

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E
MORFOLÓGICA EM *AEGLA LONGIROSTRI*
(DECAPODA: ANOMURA)**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Aimée Ferreira Siqueira

**Santa Maria, RS, Brasil
2015**

**PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E MORFOLÓGICA
EM *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA)**

Aimée Ferreira Siqueira

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre em Ciência Biológicas - Área Biodiversidade Animal**

Orientador: Marlise Ladvocat Bartholomei-Santos
Co-orientador: Sandro Santos

Santa Maria, RS, Brasil
2015

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Ferreira Siqueira, Aimée
Plasticidade comportamental e morfológica em *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura) / Aimée Ferreira Siqueira.-2015.
92 p.; 30cm

Orientadora: Marlise Ladvoat Bartholomei-Santos
Coorientador: Sandro Santos
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2015

1. Aptidão 2. Predação 3. Seleção sexual 4. Aeglidae I.
Ladvoat Bartholomei-Santos, Marlise II. Santos, Sandro
III. Título.

**Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

**PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E MORFOLÓGICA EM *AEGLA
LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA)**

elaborada por
Aimée Ferreira Siqueira

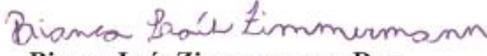
como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas - Área Biodiversidade Animal

COMISSÃO EXAMINADORA:


Marlise Bartholomei-Santos, Dra.
(Presidente/Orientadora)

Sandro Santos, Dr.
(Co-orientador)


Rodrigo Fornel, Dr.
(URI)


Bianca Laís Zimmermann, Dra.
(UFSM)

Santa Maria, 31 de março de 2015.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela Bolsa de Mestrado concedida, e ao PPG Biodiversidade Animal pela estrutura.

Aos meus pais, Luiz Fernando e Luciana, que sempre apoiaram todas as minhas decisões, me aconselharam e foram meu refúgio sempre que precisei. Ao Luís Otavio, meu porto seguro, por todas as vezes que me ouviu, me acalmou e me deu força pra seguir em frente.

Aos meus orientadores, Marlise e Sandro Santos, e ao meu co-orientador, Alexandre Palaoro, por estarem sempre presentes e me ajudarem sempre que precisei.

Aos componentes da banca, Dr. Rodrigo Fornel e Dra. Bianca Zimmermann, pelas sugestões e críticas construtivas e pelo tempo cedido.

Aos meus colegas de laboratório (Marcelo 1, Marcelo 2, Cristina, Cristiane, Juliana, Gláucia, Joele, Alberto, Diogo, Amanda e Fernando) com os quais sempre pude contar em minhas coletas, mesmo naqueles campos que duravam três dias, sempre havia alguém disposto a me ajudar. Também agradeço os pequenos conselhos e ajudas do dia-a-dia.

E por fim, aos responsáveis pelas propriedades em que realizei minhas coletas, pois sempre me permitiram ir aos arroios e coletar os animais. Em especial, ao querido Seu Mezzomo (In memoriam), pela simpatia e “causos” contados.

RESUMO

Dissertação de Mestrado
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E MORFOLÓGICA EM *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA)

AUTORA: AIMÉE FERREIRA SIQUEIRA
ORIENTADORA: MARLISE L. BARTHOLOMEI-SANTOS
CO-ORIENTADOR: SANDRO SANTOS

Data e local da defesa: Santa Maria, 31 de março de 2015.

