outros que, embora mais adaptados à sobrevivência, não conseguiam realizar tantos acasalamentos. O factor que produzisse uma atracção sobre as fêmeas seria determinante no percurso evolutivo dos machos. O facto de a preferência das fêmeas parecer demasiado arbitrária para explicar a evolução de traços que poderiam, efectivamente, ameaçar a sobrevivência dos machos, levou muitos autores a permanecerem cépticos acerca da teoria de Darwin.

1.1. Modelo de Fisher

1.1.1. Teoria dos descendentes atractivos (“runaway selection”)

Fisher (1930) defendeu a ideia segundo a qual os adornos elaborados dos machos podiam ser sexualmente seleccionados, uma vez que estes contribuíam para atrair as fêmeas. Segundo este modelo, assim que a maioria das fêmeas passasse a preferir um determinado tipo de macho, por mais bizarra que fosse a sua aparência, as outras fêmeas seriam favorecidas se escolhessem acasalar também com esse tipo de macho, porque os seus filhos do sexo masculino seriam também atraentes para um grande número de fêmeas. Ou seja, as fêmeas que realizassem a sua escolha pelo mesmo critério que a maioria seriam favorecidas com o sucesso do macho pelo facto de virem a ter filhos com um fenótipo atraente. Segundo esta teoria, o sucesso de uma estratégia aumenta à medida que esta se vai tornando mais comum. Quanto mais comum se torna um tipo de macho, maior é a vantagem que resulta tanto para os próprios machos como para as fêmeas que lhes dão preferência. Esta série de eventos pode constituir um fenómeno de escalada que se traduz num processo de retroacção positiva, favorecendo cada vez mais as características exageradas dos machos e o número de fêmeas que as consideram atractivas. De acordo com Fisher, este processo seria estabilizado se houvesse um equilíbrio entre a selecção sexual e a selecção natural.

Recentemente foram construídos modelos genéticos que simularam o modelo de Fisher (Lande, 1981 e Kirpatrick, 1982). Estes modelos demonstram que este tipo de selecção pode, na realidade, resultar na escolha de características arbitrárias ou mesmo desvantajosas para a saúde ou sobrevivência dos indivíduos, fazendo com que as fêmeas prefiram acasalar com machos que as possuam. Os autores citados referem que se vão encontrar no mesmo corpo, quer os genes responsáveis pela produção exagerada de

adornos nos machos, quer aqueles que levam as fêmeas a preferir tais adornos, pois são estes machos e fêmeas que vão acasalar entre si. Desta forma, a descendência vai herdar esses adornos dos seus pais e das suas mães a preferência dos mesmos. Seja qual for o sexo dos descendentes, ambos os grupos de genes serão favorecidos, um por ser expresso, e o outro por ser transportado pelo sucesso do carácter que é expresso, ou seja, cada um tira proveito do sucesso do outro e os dois propagam-se conjuntamente pela população.

Recentemente, Dawkins (1995) refere que, tendo em conta o facto de um dos pressupostos deste modelo ser a existência de uma maioria de fêmeas na população com uma preferência comum por um traço masculino, então, o aparecimento desta preferência massiva entre as fêmeas não é explicado, o que torna difícil explicar o aparecimento dos próprios ornamentos, numa fase anterior à da preferência feminina.

1.2. Modelos genéticos

1.2.1- Modelo dos “bons genes”

Os modelos genéticos surgem como uma alternativa ao modelo de Fisher, sendo frequentemente chamados de modelos dos “good genes”, uma vez que as próprias escolhas das fêmeas são seleccionadas no sentido de estas preferirem machos com genes que produzam um fenótipo óptimo para a sobrevivência e para o combate entre eles. As fêmeas que apresentam uma determinada preferência por um ornamento do macho vão acasalar com machos mais viáveis/robustos que por sua vez vão transmitir a sua viabilidade/robustez (i.e. bons genes) aos descendentes.

No entanto, a designação “bons genes” produziu grandes controvérsias na discussão da teoria da selecção sexual e após Zahavi (1975) ter argumentado que “o princípio do handicap” é o mecanismo principal da selecção por escolha feminina, os modelos genéticos dos “bons genes” passam a ser conhecidos por modelos do “handicap”. Segundo Maynard Smith (1985) podem ser considerados três modelos do handicap :

1.2.2 . Hipótese do handicap (“Zahavi handicap”)

Zahavi (1975) apresentou uma explicação alternativa à teoria dos descendentes atractivos, a que chamou de “princípio do handicap”. Para este autor, as fêmeas escolhem machos com adornos elaborados porque estes podem ser extremamente aptos e eficientes na fuga aos predadores, pois de outra forma não teriam conseguido sobreviver. Um macho com um “handicap” está, de certa forma, a demonstrar que tem uma grande capacidade física para enfrentar essa deficiência.

1.2.3 - Hipótese do handicap condicional

Segundo este modelo os machos investem num “handicap” para otimizar a sobrevivência e o sucesso no acasalamento. A presença do handicap (ornamento), vai implicar custos para o macho, desta forma, os machos que o apresentam serão os mais robustos. O handicap vai ser um mecanismo indicador da robustez do macho. As fêmeas preferem, então, acasalar com os machos que apresentam um handicap desenvolvido, o que lhes vai proporcionar filhos com um handicap também desenvolvido, logo mais robustos. Assim, o grau do handicap é um bom indício da viabilidade do macho.

Grafen (1990a) mostrou que um mecanismo indicador pode favorecer ornamentos e preferências das fêmeas sem qualquer ideia de auto-reforço que estava patente no modelo de Fisher. Para que o modelo fosse analiticamente tratável, presumiu que o desenvolvimento do ornamento masculino, bem como a preferência da fêmea, estivessem codificados nos mesmos alelos num único locus haploide, sendo também verificados resultados num modelo e dois locus. Um dos pressupostos deste modelo, e em contraste com a maioria dos outros modelos, é o de que os machos diferem na qualidade fenotípica mas não genotípica, e a fecundidade das fêmeas depende das qualidades fenotípicas do macho. Este modelo assume que a preferência da fêmea é feita por selecção directa. O tamanho dos ornamentos do macho dependem também da qualidade fenotípica do macho e na sua “regra de aviso” geneticamente determinada em relação à qualidade. Desta forma este modelo assume dois equilíbrios possíveis: um, não há ornamento ou a preferência; no outro o grau de ornamentação é uma função

exponencial da qualidade fenotípica do macho e as preferências das fêmeas aumentam de acordo com essas características, favorecendo, assim, machos de alta qualidade.

1.2.4. Hipótese do handicap revelador

Hamilton e Zuk (1982) sugeriram um modelo em que o ornamento (handicap) fornece à fêmea informação sobre a qualidade do macho (e.g. viabilidade/robustez) sem, no entanto acarretar quaisquer custos em termos de sobrevivência para estes. A exibição de ornamentos serviria como elemento indicador da qualidade dos machos, uma vez que se estes estivessem infestados por parasitas o desenvolvimento do ornamento estaria comprometido.

Hamilton e Zuk (1982) chamaram a atenção para o facto de muitas das exibições elaboradas dos machos passarem por mostrar a pele ou penas brilhantes. Para estes autores os machos que estivessem fortemente infestados por parasitas, não poderiam pôr em cena uma exibição particularmente brilhante ou garrida. As suas doenças reflectir-se-iam na sua aparência. A fêmea estaria a garantir a si mesma a escolha de um parceiro forte, sem parasitas e, conseqüentemente, a potencializar um bom começo de vida aos seus descendentes. Na teoria de Hamilton, os machos são avaliados pela sua saúde e vigor e a chave dessa avaliação não é uma extravagância arbitrária das fêmeas. O aspecto extravagante envolve certos custos que só podem ser mantidos por um macho saudável e em boas condições físicas. A fêmea, ao escolher um tal indivíduo, fica a ganhar com o facto de ter filhos saudáveis de ambos os sexos.

Contrariando esta última perspectiva, Fisher defende que a escolha das fêmeas se baseia apenas num capricho. Os elaborados adornos dos machos nada mais sinalizam acerca do macho do que o facto de ele os possuir. As fêmeas serão favorecidas se escolherem os machos que possuem tais adornos, mesmo que estes sejam indivíduos fracos e pouco saudáveis. No entanto, a escolha da fêmea torna-se vantajosa, uma vez que estas terão filhos atraentes, ainda que possivelmente não muito saudáveis. Na teoria de Fisher, a fêmea não lucra em crias mais fortes, nem em crias mais saudáveis, apenas ganha em filhos do sexo masculino que, em adultos, serão considerados atraentes pelas fêmeas.

1.3. Teoria da exploração ou do enviezamento sensorial

Fisher (1930) sugeriu que as preferências do acasalamento podem aparecer por mutações que alteram a resposta das fêmeas relativamente a alguns aspectos do comportamento e da morfologia dos machos. Segundo a teoria do enviezamento sensorial esta ideia aparece segundo uma perspectiva diferente. Uma determinada característica pode ser favorecida se no sistema sensorial da fêmea pré-existir um enviezamento perceptivo. Assim, segundo este modelo, os ornamentos evoluíam de acordo com a pressão selectiva imposta pela preferência da fêmea. Vários exemplos têm sido apontados para ilustrar esta teoria: a cauda do pavão cujas marcas que fazem lembrar olhos, poderia atrair a atenção as fêmeas pela exploração de uma larga extensão da resposta a um estímulo visual na cognição e na comunicação animal (Ridley, 1981); em alguns insectos, os machos atraem as fêmeas através de ferormonas que também estão presentes na fruta (Backer e Cardé, 1979; Lofsted et al. 1989). Como afirma West-Eberhard: “by using responses strongly selected in other contexts, the signal in effect creates a sensory trap to manipulate behaviour in the signaller’s own favour” (1984: 320). Esta possibilidade foi referida no contexto da selecção sexual por Ryan (1990) como exploração sensorial (“sensory exploitation”). O termo exploração sensorial, segundo este autor, acentua o facto dos machos enviarem sinais que exploram os enviezamentos sensoriais das fêmeas.

2- Alguns aspectos da selecção sexual em *Uca tangeri*

2.1 - “Caranguejos violinistas” : o género *Uca*

Os caranguejos do género *Uca* pertencem à sub ordem Brachyura, família Ocypodidae e ocorrem praticamente em todo o mundo. São vulgarmente conhecidos por “caranguejos violinistas” (fiddler crabs), uma designação que advém do facto de uma das pinças dos machos se apresentar hipertrofiada, sendo utilizada para ameaçar, cortejar e lutar.

A maioria das espécies *Uca* pode ser dividida em dois grandes grupos que se distinguem quer do ponto de vista morfológico, quer do ponto de vista etológico. Encontramos, assim, sobretudo na zona indo-pacífica um grupo mais primitivo designado por “narrow-fronts” (Crane, 1957) e um grupo etologicamente mais especializado, que corresponde, do ponto de vista morfológico à designação de “broad - fronts” e este último encontra-se mais disseminado, localizando-se especialmente nas costas do continente americano, no Pacífico oriental e no Atlântico.

A espécie *Uca tangeri* é a única que colonizou o continente europeu e insere-se no quadro global dos restantes caranguejos do género. Pelas suas características é considerada como pertencente ao grupo dos “broad - fronts” .

Esta espécie apresenta dimorfismo sexual que se traduz na hipertrofia de uma das pinças nos machos. Estas constituem uma modificação do primeiro par de apêndices ambulatorios, e ao invés de terem uma função alimentar como nos caranguejos em geral, a hipertrofia da pinça, nos machos de *Uca tangeri* impede-a de ter essa função (Nobre, 1931; Saldanha, 1980)

Os indivíduos adultos apresentam uma coloração variável, sendo alguns violeta escuro, vermelho escuro, laranja e amarelo com diferentes intensidades e, ainda, uma maior ou menor quantidade de cinzento. Hagen (1962) não refere o laranja, mas indica que o amarelo é a cor que oferece maior possibilidade de mudanças. Os cromatóforos da hipoderme são os responsáveis pela intensidade da coloração e a sua disposição dependendo simultaneamente de dois ritmos : o circadiano e o das marés. De dia e na maré baixa, os pigmentos espalham-se por toda a área dos cromatóforos, tornando os animais mais escuros. Durante a noite e na praia mar a coloração é menos intensa, uma vez que os pigmentos se juntam no centro das células (Faria, 1995).