Este estudo foi dividido em dois artigos, os quais abordaram o comportamento antipredatório e a seleção sexual em *Aegla longirostri*. Para avaliar o comportamento antipredatório foram realizados três experimentos subdivididos em dois tratamentos cada. No primeiro, os indivíduos estavam em jejum há uma semana e tiveram 20 minutos para se deslocar em um aquário com alimento e abrigo, primeiramente no tratamento sem risco, e depois de uma semana, no tratamento com risco de predação (o risco consiste da pista química de um coespecífico macerado em água). No segundo, os animais não jejuaram e foram submetidos aos mesmos dois tratamentos. No terceiro, o risco consistiu da pista química de um peixe predador natural de *Aegla*. Os resultados mostraram que os indivíduos sempre optaram por manter seus esforços de forrageamento, independente de haver risco ou não; mas com risco houve um balanceamento nas ações, pois passaram a se abrigar mais. Porém, o tempo dispensado para alimentação sempre foi maior que o tempo abrigado. Os animais abrigaram-se mais quando havia pistas dos coespecíficos macerados, indicando que tal pista é reconhecida como uma ameaça real de predação. Essa ousadia em relação à ameaça de predação pode estar relacionada aos maiores benefícios obtidos por indivíduos ousados, que geram um aumento na sua aptidão, como: parceiras, tocas e alimento. No segundo artigo, foi verificado se os quelípodos de *A. longirostri* são traços selecionados sexualmente (TSS), analisando-se: 1) se os sexos investem diferentemente no tamanho e forma dos quelípodos; 2) se os quelípodos dos machos de quatro populações diferem quanto ao tamanho e forma e 3) se os quelípodos apresentam maior variação que o segundo pereiópodo. Para investigar o dimorfismo sexual foram utilizados os dados de morfometria geométrica dos quelípodos e foi comparado o tamanho do centroide (TC) entre os sexos através do teste de Wilcoxon, a forma através de MANOVA e a interação entre os quelípodos e o TC através de ANCOVA. Para comparar os quelípodos dos machos das quatro populações, por meio de uma ANOVA analisou as diferenças do TC e, através de uma MANOVA compararam-se as formas. Uma PCA e *Relative warps* foram utilizados para verificar as tendências na variação da forma. Foi utilizada morfometria tradicional para comparar a variação dos apêndices sexuais (quelípodos) com um traço não sexual (pereiópodo), através de ANOVA. Os resultados mostraram que os quelípodos direitos não diferem entre os sexos, mas os esquerdos sim, e os machos investem diferentemente entre seus quelípodos, mas o mesmo não ocorre com as fêmeas. Os machos das quatro populações diferem quanto aos seus quelípodos e pereiópodos, e a morfometria tradicional revelou que os TSS são mais variáveis que o pereiópodo, mas não diferem entre si. Esses resultados indicam que o quelípodos esquerdo é um TSS, pois apenas os machos investem diferentemente nesse apêndice, diferindo a forma conforme a competição no ambiente em que vivem. Além disso, TSS são altamente dependentes da condição do portador e variam mais que traços não selecionados sexualmente, o que foi corroborado em nosso estudo.

Palavras-chave: Aptidão. Predação. Seleção Sexual. Aeglidae.

ABSTRACT

Mastership Dissertation
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

BEHAVIORAL AND MORPHOLOGIC PLASTICITY IN *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA)

AUTHORESS: AIMÉE FERREIRA SIQUEIRA

ADVISOR: MARLISE L. BARTHOLOMEI-SANTOS

CO-ADVISOR: SANDRO SANTOS

Date and place of the defense: Santa Maria, March 31 2015.