Todas as espécies de *Uca* são semi-terrestres: a sua vida social e a actividade alimentar desenrolam-se apenas na maré vazia enquanto, durante a maré cheia, os indivíduos permanecem em galerias que fecham com um batoque de vasa (Iodo) Wolfrath, (1982).

Muitas hipóteses têm sido apresentadas para explicar a evolução dos sistemas de acasalamento, especialmente a selecção sexual inicialmente proposta por Darwin (1859,1871). No entanto, a maior parte das hipóteses relacionadas com decorrer da selecção sexual no estabelecimento de sistemas sociais, baseou-se na observação do comportamento de pássaros. Recentemente porém, estudos comparativos com vista a testarem estas hipóteses alargaram-se a outros grupos taxonómicos (insectos não sociais Alcock et al 1977; Smith 1979; Thornhill,1980; peixes, Farr,1980; Warner and Hoffman,1980, anúros, Davies and Halliday, 1979; Fairchild, 1981; Howard, 1980; Ryan,1980; Wells, 1979; répteis, Manzur and Fuentes, 1979; mamíferos, Cox and Le Boeuf,1977).

Estudos recentes acerca da organização social em caranguejos violinistas (*Uca*) (Christy,1980,1882; Greenspan, 1980; Hyatt,1977; Salmon and Yamaguchi,1971; Zucker and Deny, 1979; Zucker,1981) revelam que existe um conjunto complexo de padrões sociais. Foram descritos dois tipos de padrão de cortejamento em espécies “evoluidas” de *Uca* (subgénero *Celuca*, Crane). O padrão mais comum é um sistema de cortejamento comunal, no qual os machos adultos tendem a agregar-se numa área intertidal onde defendem pequenos territórios à volta da entrada do seu buraco. Durante certos períodos da maré baixa cortejam as fêmeas destes territórios. O cortejamento dos machos consiste numa exibição típica de acenar que envolve a sua única pinça hipertrofiada. A exibição de “waving” é, muitas vezes, acompanhada de movimentos a que Zucker chama de “ dance steps”. As fêmeas, por sua vez, entram nesta área de cortejamento e seguem alguns dos machos para dentro dos buracos. O tempo de permanência das fêmeas nas galerias é geralmente breve, mas, ocasionalmente, elas permanecem dentro das galerias para copular (Zucker, 1981).

Foi proposto que a selecção intersexual pode ser a explicação da evolução das exhibições comunais, uma vez que ocorre uma intensa competição entre os machos para a manutenção dos sítios específicos para cortejar as fêmeas (Emlen, 1976; Emlen & Oring, 1977). Há uma grande falta de dados acerca da selecção sexual no que se refere à manutenção de sistemas de acasalamento em *Uca* tropical, no entanto, o tempo investido

por machos de algumas destas espécies, só para manter uma exibição estabelecida, sugere que a selecção sexual é um factor importante.

No sistema de acasalamento em *Uca* existem três aspectos principais a considerar: as características do recurso (buraco de reprodução), a competição entre machos e a selecção feita pelas fêmeas. De acordo com Christy, os buracos de reprodução situam-se acima da linha da maré (“supratidal burrows”), não sendo atingidos pela água subterrânea durante a praia-mar.

Depois do acasalamento, as fêmeas devem permanecer cerca de duas semanas na câmara terminal dos buracos para fazerem a postura e a fase inicial de incubação dos ovos (Faria, 1995). Embora a maioria dos ovos permaneça aglutinada na região abdominal, há uma fracção facilmente destacável cuja perda significa uma diminuição na eficiência do processo reprodutor. Desta forma, a estabilidade estrutural dos buracos de reprodução, traduzida pela escolha de buracos mais secos cumpre, segundo Faria, (1995), os seguintes objectivos :

- diminuir a probabilidade de deterioração ou colapso do buraco, facto que seria responsável pela perda de ovos e que obrigaria a fêmea a procurar um novo;
- _ diminuir a probabilidade de alagamento, igualmente responsável pela perda de ovos;
- proporcionar a estabilidade necessária ao processo reprodutivo.

2.2 -*Uca tangeri* como modelo para o estudo da importância do acenar no género *Uca*

Actualmente, há boas evidências empíricas acerca da existência de sistemas de acasalamento em que a escolha das fêmeas pode conduzir à selecção de características extravagantes ou bizarras dos machos (Moller, 1994). Historicamente os dois modelos mais importantes da evolução da escolha feminina são, como vimos, os modelos Fisherianos e o do “handicap”. Em ambos os casos, a preferência feminina e os ornamentos do macho co-evoluem (Pomiankowski & Sheridan, 1994). Os modelos Fisherianos assumem que as preferências arbitrarias da fêmea para determinadas características fenotípicas do macho tendem a aumentar a elaboração de ambas e conduzem a um “feedback” positivo (Lande, 1981, Kirkpatrick, 1982; Pomiankowski et

al., 1991). Os modelos do “handicap” predizem que a preferência e o ornamento co-evoluem, mas cada macho pesa os benefícios do acasalamento ganhos com o ornamento contra a sua capacidade para resistir ao custo do aumento da magnitude do ornamento (Zahavi, 1977; Grafen, 1990 a,b; Iwasa et al., 1991). Se os machos mais viáveis pagam um pequeno preço para o aumento do ornamento, isso vai, geralmente agir como um sinal honesto da qualidade do macho.

A exploração sensorial é um modelo alternativo para explicar a evolução dos ornamentos (Ryan,1990). Os machos podem explorar para outras actividades as tendências sensoriais pré-existentes que chegam como produtos da selecção directa nas fêmeas (Ryan, 1990; Enquist e Arak, 1993). Dois conjuntos de evidências têm sido apresentados para suportar esta teoria da exploração sensorial. O primeiro, pode ser visto como uma dualidade entre o cortejamento do macho e a preferência da fêmea em que as tendências comportamentais ocorrem num contexto de não cortejamento tal como alimentação ou fuga de predadores. Evidências deste tipo têm sido recolhidas, nomeadamente, nas moscas da fruta (Bennet-Clark, e Ewing, 1967), nos caranguejos violinistas (Christy,1988). O segundo conjunto de evidências fundamenta-se na utilização da informação poligénica. Se uma preferência de uma fêmea se desenvolve antes de um ornamento, as duas necessidades, preferência e ornamento, coevoluem. Os traços masculinos podem simplesmente ter sido desenvolvidos para explorar a preferência pré-existente da fêmea. Análises poligénicas sugerem que há uma evolução possível da preferência antes do ornamento em duas linhagens separadas (Rãs : Ryan e Rand, 1993).

A ocorrência de traços exagerados, tais como a pinça hipertrofiada nos caranguejos violinistas, tem sido explicada pela acção de dois mecanismos da selecção sexual:

- a) a competição entre machos ,
- b) as escolhas das fêmeas no acasalamento.

Enquanto tem havido um consenso generalizado relativamente ao facto de os combates entre machos produzirem traços exagerados, o mesmo não se verifica quanto ao mecanismo a partir do qual a escolha das fêmeas pode influenciar a evolução dos ornamentos masculinos (e.g. modelos Fisherianos vs. modelos do handicap). De qualquer modo, tem havido evidências substanciais sobre a ocorrência de escolha feminina no acasalamento baseadas nas características dos machos. As caudas longas em andorinhas (Anderson,1982) e guppies (Bishchoff et al., 1991), a côr da papada e os sinais nos

lagartos *Anolis* (Crew, 1975, Sigmund, 1983) ou o tamanho do pente na galinhola vermelha (Zuk et al., 1990), são alguns exemplos de sinais visuais.

Tem sido recentemente sublinhada por vários autores a dificuldade em separar as contribuições parciais da competição entre machos das escolhas femininas durante o acasalamento, na evolução dos ornamentos (e.g. Moller, 1988), para além dessa dificuldade tanto Kodrick Brown e Brown (1984), como Berglund et al., (1986), enfatizaram o facto de a maioria dos caracteres sexuais secundários terem uma função dupla: tanto na competição entre machos como em sinais para as escolhas das fêmeas. Estes autores admitiram que estes sinais evoluíram inicialmente através de pressões da competição intra-sexual, e que servem como sinais honestos das capacidades competitivas com outros machos. O controle social provocado por situações agonísticas dificulta o “bluff” com estes sinais. Consequentemente, estes sinais honestos estão disponíveis para as fêmeas que os podem passar a usar como indicadores das qualidades fenóticas dos machos. Berglund *et al.*, (1986) sugeriram que a evolução dos caracteres secundários pode ter ocorrido em dois momentos : a competição entre machos iniciou o processo, enquanto a escolha feminina apareceu mais tarde como um factor selectivo adicional.

Devido ao acentuado dimorfismo os caranguejos violinistas são um bom paradigma para estudar este tipo de problemas. Nos machos de *Uca tangeri* um dos dois quelípedes perdeu a função alimentar sofrendo um desenvolvimento acentuado, sendo usada nos combates entre machos e em sinais visuais (acenar). Estes sinais consistem na elevação e abaixamento ritmados da pinça hipertrofiada, que durante a época de acasalamento atraem as fêmeas para os buracos do macho (Crane, 1975).

2.3 - *Uca tangeri* como modelo para estudo da importância das construções de areia e vasa no género *Uca*

Em catorze espécies do género *Uca* os machos reprodutivamente activos constroem estruturas de areia húmida e vasa à entrada das galerias que defendem e a partir das quais cortejam (acenar) (Christy, 1988). Quatro espécies, *U.pugilator* (Christy, 1982), *U.pugnax* (Greenspan, 1984), *U.minax* (Basan e Frey, 1977) e *U.tangeri* (Muller, 1983), constroem semi-cúpulas baixas (i.e. menores que a altura dos pedúnculos oculares) e

maciças de um dos lados da abertura da galeria. Duas outras espécies, *U. Panacea* (Salmon et al., 1978) e *U. galapagensis* (von Hagen, 1968), constroem o mesmo tipo de estruturas mas dispõem-nas circularmente.

Em todas as espécies que constroem estas estruturas, os machos detentores de galerias ameaçam e combatem os residentes próximos e os vadios (“wanders”) que procuram obter galerias. Na maioria das espécies as galerias defendidas são locais de cortejamento, acasalamento e provavelmente de postura e incubação (Christy e Salmon, 1984).

Estudos sobre a distribuição, utilização do espaço e agressividade entre machos em cortejamento em *U. musica* e outras espécies sugerem que, as carapaças e semi-cúpulas construídas pelos machos reduzem a sobreposição territorial e os níveis de agressividade entre residentes vizinhos. Assim, cada macho disporá de mais tempo para cortejar fêmeas face a limitados períodos de acasalamento diurnos, lunares ou tidais (Zuker, 1974, 1981).

Relativamente às fêmeas, a presença das estruturas poderá ser mais que uma pista visual para a entrada da galeria (Crane, 1975), já que constitui um sinal honesto, (pelo menos em *U. bebei*) da qualidade dos machos e das respectivas galerias (Backwell, Jennions, Christy e Schober, 1995).

A população algarvia de *Uca tangeri* constitui um excelente modelo para o estudo destas questões.

MATERIAL E MÉTODOS

Os únicos caranguejos violinistas que existem na Europa, encontram-se na costa Atlântica de Espanha e na costa Sul de Portugal e pertencem à espécie *Uca tangeri* (Eidoux, 1835), sendo designados, comumente por “bocas”, “bocas de cavalete” ou “bocas de cavar-terra”.