This study was divided in two papers, which addressed the antipredator behavior and sexual selection in *Aegla longirostri*. To evaluate the *Aegla longirostri* antipredator behavior we performed three experiments subdivided in two treatments each. In the first experiment the animals were fasting for a week; they had 20 minutes to move in an experimental aquarium with food and shelter, firstly with no risk treatment and, after a week, they were exposed to treatment with predation risk (the risk consisted of a crushed conspecific in water). In the second experiment, they were not fasting and were submitted to both treatments. In the third experiment, we tested the behavior of prey relative to the presence of a fish known to be a natural *Aegla* predator. Data showed that individuals chose to keep their foraging efforts, even with risk or not. However, in treatments with risk signaling there was a balance in the actions because they also looked for shelter. However the time spent with feeding was bigger than with sheltering. The animals strongly responded to the cues of conspecifics, sheltering more, suggesting that the cue is recognized as a real threat of predation. This boldness against predation threat can be related to bigger benefits gained by these individuals, that increase their fitness, including: partners, shelters and food. In the second article, we verified whether the *A. longirostri* chelipeds are sexually selected traits (SST), by analyzing: 1) if sexes invest differently in chelipeds size and shape; 2) if male chelipeds of four populations differ in size and shape and 3) if chelipeds show greater variation than the second pereopod. To investigate sexual dimorphism we used data of geometric morphometrics of chelipeds and we compared the centroid size (CS) between sexes using Wilcoxon test, the shape using MANOVA and interactions between chelipeds and CS using ANCOVA. To compare male chelipeds of four populations, we used ANOVA to analyze differences of CS and MANOVA to compare the shapes. PCA and Relative warps were used to verify greater trends in shape variation. Lastly, we used traditional morphometrics to compare the variation between sexual traits (chelipeds) and a non-sexual trait (pereopod), using ANOVA. The results showed that the right chelipeds do not differ between sexes, but the left chelipeds do, and males invest differently between their chelipeds, but females do not. Males of four populations differ in their chelipeds and pereopods, and traditional morphometrics shows that SST are more variable than the pereopod, but do not differ from each other. These results indicated that left cheliped is a SST, because there is a clear investment only from males in this appendage, the shape differing accordingly to the environment competition where they live. Furthermore, SST are highly condition dependent and vary much more than non-sexually selected traits, what was corroborated in this study.

Key words: Fitness. Predation. Sexual Selection. Aeglidae.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	7
1.1	Biologia de Aeglidae.....	7
1.2	Seleção Sexual... ..	10
1.3	Comportamento antipredatório.....	12
2	OBJETIVOS.....	14
2.1	Objetivos gerais.....	14
2.2	Objetivos específicos.....	14
ARTIGO 01- COMPORTAMENTO ANTIPREDATÓRIO EM <i>AEGLA</i>		
<i>LONGIROSTRI</i> (DECAPODA: ANOMURA).....		
	Resumo.....	16
	Abstract.....	17
	Introdução.....	18
	Materiais & Métodos.....	20
	Resultados.....	24
	Discussão.....	29
	Conclusão.....	32
	Agradecimentos.....	33
	Referências Bibliográficas.....	33
ARTIGO 02- OS QUELÍPODOS DE <i>AEGLA LONGIROSTRI</i> (DECAPODA:		
ANOMURA) SÃO TRAÇOS SELECIONADOS SEXUALMENTE?.....		
	Resumo.....	42
	Abstract.....	43
	Introdução.....	44
	Materiais & Métodos.....	48
	Resultados.....	55
	Discussão.....	64
	Conclusão.....	68
	Agradecimentos.....	69
	Referências Bibliográficas.....	69
3	DISCUSSÃO.....	79
4	CONCLUSÃO.....	80
5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	80

1 INTRODUÇÃO

1.1 Biologia da família Aeglidae

Dentro da superfamília Aegloidea, a família Aeglidae Dana, 1852, é composta por apenas um gênero atual, *Aegla* Leach, 1820, o qual possui 75 espécies (SANTOS et al., 2014) e duas espécies fósseis *Haumuriaegla glaessneri* Feldmann, 1984 encontrada em rochas de origem marinha do Cretáceo e *Protoaegla minuscula* Feldmann et al., 1998 encontrada em Tapexi, México. As espécies fósseis são as únicas encontradas fora da América do Sul. Os eglídeos são crustáceos peculiares por serem os únicos da Infraordem Anomura a habitarem exclusivamente ambientes de água doce (SCHMITT, 1942; BOND-BUCKUP et al., 2008). As espécies atuais são endêmicas do sul da América do Sul, restritas às regiões temperada e subtropical, ocorrendo em arroios, rios de correnteza e lagos, desde o município de Claraval, MG, Brasil, até a Ilha Duque de York, no Chile (BUENO et al., 2007, OYANEDEL et al., 2011).

Vivem abrigadas embaixo de pedras, troncos submersos e folhas presentes no substrato de rios, riachos, lagos e cavernas, sendo encontradas desde 320 m de profundidade em lagos chilenos, até 3.500 m de altitude na pré-cordilheira Argentina (BOND-BUCKUP, 2003). A grande maioria das espécies possui distribuição restrita, ocorrendo, muitas vezes, em apenas dois ou três córregos de pequena ordem (BOND-BUCKUP et al., 2008), o que dificulta a conservação das espécies, devido à rápida degradação dos ambientes límnicos do sul da América do Sul (TREVISAN et al., 2009). São considerados elos importantes na cadeia trófica dos ecossistemas aquáticos, pois servem de alimento para peixes, aves, rãs, jacarés, e lontras, além de se alimentarem de detritos foliares e insetos aquáticos imaturos, sendo controladores dessas populações (SANTOS et al., 2008; CASSINI et al., 2009). Por isso, a manutenção da abundância e diversidade de espécies de *Aegla* torna-se tão importante.

A densidade de eglídeos em áreas de nascentes geralmente é alta, variando de 8,7 ind/m² (BUENO; BOND-BUCKUP, 2000) até 250 ind/m² (BAHAMONDE; LÓPEZ, 1961) e a razão sexual normalmente é de 1:1 (BUENO; BOND-BUCKUP, 2000; COLPO et al., 2005; TREVISAN; SANTOS, 2012). Quanto à biologia reprodutiva, nos últimos anos, alguns trabalhos foram publicados com enfoque nos aspectos do desenvolvimento gonadal, análise

macroscópica e histológica de gônadas, maturidade sexual morfológica, fisiológica e funcional, descrição dos primeiros estágios juvenis, cuidado parental, entre outros (BOND-BUCKUP et al., 1996; GRECO et al., 2004; COLPO et al., 2005; VIAU et al., 2006; SOKOLOWICZ, 2006, 2007; ALMERÃO et al., 2007; TEODÓSIO; MASUNARI, 2007). As espécies de regiões de clima temperado possuem períodos reprodutivos mais longos, podendo ter até dois períodos de recrutamento no mesmo ano, enquanto as de regiões de clima subtropical possuem um período reprodutivo mais curto (ROCHA et al., 2010).

Todas as espécies conhecidas apresentam dimorfismo sexual, com machos possuindo corpo e quelípodos maiores que as fêmeas (BOND-BUCKUP, 2003). As fêmeas possuem pleópodos, abdômen de maior tamanho, tanto em largura quanto em comprimento; também apresentam diferentes localizações dos gonóporos ventrais (TUDGE, 2003). Esses indivíduos acasalam no período de intermuda da fêmea e para a transferência de esperma durante a cópula, curiosamente, o macho adota uma posição de supino (coloca-se embaixo da fêmea) e segura a fêmea em direção ao seu corpo com os quelípodos (ALMERÃO et al., 2010). Então, o maior tamanho corporal em machos permite maior desenvolvimento dos processos espinhosos frontais para reduzir os danos durante confrontos agonísticos. Da mesma forma, o maior cefalotórax permite maior desenvolvimento dos músculos torácicos associados com a mobilidade e força dos quelípodos e pereiópodos (RHODES, 1986).

Esses crustáceos mostram uma morfologia relativamente conservada, onde as espécies são descritas com base em caracteres taxonômicos distintos (BOND-BUCKUP et al., 2008) e, recentemente, vem surgindo maior interesse em estudos que abordam a variação morfológica neste gênero utilizando a morfometria geométrica. Estudos tem sido feitos para quantificar e caracterizar a variação morfológica nos quelípodos e carapaças de diferentes espécies e populações do gênero *Aegla* e verificar se seus padrões morfométricos estão associados a fatores sexuais, de desenvolvimento ou ambientais (GIRI; COLLINS, 2004; COLLINS et al., 2008; GIRI; LOY, 2008; TREVISAN; MASUNARI, 2010; BARRIA et al., 2011; HEPP et al., 2012; TREVISAN et al., 2012; MARCHIORI et al., 2014; TUMELERO; FORNEL, 2014).