Uca tangeri, frequente em toda a costa oriental algarvia (que não ocupa de forma contínua), é uma espécie dominante na zona intertital da Ria Formosa, onde as zonas de sapal e as praias lodosas são as características ecológicas destes caranguejos, que no seu conjunto, são facilmente identificáveis, não se encontrando em nenhum outro grupo de braquíuros ibéricos: construção de utilização de buracos (galerias) individuais, organização social com vertente territorial centrada na utilização dos buracos e cortejamento masculino colectivo (Faria, 1995).

Mouta Faria refere que também se podem encontrar populações a norte de Tavira, no rio Gilão, bem como na ribeira que desagua em Cabanas. Encontram-se também *Uca tangeri* no rio Guadiana, a norte de Vila Real de Santo António, na foz da ribeira de Odelouca e do rio Arade, em Portimão (Faria, 1995).

Todas as espécies do género *Uca* são semi-terrestres, decorrendo toda a sua actividade alimentar e social na maré baixa. Na maré alta, permanecem dentro de galerias por elas escavadas que encerram com uma tampa de vasa (Wolfrath, 1992a).

Na área da Ria Formosa, distribuem-se ao longo das plataformas de vasa e sapais, encontrando-se as suas galerias fundamentalmente nas plataformas de vasa nua e zonas circundantes de macrófitos. Alimentam-se recolhendo o sedimento com ambas as pinças, no caso das fêmeas. O alimento fundamental dos caranguejos *Uca tangeri* são as matérias vegetais em decomposição depositadas pela água do mar indiscriminadamente recolhidas em conjunto com a vasa. Juntamente com o alimento há uma grande quantidade de material inorgânico que o animal posteriormente elimina da cavidade bucal, que se pode observar por baixo e no exterior desta cavidade e que é periodicamente desprendido com o auxílio das pinças de alimentação, depositando-se sobre o substrato com o formato de pequeninas bolas. Para além desta alimentação selectiva, a conspicuidade das suas galerias na Ria Formosa é tal que a sua construção e existência têm impacto considerável na estrutura sedimentar das plataformas de vasa (Wolfrath, 1992a, 1992b).

Uca tangeri apresenta um ciclo anual de actividade que, na Ria Formosa, começa em Março, quando a temperatura à superfície do sedimento é consistentemente superior a 18°C e cessa no final de Outubro. As primeiras chuvas e a diminuição da temperatura levam a um decréscimo da actividade até Novembro, permanecendo os indivíduos encerrados nas galerias durante o Inverno (Wolfrath, 1993).

Observa-se também um ciclo tidal que é caracterizado por uma fase pré baixa-mar com predominância da alimentação e uma fase pós baixa-mar com predominância do cortejamento (“waving”) ou de migrações para outras plataformas de vasa fora da época de reprodução (Wolfrath, 1993; Lourenço, 1994).

O comportamento segue o padrão do agrupamento sub-genérico “lateral-waving” (Crane, 1975; Christy & Salmon, 1984; Salmon & Zuck, 1988) a que pertence: o macho normalmente corteja a fêmea não associada a uma galeria “wander” usando exhibições visuais complexas que envolvem a pinça hipertrofiada e sinais acústicos. A fêmea é atraída para a galeria seguindo o macho e a cópula ocorre dentro desta (Yamaguchi, 1971; von Hagen, 1973; Christy, 1978, 1987; Salmon, 1987; Murai et al., 1987). Em *Uca tangeri* o sistema de acasalamento, por agregação de machos, está indissociavelmente ligado a galerias.

Os caranguejos *Uca tangeri*, objecto deste estudo, foram observados na área do Parque Natural da Ria Formosa, em particular no sapal de Cacela Velha, na costa portuguesa do Algarve.

A Ria Formosa consiste num sistema lagunar com aproximadamente 55 Km de comprimento e com uma largura máxima de 7 Km separada do mar por um conjunto de ilhas barreira. As *Uca tangeri* ocupam a zona intercotidal das praias de lodo e sapais, áreas que são cobertas duas vezes por dia pelas águas marinhas.

As observações decorreram durante os meses de Junho e Julho e a recolha da amostra realizou-se diariamente no período da maré baixa, correspondente ao período diurno.

A captura dos indivíduos para obtenção de dados biométricos foi feita ao acaso, percorrendo o sapal e recolhendo os indivíduos que não conseguiam refugiar-se a tempo nas galerias.

Foram recolhidos os seguintes dados biométricos: o peso e as dimensões.

Os pesos foram obtidos utilizando um dinamómetro com a sensibilidade de 1g. As dimensões recolhidas foram obtidas através de uma craveira com sensibilidade de 0.05 mm, tendo sido medidos :

- a) largura máxima da carapaça,
- b) comprimento da carapaça,
- c) comprimento da pinça hipertrofiada dos machos - no propodus,
- d) comprimento das pinças de alimentação de machos e de fêmeas - no pólex.

Para a realização das experiências, foi necessário capturar machos que foram utilizados como modelos. Os indivíduos, depois de capturados, foram congelados e posteriormente revestidos por uma fina camada de resina epoxi para que se mantivessem o melhor possível a coloração e as características morfológicas .

Para determinar quais as características dos machos que podem influenciar o comportamento das fêmeas, estes foram colocados numa arena de 1m² feita a partir de quatro placas brancas de acrílico, cada uma com um metro de comprimento e trinta centímetros de altura. Em dois dos cantos opostos da arena simularam-se duas galerias semelhantes às que ocorrem no sapal com um diâmetro aproximado de 2.5cm e com uma profundidade de mais ou menos 10 cm. Ao lado de cada galeria foi colocado um macho cujas características diferiam conforme o objectivo de cada experiência. Foi definida uma área confinada a cada um dos machos. Para a definição desta área foi traçado um quadrado com quarenta centímetros de lado (40cm) figura 1. No centro da arena fez-se uma depressão com aproximadamente 10 cm de diâmetro onde as fêmeas eram colocadas.

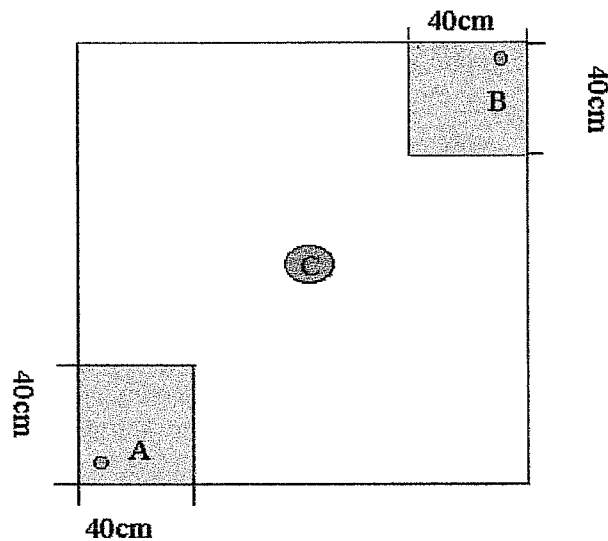


Figura 1. Esquema da arena - A e B modelos de machos
- C depressão central

O tempo de duração de cada experiência realizada foi de vinte minutos, no entanto se alguma das fêmeas a ser testada entrava numa das galerias e aí permanecia por cinco minutos, a experiência era dada por concluída. No caso de permanecerem sem se moverem na depressão central ou em algum dos pontos da arena que não fosse nenhuma das áreas definidas para cada uma dos machos, por um período de dez minutos, a experiência também era interrompida.

Em todas as experiências foram registadas as seguintes variáveis comportamentais :

- Direcção que a fêmea tomava quando deixava a depressão central de acordo com a definição prévia de sectores de 45° a partir do centro, começando por 0° na direcção do macho A . Estes dados foram colocados em três categorias para análise posterior:
 direcção do macho A - sector 1 e 8,
 direcção do macho B - sector 4 e 5,
 direcção neutra- sectores 2,3,6 e 7.
- Qual o macho que sofreu a primeira aproximação, i.e. qual o canto do macho que foi primeiro visitado por uma fêmea.

- latência de entrada na área de cada um dos machos (canto).
- Tempo dispendido em cada área de cada um dos machos (canto).
- Entrada no buraco de cada um dos machos e permanência neste dez minutos.

Em todas as experiências efectuadas, a posição relativa dos machos era trocada em cada observação de duas fêmeas.

1- Biometria

Com o objectivo de investigar possíveis correlações morfo-funcionais da “selecção sexual”, foram medidas, nos indivíduos dos diferentes grupos (machos e fêmeas) um conjunto de variáveis biométricas que englobam variáveis morfométricas respeitantes à morfologia externa .

Foi utilizado o factor de condição (K) de Fulton (Weatherley e Hill, 1987), que é normalmente utilizado para avaliar a condição física dos indivíduos, assumindo que o peso dos caranguejos é bem representado pelo cubo da largura da sua carapaça (LC), segundo a formula :

$$K = \text{Peso} / LC^3$$

2 - Influência do tamanho das pinças hipertrofiadas

Para examinar se o tamanho das pinças é importante no cortejamento, utilizaram-se dois modelos cujas pinças diferiam no tamanho . Os modelos eram colocados em cantos diametralmente opostos na arena acima referida . As fêmeas eram largadas no centro da arena e, a partir desse momento, começava-se a fazer a contagem dos tempos de permanência na área confinada a cada um dos machos. Registou-se também a primeira direcção tomada por cada fêmea observada.

A posição dos machos era trocada em cada duas fêmeas observadas.

3 - Influência do lado de inserção (direito / esquerdo) da pinça hipertrofiada

A pinça hipertrofiada dos machos de *Uca tangeri* não ocupa sempre o mesmo lado de inserção na carapaça. Assim, encontramos machos cuja pinça hipertrofiada se encontra do lado direito enquanto noutros se encontra do lado esquerdo. Para examinar se o lado de inserção da pinça hipertrofiada influenciava o comportamento das fêmeas, foram utilizados machos cuja pinça se encontrava num caso do lado direito e no outro do lado esquerdo.

4 - Influência da posição da pinça hipertrofiada

Durante o cortejamento os machos exibem rituais que consistem no “acenar” da pinça hipertrofiada (“waving”). Para testar se a posição da pinça influencia a atracção das fêmeas, foram colocados na arena de experimentação dois machos, em que num deles a pinça hipertrofiada se encontrava levantada enquanto no outro se encontrava junto ao substrato (em baixo). Foi construído um mecanismo através de arames de modo a permitir que a pinça que estava levantada, assim o permanecesse durante toda a experiência. Ao longo da experimentação as pinças dos machos eram trocadas.

5 - Importância das construções de areia e vasa (bolas de vasa)

Os machos de *Uca tangeri* constroem semi-cúpulas baixas (i.e menores que a altura dos pedúnculos oculares) e maciças de um dos lados da abertura da galeria.

Para verificar qual a importância destas estruturas, foram colocadas em frente do buraco algumas (20) bolas de vasa retiradas de galerias de machos que se encontravam em redor.

6 - Importância no número de construções de areia e vasa (bolas de vasa)

Alguns machos dispõem quantidades superiores de bolas de vasa em frente das galerias. Para testar a importância do número de bolas de vasa, numa das áreas de um dos machos foram colocadas trinta bolas, enquanto que na do outro foram colocadas apenas vinte bolas de vasa .

Resultados

1 - Dados biométricos

Foram medidas as pinças direita e esquerda em 97 fêmeas. Verifica-se que as pinças direita e esquerda das fêmeas não diferem (Wilcoxon, $N=97$, $Z=1.603$, $p=0.108$).

Relativamente aos machos verifica-se que estes apresentam uma maior largura da carapaça tendem a ter uma pinça hipertrofiada maior (correlação de Spearman entre a largura da carapaça e o tamanho da pinça hipertrofiada : $N= 56$, $r_s= 0.54$, $p\ll 0.001$). Também existe uma correlação positiva entre o peso e o tamanho da pinça hipertrofiada ($N=56$, $r_s=0.69$, $p<0.001$), bem como entre o factor de condição e o tamanho da pinça hipertrofiada ($N=56$, $r_s=0.44$, $p<0.001$). No entanto, como se pode observar na tabela 1 não parecem existir correlacões entre a altura da carapaça e o tamanho da pinça hipertrofiada :

Pares de variáveis	N válido	rSpearman	nível de significância
PH e LC	56	.546	.000013
PH e CompC	56	.466	.000294
PH e AltC	56	.309	.020136
PH e P	56	.695	.000000
PH e K	56	.439	.000692

Tab. 1 : Correlacões de Spearman entre o tamanho da pinça hipertrofiada e cada uma das características indicadas. PH - pinça hipertrofiada, LC - largura da carapaça, CompC- comprimento da carapaça, P- peso, K- factor de condição.

Comparando o índice entre o tamanho da pinça hipertrofiada e a carapaça nos machos e nas fêmeas verifica-se que este é mais significativo nos machos do que nas fêmeas, (MannWhitney $N=153$, $Z=-10.31$, $p<0.001$)

2 - Influência do tamanho da pinça hipertrofiada .

As fêmeas de *Uca tangeri* mostram uma preferência significativa por machos com o quelípede hipertrofiado maior. Elas deixam a depressão central significativamente com mais frequência em direcção ao macho com a pinça hipertrofiada maior ($N=27$, $g.l.=2$ $\chi^2= 10.48$, $p< 0.01$) como se pode observar na tabela 2.1, onde são apresentados os dados relativos ao número de fêmeas que se aproximam dos sectores do macho com o quelípede hipertrofiado grande e do macho com o quelípede hipertrofiado pequeno.

Tab.2.1 - Número de fêmeas que se aproximam dos sectores com macho de pinça hipertrofiada grande e macho com pinça hipertrofiada pequena.

Sectores		
	Número Observado	Número Esperado
Macho com pinça grande	14	6.75
Macho com pinça pequena	5	6.75
Neutro	8	13.5

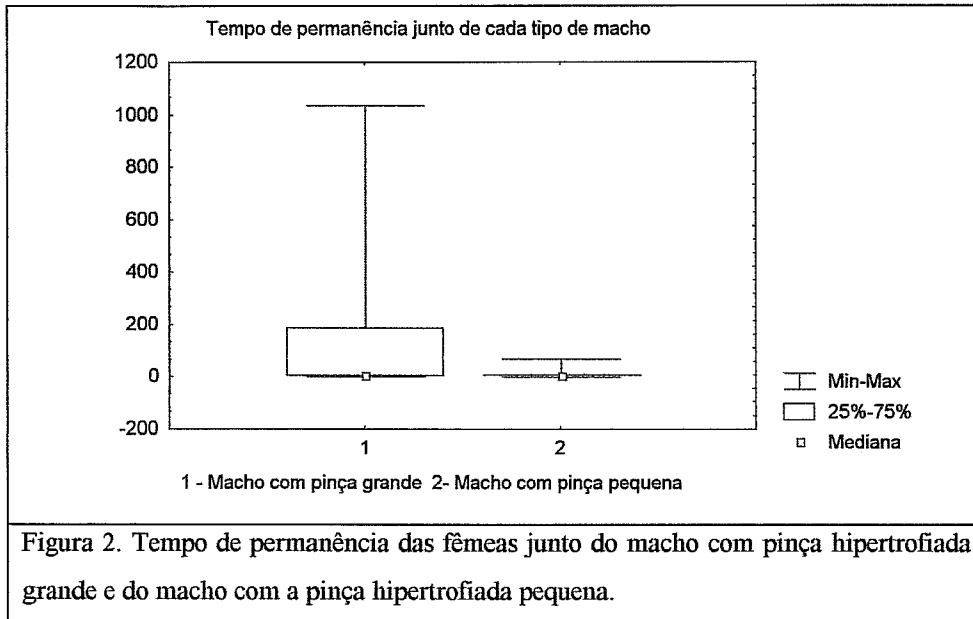
Das 27 fêmeas testadas 51.8% dirigiram-se para o macho com a pinça hipertrofiada grande enquanto 18.5% se deslocaram na direcção do macho com a pinça hipertrofiada pequena. As restantes 27.7% ao abandonar a depressão central dirigiram-se para uma zona neutra.

Relativamente aos dados da primeira aproximação, observa-se que apenas uma das fêmeas testadas não fez uma primeira aproximação a nenhum dos machos. As restantes fêmeas aproximaram-se preferencialmente do macho com quelípede hipertrofiado grande, como se pode observar na tabela 2.2. Uma análise desta tabela permite-nos verificar que: as fêmeas fazem preferencialmente uma primeira aproximação ao macho que exhibe uma pinça hipertrofiada maior ($N=26$, $g.l.=1$, $\chi^2=7.54$, $p<0.01$).

Tab. 2.2 - Número de indivíduos que fazem uma primeira aproximação

Primeira aproximação		
	Número Observado	Número Esperado
Macho com pinça grande	20	13
Macho com pinça pequena	6	13
Neutro	1	-

Também aos valores referentes ao tempo de permanência na área confinada a cada um dos machos são significativos (figura 2) ou seja, há uma preferência clara, no que se refere ao tempo de permanência junto ao macho com a pinça de maiores dimensões, (Wilcoxon $N = 27$ $Z = 2.74$ $p < 0.01$).



Embora pareça haver uma preferência significativa das fêmeas pelo macho com a pinça hipertrofiada maior, quer no que se refere à escolha de sectores, quer na primeira aproximação, ou no tempo de permanência na área confinada a cada um dos tipos de macho, o mesmo já não se verifica quando analisamos a latência da primeira aproximação e o número de fêmeas que entrou nos buracos.

Relativamente aos indivíduos que entraram nos buracos podemos verificar que não existe um número significativo de fêmeas que tenha entrado no buraco do macho de maiores dimensões. Uma análise da tabela 2.3 permite-nos observar que não existem diferenças significativas entre machos com pinça hipertrofiada grande e pequena no que diz respeito ao número de fêmeas que entrou em cada um dos buracos ($N=11, d.f.=1, \chi^2=2.27, p>0.01$).

Tab.2.3- Número de indivíduos que entrou nos buracos.

Entrada no Buraco		
	Número Observado	Número Esperado
Macho com pinça grande	8	5.5
Macho com pinça pequena	3	5

No que se refere à latência da primeira aproximação a cada um dos machos, pode-se verificar que os valores não são significativos: (Mann Witney: $N = 26$ $Z = 0.18$ $p > 0.01$), não existem diferenças significativas entre os machos com a pinça hipertrofiada grande e o macho com a pinça hipertrofiada pequena o que se pode observar na figura 3.

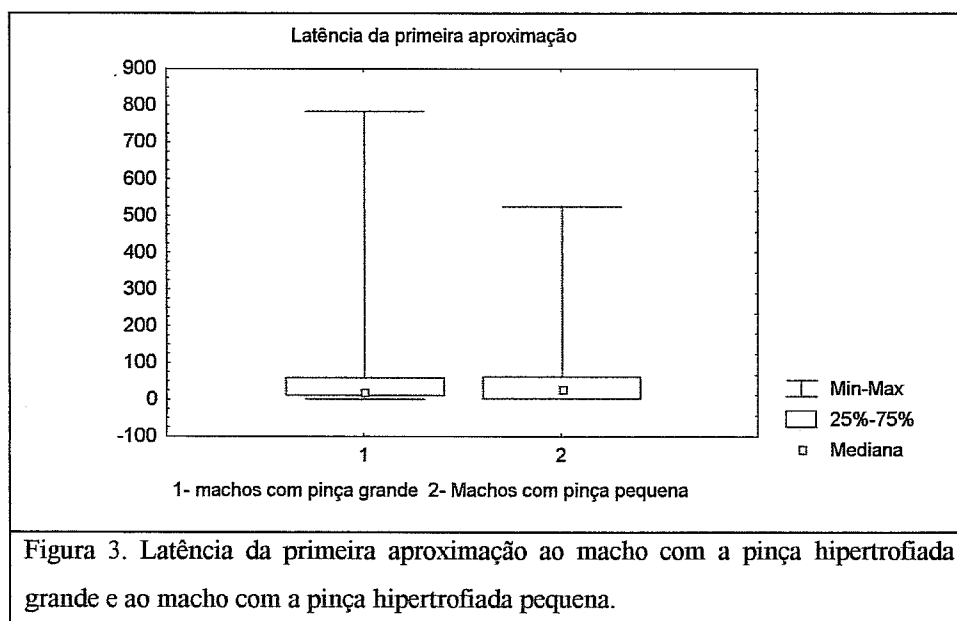


Figura 3. Latência da primeira aproximação ao macho com a pinça hipertrofiada grande e ao macho com a pinça hipertrofiada pequena.

3 - Influência do lado de inserção (direito / esquerdo) das pinças hipertrofiadas

Quando as fêmeas de *Uca tangeri* estão perante a escolha de modelos de machos cuja pinça hipertrofiada se apresenta do lado direito ou do lado esquerdo, elas não mostram qualquer preferência por qualquer dos tipos de macho. De 24 fêmeas testadas 17% deixou a depressão central na direcção do macho com a pinça hipertrofiada do lado direito e 17% na direcção do macho com a pinça hipertrofiada do lado esquerdo, as restantes 66% dirigiram-se para uma direcção neutral (N=24, g.l.=2, $\chi^2=2.66$, $p>0.01$). Na tabela 3.1 são apresentados os dados relativos à direcção tomada pelas fêmeas quando da saída da depressão central.

Tab.3.1- Número de fêmeas que se aproximam dos sectores com macho de pinça hipertrofiada do lado direito e do macho com pinça hipertrofiada do lado esquerdo.

Sectores		
	Número Observado	Número Esperado
Pinça do lado direito	4	6
Pinça do lado esquerdo	4	6
Neutro	16	12

Relativamente aos dados referentes a uma primeira aproximação podemos observar na tabela 3.2 que das 24 fêmeas testadas apenas 5 não se aproximaram dos machos estímulo. As restantes não mostram uma clara preferência por qualquer dos machos (N= 19, g.l.=1, $\chi^2=0.05$, $p>0.01$).

Tab.3.2 - Número de indivíduos que fazem uma primeira aproximação.

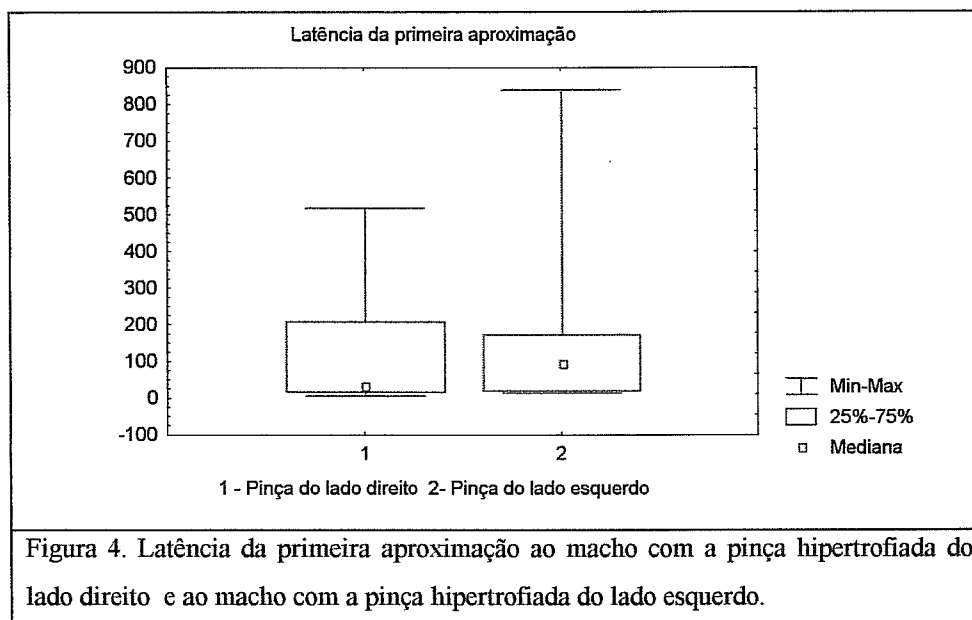
Primeira aproximação		
	Número observado	Número esperado
Pinça do lado direito	10	10.0
Pinça do lado esquerdo	10	10.0
Neutro	4	-

Relativamente à entrada no buraco de cada um dos machos, verifica-se que os valores não são significativos ($N=10$, g.l.=1, $\chi^2=0.4$, $p>0.10$) ou seja não há uma preferência distinta, nem pelo macho que exhibe a pinça hipertrofiada do lado esquerdo, nem pelo que a exhibe do lado direito como se pode observar na tabela 3.3.