A espécie *Aegla longirostri* BOND-BUCKUP; BUCKUP, 1994 tem sua distribuição restrita ao nordeste, centro e leste do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, ocorrendo em duas das três bacias hidrográficas do estado, bacia do Rio Uruguai e do Guaíba (BOND-BUCKUP, 2003). Estudos sobre sua biologia básica já foram realizados por Colpo et al. (2005) e Castiglioni et al. (2006). Em relação ao comportamento, esta espécie já serviu de modelo para estudos sobre atividade nictimeral, no qual os autores registraram maior atividade locomotora

durante o período escuro. Também observou-se que quando os animais estavam submetidos a períodos com pouca intensidade luminosa eles permaneciam mais tempo longe de abrigos (SOKOLOWICZ et al., 2007).

Quanto ao comportamento agonístico foi observado em laboratório que os indivíduos combatem prontamente, mesmo na ausência de recursos óbvios, o que os torna excelente modelos para estudos de agressão e competição por recursos (AYRES-PERES et al., 2011); como já visto por Parra et al. (2011), que demonstraram que as hierarquias de dominância estabelecidas em laboratório refletiam a distribuição das espécies em ambiente natural. Palaoro et al. (2013) estudaram a modulação da agressividade de machos de *Aegla longirostri* durante a competição por fêmeas, verificando que as lutas são mais curtas e menos intensas na presença de fêmeas sexualmente maduras. Porém, pouco se conhece sobre o comportamento reprodutivo do grupo. Siqueira et al., (2013) realizaram experimentos em laboratório que mostraram que são as fêmeas da espécie que fazem a escolha do parceiro, baseadas no tamanho corporal do macho.

A distribuição espacial dos eglídeos pode ser afetada pelo uso da terra, em torno dos rios e riachos, principalmente áreas urbanizadas e/ou agrícolas (TREVISAN et al., 2009) e por áreas com grandes quantidade de matéria orgânica particulada grossa (BÜCKER et al., 2008). Além disso, a disponibilidade de oxigênio dissolvido possui capacidade de regular a ocorrência desses animais (DALOSTO; SANTOS, 2011). Como visto por TREVISAN et al. (2009) as áreas com menor oxigênio dissolvido eram as mesmas que apresentam maiores ações antrópicas, o que, por sua vez, relaciona-se com a baixa densidade de indivíduos encontrados nessas áreas.

Segundo PÉREZ-LOSADA et al. (2004), numerosas características fazem de Aeglidae um grupo interessante para estudos evolutivos. Primeiro, como citado anteriormente, este é o único grupo da Infraordem Anomura inteiramente restrito à habitats de água doce e à América do Sul. Além disso, possui inúmeras peculiaridades, tanto moleculares, morfológicas, comportamentais, como ecológicas. Com base em suas características peculiares a família foi elevada a categoria de superfamília, Aegloidea, a qual inclui apenas o gênero *Aegla* (MCLAUGHLIN et al., 2010). Diversas espécies conhecidas são ameaçadas de extinção, e com isso, devem ser priorizados os esforços de conservação para esse grupo, bem como os estudos em diversos campos de pesquisa.

1.2 Seleção sexual

A seleção sexual foi definida por Darwin (1871) como “a vantagem que certos indivíduos têm sobre outros do mesmo sexo e espécie”. Embora esta seja apenas uma subcategoria da seleção natural, a distinção feita por Darwin entre os dois processos é útil porque foca a atenção especificamente nas seletivas consequências das interações sexuais dentro das espécies. Os sistemas sexuais são regidos pela distribuição espaço-temporal de fêmeas receptivas e pela aptidão de cada indivíduo; e pelo potencial para poligamia do ambiente, os quais determinam a força da seleção sexual. A seleção sexual, portanto, é uma das forças que podem realizar mudanças na evolução da espécie (SHUSTER; WADE, 2003). Ela ainda engloba diversos mecanismos, incluindo investimento parental, escolha do parceiro, seleção intersexual e seleção intrasexual (REQUENA et al., 2012).