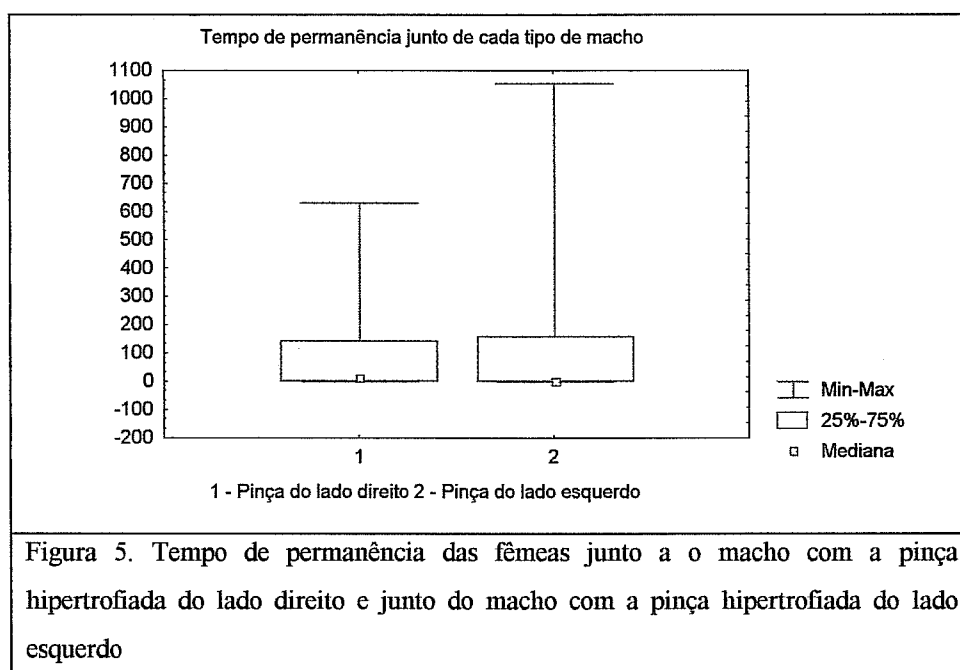
Tab.3.3- Número de indivíduos que entrou nos buracos

Entrou no Buraco		
	Número Observado	Número Esperado
Pinça do lado direito	4	5
Pinça do lado esquerdo	6	5

Relativamente à latência da primeira aproximação observa-se que não existem diferenças significativas entre os dois tipos de machos (Mann Whitney: $N=20$ $Z = -0.98$ $p>0.01$), como se pode observar na figura 4.



Numa análise da figura 5 podemos observar que os valores do tempo de permanência na área confinada de cada um dos machos não são significativos, quer dizer, é indiferente que os machos exibam a pinça hipertrofiada do lado direito ou do lado esquerdo, o tempo dispendido junto de cada macho é semelhante, (Wilcoxon: $N=24$ $Z=0.59$ $p> 0.01$)



4 - Influência da posição da pinça hipertrofiada.

As fêmeas de *Uca tangeri* numa situação de escolha entre dois modelos de macho, em que um apresentava a pinça hipertrofiada levantada e o outro em baixo, mostram uma clara preferência pelos machos com a pinça hipertrofiada levantada. Das 28 fêmeas testadas 46.4% deixaram a depressão central na direcção do macho com a pinça levantada enquanto apenas 7.2% dirigiram-se para o macho com a pinça hipertrofiada em baixo. As restantes 46.4% deslocaram-se numa direcção neutral (N=28, g.l=2, $\chi^2=8.78$, $p<0.05$), como se pode observar na tabela 4.1.

Tab.4.1- Número de fêmeas que se aproximam dos sectores com macho de pinça hipertrofiada em cima e do macho com pinça hipertrofiada em baixo.

	Sectores	
	Número Observado	Número Esperado
Pinça em cima	13	7
Pinça em baixo	2	7
Neutro	13	14

Das 28 fêmeas apenas 3 não se aproximaram do macho estímulo. As restantes fizeram uma primeira aproximação ao macho com a pinça levantada significativamente mais vezes do que ao macho com a pinça em baixo (N=25, g.l=1, $\chi^2=4.84$, $p<0.05$) como se pode observar na tabela 4.2.

Tab. 4.2- Número de indivíduos que fazem uma primeira aproximação

Primeira aproximação		
	Número Observado	Número Esperado
Pinça em cima	18	12.5
Pinça em baixo	7	12.5
Neutro	3	-

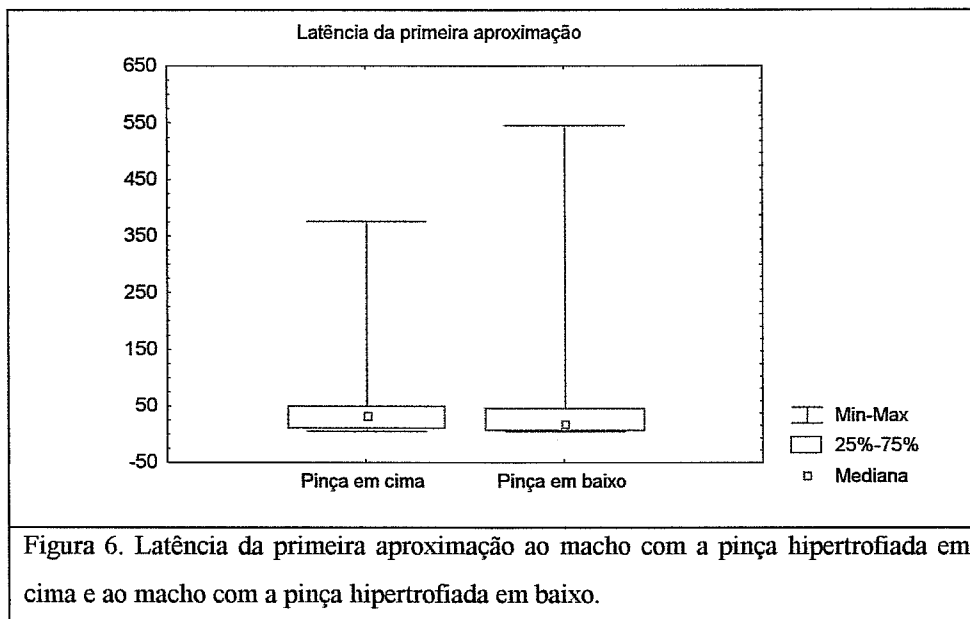
Observou-se uma tendência significativa das fêmeas para fazerem uma primeira aproximação do macho cuja pinça hipertrofiada se encontrava levantada.

A análise da tabela 4.3 permite-nos observar que existe uma tendência quase significativa para as fêmeas entrarem preferencialmente no buraco do macho cuja pinça hipertrofiada se encontrava na posição em cima ($N=15$, g.l.=1, $\chi^2=3.26$, $p=0.07$).

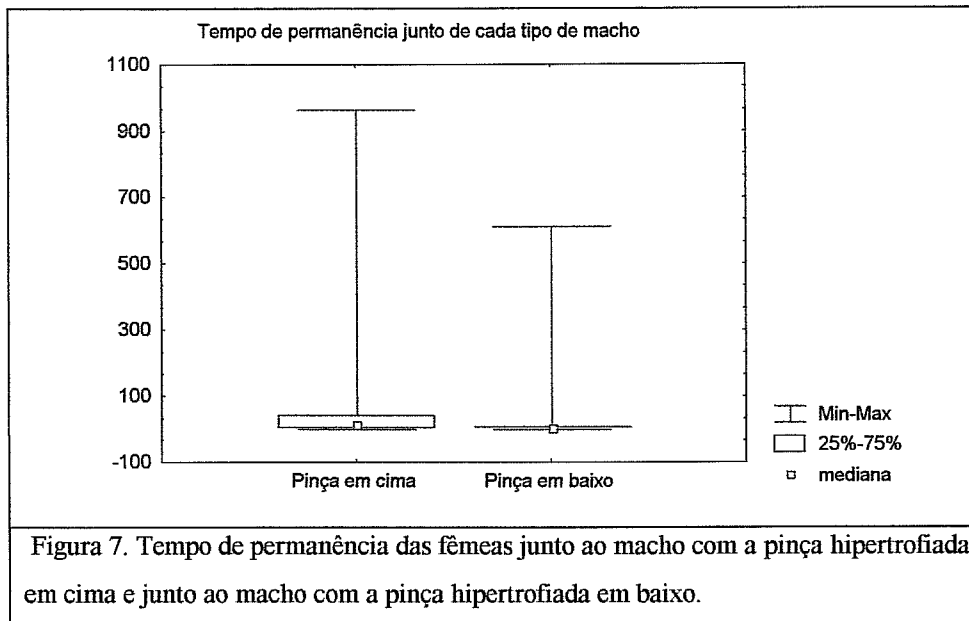
Tab.4.3 - Número de indivíduos que entrou nos buracos

Entrou no Buraco		
	Número Observado	Número Esperado
Pinça em cima	11	7.5
Pinça em baixo	4	7.5

Quando se faz uma análise da latência da primeira aproximação, verifica-se que os valores não são significativos (Mann Whitney: $N=25$, $Z = -0.79$, $p > 0.10$) ou seja não existem diferenças significativas no que diz respeito à latência da primeira aproximação entre os dois tipos de macho como se pode observar na figura 6.



As fêmeas também não mostram diferença no que diz respeito ao tempo dispendido junto de cada um dos tipos de macho (Wilcoxon $N = 25$, $Z = 1.54$, $p > 0.10$), como se pode observar na figura 7.



5 - Importância das construções de areia e vasa (bolas de vasa)

Uma análise da tabela 5.1 permite-nos observar que as fêmeas ao deixarem a depressão central se dirigem com maior frequência para os sectores dos machos com bolas do que para sectores de machos sem bolas ($N=32$, $g.l.=2$, $\chi^2=12$, $p<0.01$).

Tab. 5.1- Número de fêmeas que se aproximam dos sectores com macho com bolas de vasa e do macho sem bolas de vasa.

	Sectores	
	Número Observado	Número Esperado
Com Bolas	8	8
Sem Bolas	-	8
Neutro	24	16

No que diz respeito à primeira aproximação da observação da tabela 5.2 verifica-se que houve uma tendência significativa das fêmeas para fazerem uma primeira aproximação dos machos que dispunham de bolas de vasa em frente do buraco (N=34, g.l. =1, $\chi^2=8.16$, $p<0.01$).

Tab.5.2- Número de indivíduos que fazem uma primeira aproximação

Primeira Aproximação		
	Número Observado	Número Esperado
Com Bolas	19	12
Sem Bolas	5	12
Neutro	10	-

No que diz respeito a entradas nos buracos podemos observar que as fêmeas entram significativamente mais no buraco do macho com bolas (N= 13,g.l.= 1,p<0.05) como se pode observar na tabela 5.3.