A teoria da seleção sexual prevê que as fêmeas tendem a minimizar riscos e gastos energéticos durante a corte para promover um maior investimento na prole, já os machos, geralmente, tentam maximizar as oportunidades de acasalamento, investindo nos sinais de corte - caracteres morfológicos, fisiológicos, comportamentais, etc. (TRIVERS, 1972; ANDERSSON, 1994). O indivíduo do sexo oposto com o tamanho corporal maior usualmente é selecionado por ambos como um parceiro de alta qualidade (AQUILONI; GHERARDI, 2008). Modelos de co-evolução por seleção sexual podem ser classificados entre aqueles cuja preferência da fêmea é favorecida indiretamente e aqueles onde é favorecida diretamente. Em modelos indiretos, a preferência evolui porque se torna geneticamente associada a genes com caracteres que maximizam o sucesso reprodutivo e/ou alta viabilidade da prole (KOKKO et al., 2002). Em modelos diretos, a preferência é sob seleção natural. Alimento, cuidado parental e abrigo são exemplos de benefícios diretos, os quais as fêmeas podem receber dos machos que escolheram para acasalar (KOKKO et al., 2002).

A coevolução de ornamentos extravagantes nos machos e a preferência da fêmea por machos ornamentados é o centro dos estudos de seleção sexual. Quando as fêmeas escolhem seus parceiros com base em seus traços ornamentados, a seleção pode exagerar o traço em questão e a preferência por ele (KOKKO et al., 2006; BOOKSMYTHE et al., 2013). Em um grande número de táxons, machos usam Táticas Reprodutivas Alternativas (TRA) para ganhar acesso à fêmeas, sendo frequentemente acompanhado por um dimorfismo intrasexual ou polifenismo em traços sexuais. A evolução de TRAs pode ser explicada à luz da Teoria dos

Jogos, dado que um indivíduo pode decidir qual a tática mais adequada para seu estado ou condição (TABORSKY et al., 2008). Apesar dos custos em manter estruturas mais exageradas, os indivíduos portadores são recompensados com um aumento no sucesso reprodutivo (WORTHINGTON et al., 2012).

Embora o tamanho dos traços selecionados sexualmente seja de importância óbvia, a forma desempenha um papel tão importante quanto (HENDRY et al., 2006; BUTLER et al., 2007). Influenciado por restrições biomecânicas, de desenvolvimento, ou de desempenho, a forma de traços sexualmente selecionados muitas vezes muda com o tamanho, resultando em correlações fenotípicas e genéticas que podem inibir a produção de morfologias exageradas. A alocação de recursos limitados durante o desenvolvimento pode causar compensações entre tamanho e forma, como resultado de um investimento diferencial de recursos energéticos finitos (EMLEN, 2001).

Traços selecionados sexualmente são frequentemente extremamente sensíveis ambientalmente (GRIFFITH et al., 1999; MOCZEK; EMLEN, 1999; POST et al., 1999; QVARNSTRÖM, 1999, MILLER; EMLEN, 2010). Diferenças na qualidade espacial e temporal de recursos ou acesso a esses recursos pode resultar em diferenças na expressão desses traços. Tem sido empiricamente demonstrado que a medida de variações morfológicas causada pelo dimorfismo sexual pode ser altamente dependente de condições bióticas e /ou abióticas do ambiente (GRIFFITH et al., 1999; POST et al., 1999; BONDURIANSKY, 2007a). Em uma grande quantidade de espécies, desde aves a crustáceos, a expressão de traços extremos dependem da condição do portador, como idade, tamanho, genótipo, história nutricional e parasitismo. Por exemplo, nos besouros com chifre, machos que viveram em baixas condições nutricionais exibem chifres extremamente reduzidos ou são ausentes (WARREN et al., 2013).

Os quelípodos de decápodos são bons modelos para estudar evolução morfológica devido à sua simples e básica estrutura, suas várias funções e sua mecânica bem conhecida (CLAVERIE; SMITH, 2007). Embora os quelípodos sejam órgãos multifuncionais, muitas espécies tem uma morfologia particular adaptada para um uso específico. Pequenas modificações de sua estrutura básica permitem funções altamente especializadas (BROWN et al., 1979). A plasticidade no desenvolvimento do quelípodo, entretanto, pode responder a fatores ecológicos como a dieta (SMITH; PALMER, 1994) ou parasitismo (PHILLIPS; CANNON, 1978; HARTNOLL, 1982) resultando em mudanças no seu tamanho e performance. Em espécies proximamente relacionadas vivendo em ambientes com diferentes regimes dependentes de densidade, fatores como a disponibilidade de comida podem ser