Tab. 5.3- Número de indivíduos que entrou nos buracos

Entrou no Buraco		
	Número Observado	Número Esperado
Com Bolas	11	6.5
Sem Bolas	2	6.5

Verifica-se que também existem diferenças significativas entre os machos com bolas e sem bolas no que diz respeito à latência da primeira aproximação (Man Whitney U test : $N = 24$, $Z = -2.88$ $p < 0.01$), como se pode observar na figura 8.

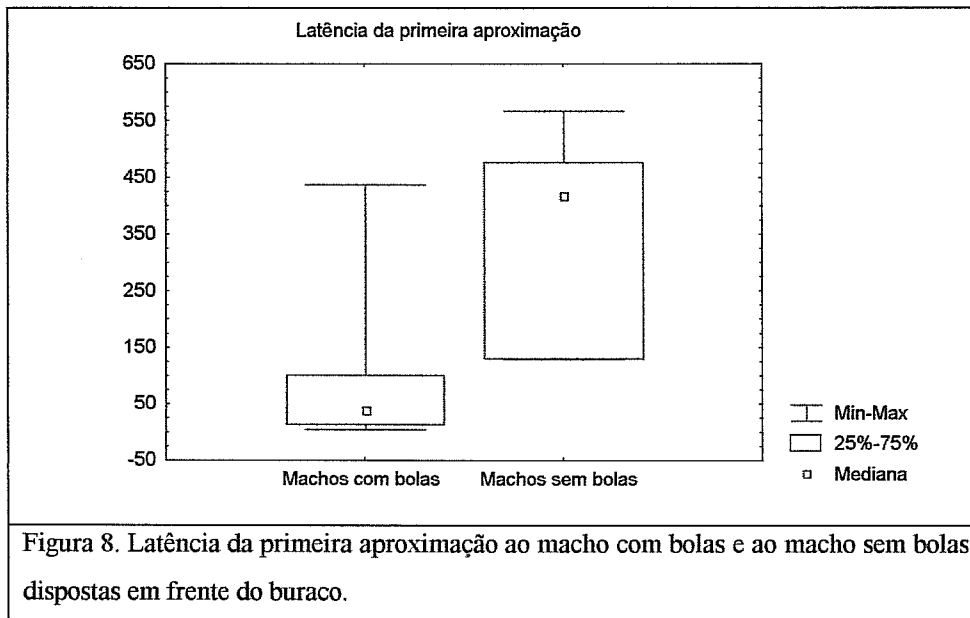


Figura 8. Latência da primeira aproximação ao macho com bolas e ao macho sem bolas dispostas em frente do buraco.

As fêmeas dispendem mais tempo junto do macho com bolas do que junto do macho sem bolas (Wilcoxon, $N = 34$ $Z = 2.87$ $p < 0.01$), como se pode observar na figura 9.

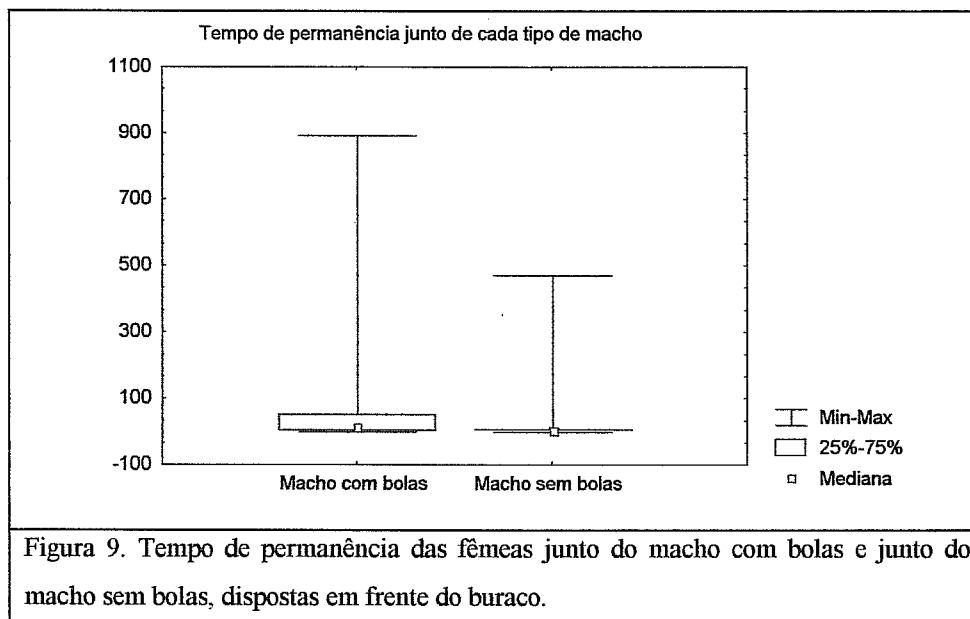


Figura 9. Tempo de permanência das fêmeas junto do macho com bolas e junto do macho sem bolas, dispostas em frente do buraco.

6 - Importância do número de construções de areia e vasa (bolas de vasa)

As fêmeas de *Uca tangeri* mostram uma maior preferência por machos com muitas bolas do que por machos com poucas bolas. Quando saem da depressão central dirigem-se mais frequentemente na direcção dos machos com muitas bolas (N=24, g.l=2, $\chi^2=8.00$ p< 0.05) como se pode observar na tabela 6.1 que diz respeito ao número de indivíduos que se aproximam dos sectores com muitas ou poucas bolas. Das 24 fêmeas testadas 33.3% movem-se na direcção do macho com muitas bolas de vasa, 0% dirigem-se para o macho com poucas bolas de vasa , enquanto as restantes 66.6% se dirigem para uma zona neutral.

Tab. 6.1 - Número de fêmeas que se aproximam dos sectores com macho com muitas bolas de vasa e do macho com poucas bolas de vasa.

Sectores		
	Número observado	Número esperado
Com muitas bolas	8	6
Com poucas bolas	-	6
Neutro	16	12

No que diz respeito a uma primeira aproximação não houve uma tendência significativa das fêmeas fazerem uma primeira aproximação dos machos que dispunham

de muitas bolas em frente do buraco ($N=21, g.l.=1, \chi^2= 2.33, p>0.01$), como se pode observar na tabela 6.2.

Tab. 6.2 - Número de indivíduos que fazem uma primeira aproximação

Primeira aproximação		
	Número observado	Número esperado
Com muitas bolas	14	10.5
Com poucas bolas	7	10.5
Neutro	3	-

Das 21 fêmeas que responderam pode-se observar na tabela 6.3 que apenas 15 entraram e permaneceram no buraco do macho. Desta forma verifica-se que não existe uma tendência significativa para as fêmeas entrarem nos buracos de cada um dos tipos de macho ($N= 15, g.l.=1, \chi^2= 0.06, p> 0.01$).

Tab. 6.3 - Número de indivíduos que entrou nos buracos

Entrou no buraco		
	Número observado	Número esperado
Com muitas bolas	7	7.5
Com poucas bolas	8	7.5

Observa-se também que não existem diferenças significativas entre os machos com muitas ou poucas bolas, no que diz respeito à latência da primeira aproximação (Man Whitney N= 21 Z = -2.38 p= 0.016) , nem em relação ao tempo dispendido pelas fêmeas junto de machos com muitas bolas ou com poucas bolas (Wilcoxon N= 24 Z=0.573, p=0.056) como se pode observar nas figuras 10 e 11 respectivamente.

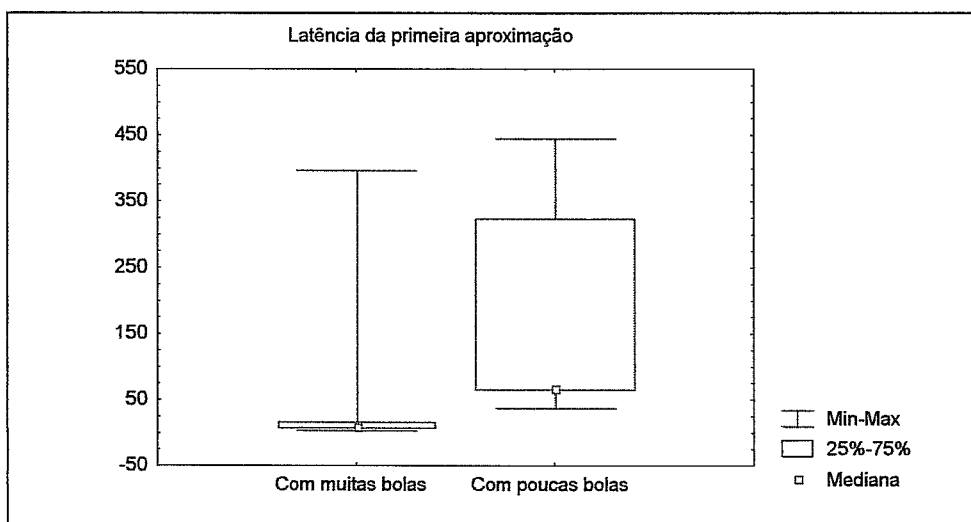


Figura 10. Latência da primeira aproximação ao macho com muitas bolas e ao macho com poucas bolas dispostas em frente do buraco.

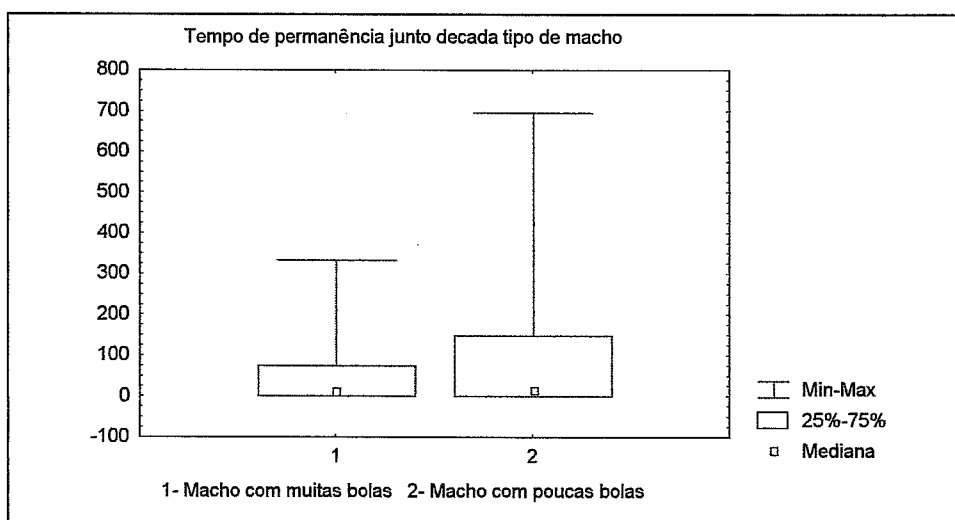


Figura 11. Tempo e permanência das fêmeas junto do macho com muitas bolas e junto do macho com poucas bolas dispostas em frente do buraco.

Discussão

A discussão deste trabalho será dividida em duas partes. Numa primeira fase serão discutidos os resultados relativos à importância do tamanho da pinça hipertrofiada, às preferências da fêmea no acasalamento e ao mecanismo do acenar em *Uca tangeri*. Numa segunda parte serão discutidos os resultados referentes à importância das construções de areia e vasa no âmbito do acasalamento.

Os dados obtidos neste trabalho revelam que as fêmeas preferem machos com pinças grandes (ponto 2 dos resultados), machos com a pinça hipertrofiada na posição em cima (ponto 4 dos resultados), não manifestando qualquer preferência quanto ao lado de inserção da pinça hipertrofiada (ponto 3 dos resultados). O não se observar qualquer preferência das fêmeas por machos com a pinça hipertrofiada do lado direito ou do lado esquerdo deve-se ao facto de, nesta população não existir uma diferença no número de indivíduos que tenham a pinça hipertrofiada do lado direito ou do lado esquerdo Faria (1994).

Perante os resultados referentes à entrada no buraco verifica-se o seguinte :

- a) apenas uma pequena percentagem de fêmeas testadas entrou nos buracos.
- b) um número significativo de fêmeas testadas *não* entrou nos buracos dos machos preferidos .
- c) as fêmeas detectam um conjunto de outros estímulos, movimentos ou padrões de comportamento, o que nos leva a supor que apesar da dimensão da pinça (grande) e da sua posição (cima) serem suficientes para as atrair, a sua entrada nos buracos depende de outros elementos comportamentais dos machos que cortejam, que não estão presentes nos modelos estáticos utilizados.

No movimento do acenar dos machos de *Uca tangeri* podemos considerar três fases:

- a) o macho começa por realizar movimentos de acenar de baixa amplitude e de baixa intensidade,
- b) à medida que a fêmea se aproxima do buraco aumenta a amplitude e intensidade dos movimentos e devido à flexão e distensão das patas o acenar é acompanhado de movimentos de subida e descida do corpo
- c) quando a fêmea se aproxima a mais ou menos 10 cm do macho, este pára de acenar e entra imediatamente no buraco e aguarda que aquela o siga. Neste tempo de espera,

procura ainda estimular a fêmea, podendo fazer o tamborilar de rufo longo (von Hagen, 1962).

Porém, nesta situação experimental (ponto 2 e 4), todos os componentes da dinâmica do acenar estão em falta, uma vez que, todas as fêmeas foram confrontadas com componentes estáticos (tamanho e posição). Seria de esperar, que após a primeira fase, isto é, a escolha da fêmea relativamente ao tipo de pinça e à posição da mesma aumentassem a detecção do macho e/ou a atractividade. As fêmeas baseiam-se em mais finos caracteres morfológicos e/ou comportamentais do fenótipo do macho para prosseguirem na sua escolha (e.g. componentes do acenar tais como a taxa de exibição, Jennions e Backwell, 1995). Este aspecto foi mais tarde verificado quando se observou que a maioria das fêmeas depois de se ter aproximado do modelo do macho ficou perto dele à espera da sua reacção. Em alguns casos, o facto de os indivíduos se apresentarem estáticos contribuiu para que algumas fêmeas os inspecionassem tocando-os ou mesmo passando por cima deles. Em estudos posteriores, a utilização de um robot que simule os movimentos dos indivíduos, este aspecto poderá ser minimizado.

Os resultados aqui apresentados suportam a ideia segundo a qual a preferência das fêmeas no acasalamento contribui para a evolução de machos com um quelípede hipertrofiado nos caranguejos violinistas, e que os mecanismos pelos quais a fêmea faz a sua escolha podem estar relacionados com a selecção da pinça exagerada dos machos . A evolução dos ornamentos do macho através de uma escolha feminina pode ser explicada pelos benefícios directos para as fêmeas ou pode estar indirectamente ligada a ganhos genéticos. A evolução da escolha feminina é explicada por dois tipos de modelos, os Fisherianos e os modelos do “handicap”. Eis a principal diferença entre os dois modelos: os modelos Fisherianos assumem a existência de uma escolha arbitrária da fêmea para um fenótipo do macho que a leva a produzir filhos atraentes em vez de lidar com a elaboração da preferência e a pista conjuntamente; os modelos do “handicap” assumem que nos machos existe um balanço entre os custos do investimento e o ornamento e o ganho em ter o ornamento (Zahavi, 1977, Lande, 1981, Kirkpatrick, 1982, Grafen, 1990a,b). Em termos de benefícios directos as fêmeas que escolhem machos maiores têm a vantagem destes, em relação aos caranguejos mais pequenos, poderem defender melhor os locais de incubação de ovos e de afastarem outros caranguejos que abram buracos e disturbam pares em acasalamento (Christy,1983).

Os modelos do “handicap” podem ser suportados pela evidência disponível se pensarmos que a escolha das fêmeas se baseia no benefício genético.

Jennions e Backwell (1995) manipularam o tamanho das pinças de machos em *Uca annulipes*, de forma a que machos com pinças relativamente pequenas tivessem pinças do mesmo peso e tamanho como caranguejos com pinças grandes controlando o tamanho do corpo. Apesar da massa total da pinça ser a mesma, tanto para caranguejos com pinça grande como para caranguejos com a pinça pequena, existiam taxas de acenar mais baixas nos que tinham pinças mais pequenas, o que sugere que o tamanho da pinça é uma característica dependente. Esta conclusão é mais tarde suportada pelo facto de ter sido encontrada uma correlação entre o tamanho relativo da pinça e o factor de condição (Jennions e Backwell, 1995). Estas evidências confirmam os pressupostos dos modelos do handicap para a evolução do tamanho das pinças do macho. Os dados biométricos obtidos no presente trabalho vêm reforçar esta ideia, uma vez que também foram encontradas correlações positivas (apesar do contexto experimental ser diferente) entre o tamanho do quelípode hipertrofiado e o factor de condição.

O mecanismo do acenar nos caranguejos violinistas segue dois padrões espaciais: o vertical em que o quelípode maior é levantado e baixado num mesmo plano em frente ao corpo e o lateral em que o quelípode maior é completamente distendido para o lado ou obliquamente para cima e volta à posição de repouso no mesmo plano flectido (Crane, 1975; Christy e Salmon, 1984).

Segundo o tipo de acenar, os caranguejos podem ser classificados numa das duas características que têm correspondência em termos de morfologia e zoogeografia no sistema de acasalamento: os “broad fronts” que são mais comuns no Pacífico oriental e no Atlântico, em especial nas costas do continente americano e os “narrow fronts”, os mais primitivos, que se encontram sobretudo na área do Indo - Pacífico. Nos “broad fronts” os machos cortejam as fêmeas defendendo buracos de acasalamento e usando mecanismos de acenar mais elaborado, o acenar lateral (“lateral waving”). As fêmeas receptivas entram no buraco do macho e permitem que a copula se dê dentro da galeria. Após o acasalamento as fêmeas ficam no buraco do macho durante a ovulação e incubação dos ovos (Crane, 1975; Christy e Salmon, 1984). Nos “narrow fronts”, as fêmeas defendem os seus próprios buracos usando-os como locais de incubação de ovos. Os machos visitam uma sucessão de fêmeas e copulam à superfície perto do buraco da fêmea, vagueando de fêmea para fêmea utilizando um elaborado acenar vertical quer

para cortejar as fêmeas, quer em contextos agonísticos (Crane, 1975; Christy e Salmon, 1984). As diferenças encontradas entre os dois grupos foram interpretadas inicialmente por Crane como uma mudança evolutiva contínua de uma forma “primitiva” - os “narrow fronts” para uma mais “complexa” - os “broad fronts”. Ainda segundo a explicação de Crane, os “narrow fronts” do Indo Pacífico teriam dado lugar aos “broad fronts” após uma migração através de pontes terrestres durante o fim do Eoceno. No entanto estas ideias são bastante criticadas por Salmon e Zucker (1988). Para estes autores, as diferenças reprodutora e fisiológicas entre estes dois grupos são as bases dos constrangimentos contribuindo para que cada um tenha tomado direcções evolutivas diferentes. Nos “broad fronts”, os ovos em maior quantidade e sem assistência do macho estão mais expostos, logo as fêmeas podem estar predispostas a procurar locais de incubação subterrâneos, e a seleccionar machos com base na “qualidade” dos locais de incubação. Como resultado, os sistemas de acasalamento são baseados em fontes de reserva que os buracos constituem. A menor quantidade de ovos dos “narrow fronts” permitem que as fêmeas os incubem junto delas ou perto dos seus buracos. Neste caso, os sistemas de acasalamento da maioria dos “narrow fronts” podem ser independentes do recurso providenciado pelos machos, e os acasalamentos são feitos com base em “técnicas de acasalamento”. Desta forma, filogeneticamente o acenar está presente nas espécies mais primitivas como uma forma de casamento onde a cópula ocorre à superfície e os machos não guardam os buracos de incubação, mas vagueiam à procura de fêmeas. O acenar surge neste cenário como parte de um repertório agonístico. Consequentemente, nas formas mais avançadas de “lateral waving” o acenar aumenta a sua complexidade e muda de um contexto agonístico para um contexto de acasalamento. É interessante notar que esta nova função do acenar surgiu num contexto em que os sistemas de acasalamento se baseiam no recurso dos machos e estes têm de competir entre si para atrair fêmeas para o seu buraco. A evolução do sistema de acasalamento nos caranguejos violinistas a partir de um sistema em que o acasalamento não é baseado em locais de incubação para o sistema em que os machos têm de competir entre si para atrair as fêmeas, teria contribuído para estabelecer o passo seguinte da evolução, no sentido de existir um mecanismo que seja eficaz na atracção das fêmeas para os buracos dos machos. O sinal do acenar presente no contexto de repertórios comportamentais das espécies pode ser visto como forma de concretizar a detectibilidade/ atractibilidade dos machos por fêmeas que vagueiam com ovos.

O acenar pode funcionar como uma pista sensorial para atrair a atenção das fêmeas. Estudos realizados em caranguejos violinistas mostram que estes são mais sensíveis a formas verticais do que a formas horizontais e que a componente vertical deste mecanismo pode explorar mecanismos sensoriais da visão da fêmea, que tem sensibilidade para este tipo de movimentos. Os trabalhos de Langdon (1975) e Langdon e Herrnkind (1985), demonstraram que, numa arena circular, *Uca pugilator* discrimina marcas rectangulares iguais em área, mais frequentemente, quando estão aproximadas da vertical, e que a forma pode ser um atributo signficante, uma vez que, objectos com uma forte componente vertical fazem com que existam um número espontâneo de aproximações dos caranguejos. Esta preferência pode ser melhor compreendida se se considerar que, no habitat dos caranguejos violinistas, existe uma predominância de movimentos laterais como o acenar dos conspecíficos, a ondulação da vegetação característica destas zonas e mesmo a movimentação das aves que se alimentam no sapal. Desta forma, o movimento vertical pode ser facilmente detectável no seio de movimentos predominantemente laterais. Lande e Layne (1995) mostraram que o mecanismo de distinção entre predadores e outros caranguejos está relacionado com o que aparece acima ou abaixo do horizonte visual destes. Foi demonstrado que os objectos mais pequenos que o tamanho dos pedúnculos oculares dos indivíduos, vão aparecer abaixo do horizonte, enquanto os objectos maiores irão aparecer sempre acima do horizonte, permitindo assim que o caranguejo faça a distinção entre um conspecífico e um potencial predador. O acenar de um macho vai atravessar o horizonte de uma fêmea, afastando dela a informação dos conspecíficos, que se movimentam na linha do horizonte. Outra peça interessante é-nos dada pelo trabalho feito por Langdon (1971) com *Uca pugilator*. A forte preferência para formas verticais *versus* horizontais declina nos indivíduos depois de submetidos a várias semanas num habitat visualmente uniforme. O reverso da preferência ocorre nos caranguejos que estão num habitat com formas horizontais adjacentes aos buracos (Langdon, 1971).

Uma vez que as fêmeas, tal como os machos, preferem os movimentos e formas verticais, a evolução do acenar no contexto da atracção do acasalamento pode ter sido delineada pelas suas capacidades sensoriais.

Mecanismos similares a estes têm sido apresentados por vários autores para explicar a evolução dos sinais de cortejamento dos machos sublinhando a importância das capacidades sensoriais dos receptores em desvendar o sinal desenhado (West-

Eberhard, 1984; Ryan,1990; Guilford e Dawkins, 1991). O modo como as fêmeas percebem, processam e reagem a estímulos pode afectar fortemente a evolução de um sinal de acasalamento dado por machos. Um exemplo clássico é descrito por Proctor (1991,1992) sobre o comportamento dos gorgulhos de água em que o macho mimetiza as vibrações produzidas por uma potencial presa, produzindo um movimento de tremura da pata atraindo desta forma as fêmeas que se dirigem na direcção do macho. Ryan (1990) propôs o termo “exploração sensorial” para descrever casos como este, nos quais os sinais são enviados a receptores com preferências pré-existentes.