comparados para ver se o dimorfismo de tamanho da quela responde a essas características ambientais (LEE, 1995). Essas descobertas sugerem que o tamanho e a forma da quela são fenotipicamente plásticos e que essa plasticidade se dá em direção de efeitos induzidos pelo uso ou outros estímulos ambientais que podem ser herdáveis, influenciando a evolução do tamanho do quelípodo e a sua estrutura (SMITH; PALMER, 1994).

1.3 Comportamento antipredatório

A função e a evolução de cada variação em traços sexuais é usualmente explicada pelo balanço entre seleção sexual e reconhecimento da espécie (via escolha da fêmea), que usualmente favorece sinais conspícuos, e seleção natural (via pressão de predação) que favorece indivíduos crípticos (ENDLER, 1978, 1980; ANDERSSON, 1994; MOLLER; NIELSEN, 1996; DEUTCH, 1997; ZUK; KOLLORU, 1998). Entretanto, a alta exposição à predação pode ser compensada pelo comportamento antipredatório (FORSMAN; APPELQVIST, 1998; LOSOS et al., 2004). Comportamentos antipredatório flexíveis são comuns em diversos táxons (LIMA; DILL, 1990). Os animais são capazes de avaliar o risco de predação e modificar seu comportamento antipredatório dependendo, por exemplo, das características do microhabitat (MARTÍN; LÓPEZ, 1995) ou habilidades locomotoras (BRAÑA, 1993; MARTÍN, 1996).

As respostas da presa ao risco de predação incluem defesas como traços morfológicos especializados e comportamentos que tem sido ajustados por seleção natural ao longo do tempo (ENDLER, 1980; LIMA; DILL, 1990; CHIVERS; SMITH, 1998). Presumivelmente, a seleção natural age a favor de comportamentos antipredatório mais fortes em populações com maiores riscos de predação (RIECHERT; HEDRICK, 1990; CHIVERS et al., 2001), contribuindo para ciclos co-evolucionários entre predador e presa (KORTET et al., 2007).

Obviamente, é benéfico para os indivíduos poder optar pelo comportamento mais apropriado a determinado ambiente, ao invés de desempenhar um único comportamento em todos os ambientes (GHERARDI et al., 2012). Ao forragear, por exemplo, os animais devem balancear suas demandas alimentares e suas demandas antipredatórias. O perigo de predação usualmente reduz a eficiência do forrageamento porque os forrageadores podem permanecer abrigados ao invés de se alimentar, escolha menos lucrativa, mas mais segura; ou vigiam para

avistar os predadores ao invés de procurar por comida (GILLIAM, 1990; LIMA; DILL, 1990).

Por isso, a plasticidade comportamental evoluiu para que um único genótipo produza formas alternativas de comportamento em resposta às condições ambientais (WEST-EBERHARDT, 1989). Devido à maior abundância de pistas potenciais para regular a expressão de uma resposta comportamental adaptativa e imediata, é esperado que a plasticidade comportamental evolua mais rapidamente do que qualquer outra forma de plasticidade fenotípica. Conseqüentemente, a plasticidade comportamental desempenha um papel mais importante na iniciação e amplificação de mudanças fenotípicas (WEST-EBERHARDT, 1989).