Os machos de *Uca tangeri*, com a ajuda das patas locomotoras de um dos lados (nos machos do lado direito do quelípode maior) formam um “cesto” em torno de uma massa de lodo que trazem da galeria e transportam-na a uma curta distância desta (Lourenço, 1995). Este tipo de comportamento foi chamado de limpeza de galeria por esta autora e, uma vez que esta massa de areia e lodo tem a forma de uma bola, optou-se neste trabalho por este nome.

A construção de bolas para além de estar associada com a manutenção da galeria poderá constituir um elemento importante na atracção de fêmeas no acasalamento. A construção de pilares em *U.beebei* parece ser parte de “síndrome comportamental” caracterizando os machos totalmente envolvidos no cortejamento e competição por acasalamentos (Christy, 1988a).

Os resultados obtidos nas experiências com bolas de vasa mostram que:

- a) as fêmeas preferem machos que tenham bolas de vasa dispostas em frente dos buracos,
- b) há uma tendência significativa das fêmeas para fazerem uma primeira aproximação aos machos que tenham bolas de vasa,
- c) as fêmeas entram significativamente mais em buracos com machos que disponham de bolas de vasa,
- d) o tempo de duração da sua primeira aproximação, bem como o tempo dispendido junto de machos com bolas de vasa, é significativo.

Verificou-se que as fêmeas, quando confrontadas entre machos detentores de muitas bolas e machos com poucas bolas, se aproximavam significativamente mais dos

sectores com muitas bolas. No entanto observou-se que as fêmeas não fazem escolhas significativas no que diz respeito:

- a) a entradas no buraco do macho detentor de muitas bolas,
- b) a tempos de permanência junto de machos com muitas bolas,
- c) à latência da primeira aproximação.

Os resultados obtidos na situação experimental em que as fêmeas são confrontadas com machos com bolas e com machos sem bolas demonstram que as bolas parecem ser um elemento importante para a atracção das fêmeas no cortejamento.

Segundo Christy (1988a), os pilares são sinais físicos que aumentam a probabilidade das fêmeas receptivas a entrarem no buraco do macho e a acasalarem. Para este autor, a construção de pilares por machos cortejadores evoluiu no contexto da competição da sinalização do acasalamento e sugeriu que não existem diferenças na qualidade dos machos que constroem pilares em *Uca beebei* e os que não o fazem. Os machos que constroem pilares em *Uca beebei* tanto podem estar a explorar a capacidade das fêmeas em se decidirem por buracos com ou sem pilares, como a explorar a sua tendência para se orientarem para estruturas verticais quando vagueiam longe dos buracos, é como se esta capacidade perceptiva e de orientação tenha evoluído e seja mantida no sentido de evitar a predação (Christy, 1988b). Os machos, que constroem estas estruturas, estão provavelmente a enviar uma “pista sensorial para apanharem as fêmeas receptivas” (West-Heberhart, 1984). A pista é vista como um sinal entre os machos que atraem as fêmeas e provavelmente funciona, porque as fêmeas, que não se orientam imediatamente para os buracos com pilares, ficam mais tempo expostas e escapam com mais dificuldade a predadores do que as que se movimentam entre buracos (Christy, 1988b). Para Christy (1988b) o poder de atracção dos machos que apresentam pilares e os seus buracos podem ter evoluído no sentido de ganhos da qualidade de atrair fêmeas pois que elas podem ser potenciais elementos de acasalamento. Os resultados obtidos no presente trabalho vêm reforçar esta ideia uma vez que as fêmeas entram preferencialmente no buraco do macho que exhibe bolas em frente deste.

Evidências comportamentais em *Uca beebei* apontam na direcção de que a exploração sensorial está implicada na evolução da construção de pilares. Foi demonstrado que, nesta espécie, as fêmeas não escolhem os machos baseando-se na qualidade dos seus buracos, mas sim, que os sinais comportamentais e a preferência de pilares contribuem para o poder de atracção dos machos (Christy, 1988b; 1995; Christy

e Schober, 1994) . Christy (1988b; 1995) colocou caranguejos numa arena onde um igual número de buracos com e sem pilares, confrontou-os com um modelo de predador (pássaro) e estudou as suas respostas. Os resultados mostraram que os caranguejos violinistas se orientaram diferencialmente para buracos com pilares o que sugere que estes podem constituir marcas no terreno para sua orientação. Os caranguejos utilizam-nos para escapar a predadores correndo e escondendo-se atrás desses objectos (Christy, 1995). Desta forma, os machos construtores de pilares estão a capitalizar o seu poder de atracção baseado em marcas sensoriais que evoluíram sob um diferente contexto adaptativo de predação. Esta resposta está presente até mesmo nas fêmeas de outras espécies de *Uca* cujos machos não constroem pilares, o que indica que a selecção da preferência da fêmea, num contexto de acasalamento não é necessariamente para a sua manutenção.

O trabalho aqui apresentado não é, como se verifica um trabalho acabado, e se no princípio das minhas investigações me surgiram várias questões acerca do comportamento de acasalamento em *Uca tangeri*, no final, longe de ter encontrado todas as respostas mais questões se levantaram. Porém, estou certa que todas as questões abordadas são elementos em aberto para novas situações experimentais que permitirão um melhor conhecimento de *Uca tangeri*.

Referências Bibliográficas

- Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Backwell, R. Y., Jennions, M.D, Christy, J.H., Schober, U. 1995. Pillar building in fiddler crab *Uca beebei*: evidence for a condition-dependent ornament. *Behav. Ecol.Sociobiol.*,36, 185-192
- Berglund, A., Bisazza, A., Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Bol.J.Linn. Soc.* 58: 385-399.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.
- Christy, J. H & Salmon. 1984. Ecology and evolution of mating systems of fiddler crabs (genus *Uca*). *Biol. Rev.*, 59, 483-500.
- Christy, J. H. & Schober U.M. . 1994. A test for resource-defence mating in the fiddler crab *Uca beebei*. *Anim Behav.*
- Christy, J. H. 1987. Female choice and the breeding behaviour of the fiddler crab *Uca beebei*. *J. Crust Biol.*, 19, 624-635.
- Christy, J. H. 1988a. Pillar function in the fiddler crab *Uca beebei*. I. Effects on male spacing and aggression. *Ethology*, 78, 53-71.
- Christy, J. H. 1988b. Pillar function in the fiddler crab *Uca beebei*. II. Competitive courtship signalling. *Ethology*, 78, 113-128.
- Christy, J. H. 1995. Mimicry, mate choice and the sensory trap *American Naturalist*
- Crane, J. 1967. Combat and its ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae) With special reference to *Uca rapax*. *Zoologica*, 52, 49-76.
- Crane, J. 1975. *Fiddler Crabs of the World*. Princeton: Princeton University Press
- Faria, M. M. 1994. A luta e o dimorfismo masculino nos caranguejos violinistas *Uca tangeri*. In: *Biologia e Comportamento. Actas do Iº Congresso Nacional de Etologia* (Ed. Por V.C. Almada e R.F Oliveira) pp.127-136. Lisboa: Instituto Superior de Psicologia Aplicada.
- Faria, M.M. 1995. *Estudo Técnico nº1: Aspectos do comportamento das bocas-de-cavalete Uca tangeri Eidoux (Ocypodidae, Brachyura) no parque Natural da Ria formosa*. Ed. Parque Natural da Ria Formosa.
- Grafen, A. 1990a. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J Theor Biol*, 44, 475-516.

- Grafen, A. 1990b. Biological signals as handicaps. *J Theor Biol*, 44, 517-546.
- Harvey, P. & Bradbury, J. Sexual Selection in Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. Ed Krebs J.R. & Davies Backwell Scientific Publications Oxford. 3rd ed 1991. 203-231.
- Hyatt, G. W. 1977. Field Studies of size-dependent changes in waving display and other behaviour in the fiddler crab *Uca pugilator*. Bosc (Brachyura, Ocypodidae). *Mar Behav. Physiol*, 4, 283-292.
- Jennions, M.D. & Backwell, P.R.Y. 1995. Fighting, feeding and faking in fiddler crabs. Communication presented at the A.S.A.B. Easter conference, 1995, April 5-7, Zoology Department, University of Oxford.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*. 36, 1-12
- Kodrick-Brown, A., Brown, J.H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *Am. Nat.* 124, 309-323.
- Lagdon J. W. & Herrnkind W. F. 1985. Visual shape discrimination in the fiddler crab *Uca pugilator*. *Mar. Behav. Physiol.* 11, 313-325.
- Lagdon J. W. 1971. Shape discrimination and learning in the fiddler crab *Uca pugilator*. Ph. D. thesis, Florida State University.
- Land, M. & Layne, J. 1995. The visual control of behaviour in fiddler crabs - I. Resolution, thresholds and the role of the horizon. *J. Comp. Physiol A* 117, 81-90.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 78, 3721-3725.
- Lourenço, R. 1994. Aspectos eco-etológicos de *Uca tangeri*, Eydoux (Crustacea: Ocypodidae), no sapal de Cacela Velha (Ria Formosa). Relatório de estágio de licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente, D. Z. A. / F. C. U. L.
- Pomiankowski, A. 1987. Sexual selection: The handicap principle does work-sometimes. *Proc. Roy. Soc. London B* 231, 123-145.
- Ryan, M. J. & Rand A. S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the túngara frog *Pysalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). *Evolution*. 44, 305-314.
- Ryan, M. J. & Rand A. S. 1993. Sexual selection and signal evolution : the ghost of biases past. *Phil Trans Roy Soc Lond. B*, 340, 187-195.
- Ryan, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxf Surv Evol Biol*. 7, 157-195.

- Saldanha, L. 1980. *Fauna Submarina Atlântica- Portugal Continental, Açores e Madeira*. Ed. Europa América, Mem Martins.
- Salmon, M. 1984. The courtship, aggression and mating system of a "primitive" fiddler crab (*Uca vocans*: Ocypodidae). *Trans Zool Soc Lond.* 37, 137-143.
- Salmon, M. & Zucker, N. 1988. Interpreting differences in the reproductive behaviour of fiddler crabs (Genus *Uca*). In: *Behavioural adaptation to the intertidal life*. (Chelazzi, G. & Vannini, M., eds) pp 307-407. Plenum Press, New York.
- von Hagen, H. O. 1962. Freilandstudien zur Sexual und Fortpflanzungsbiologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Z. Morphol. Okol. Tiere* 51, 611-725.
- West-Eberhard, M. J. 1984. Sexual selection, competitive communication and species-specific signals in insects. In T. Lewis, ed., *Insect communication* (Ed. by T. Lewis), pp. 283-324. Academic Press, New York.
- Wolfrath, B. 1992a. Burrowing of fiddler crab *Uca tangeri* in ria Formosa in Portugal and its influence on sediment structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85, 237-243.
- Wolfrath, B. 1992b. Field experiments on feeding of european fiddler crab *Uca tangeri*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 90, 39-43.
- Wolfrath, B. 1993. Observations on the behaviour of the european fiddler crab *Uca tangeri*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100:111-118
- Yamaguschi, T. 1971. Courtship behaviour of a fiddler crab, *Uca lactea*. *Kumamoto, J. Sci. Biol.*, 10: 13-37.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty: further remarks on the handicap principle. *J Theor Biol.* 67, 603-605.
- Zuk, M., Johnson, K., Thornhill, R. & Ligon, J. D. 1990. Mechanisms of female choice in red jungle fowl. *Evolution.* 44, 477-485.