A plasticidade comportamental pode ser dividida em dois tipos: de desenvolvimento e ativacional. A plasticidade comportamental de desenvolvimento (PCD) corresponde à definição tradicional de plasticidade fenotípica. Onde um genótipo expressa diferentes fenótipos comportamentais em diferentes ambientes como resultado de trajetórias de desenvolvimento diferentes desencadeadas por aquele ambiente. A PCD compreende o que é definido por aprendizado ou qualquer mudança no sistema nervoso como resultado de experiência. Entretanto, a PCD também inclui mudanças morfológicas e fisiológicas durante o desenvolvimento, como músculos, membros ou ossos que influenciam o forrageamento e a locomoção (WAINWRIGHT et al., 1991; LOSOS et al., 2000; YOUNG; BADYAEV, 2010). Já a plasticidade comportamental ativacional (PCA) é um comportamento inato (MERY; BURNS, 2010). Nela, o contexto externo resulta na expressão de um comportamento particular (STAMPS; GROOTHUIS, 2010) de tal modo que um indivíduo expressa comportamentos diferentes conforme ele encontra diferentes condições ou ambientes. Por exemplo, PCA refere-se ao comportamento de se esconder ou de forragear de um indivíduo na presença ou ausência de predadores, enquanto a PCD refere-se aos indivíduos desenvolvendo-se em tipos comportamentais mais tímidos ou mais ousados, na presença ou ausência de predadores (SNELL-ROOD, 2013).

Nos últimos anos, a literatura tem detalhado como presas individuais respondem às pressões de predação. Por exemplo, alguns estudos têm confirmado a previsão de que a presa deve levar mais tempo para reemergir do refúgio ou retomar sua atividade completamente após ser exposta a um regime de predação mais perigoso. SIH (1992) encontrou este padrão para juvenis de um inseto semiaquático exposto brevemente a adultos canibais. A maior densidade de predadores ou maiores razões de tamanho entre predador e presa resultou em maiores atrasos antes dos juvenis retomarem plena atividade. Johansson e Englund (1995)

mostraram que um ataque mais intenso por pesca predatória resultou em um atraso mais longo antes da retomada da atividade por larvas de insetos que vivem em tubos. Padrões semelhantes foram encontrados em ermitões, *Pagurus acadianus* (SCARRAT; CODIN, 1992), salmões juvenis, *Salmo salar* (GOTCEITAS; GODIN, 1993) e sapos machos, *Physalaemus pustulosus* (RYAN, 1985). Outros estudos têm mostrado que as presas com fome tendem a retomar a atividade de alimentação mais cedo do que a presa bem alimentada (DILL; GILLET, 1991; KOIVULA et al., 1995). No entanto, Dill e Fraser (1997) observaram o padrão oposto em vermes tubulares: presas famintas esperaram mais do que presas bem alimentadas antes de retomar a atividade.

Antes das táticas serem adotadas, no entanto, as presas precisam perceber a presença do predador. A detecção do predador ocorre através da detecção da informação química do predador, particularmente em ambientes aquáticos. Pistas químicas que indicam a presença de predadores ou de predação bem sucedida são os tipos mais comuns de sinais (CHIVERS; SMITH, 1998). Em adição, animais sem danos, mas perturbados ou estressados, liberam odores que outros indivíduos podem detectar e alterar seu comportamento baseados nessa informação (HAZZLETT; LAWLER, 2010). Por exemplo, os indivíduos do lagostim *Orconectes virilis* respondem à água de coespecíficos perturbados e heteroespecíficos da mesma forma: gastando mais tempo em uma postura intermediária, menos tempo em uma postura abaixada e se locomovendo mais (HAZZLETT, 1985).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

Analisar o comportamento de *Aegla longirostri* sob risco de predação e verificar se os quelípodos são órgãos selecionados sexualmente.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar o comportamento dos indivíduos sem e, posteriormente, com risco de predação, verificando possíveis alterações no comportamento conforme a situação;
- Verificar se há dimorfismo sexual na forma e tamanho dos quelípodos;

- Verificar se os quelípodos de machos, de quatro populações, diferem quanto à forma e tamanho;
- Verificar se os quelípodos variam mais do que um órgão, em princípio, não selecionado sexualmente.

ARTIGO 01

Comportamento antipredatório em *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura) Aimée F. Siqueira¹; Alexandre V. Palaoro¹, Marlise L. Bartholomei-Santos¹ & Sandro Santos¹

1= Grupo de Estudos em Biodiversidade Aquática, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal. Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, Brasil. CEP: 97105-900.

RESUMO

A predação é uma força seletiva importante que afeta o comportamento da presa, pois tem implicações na sua aptidão e em muitos outros aspectos da população. Enquanto defender-se do predador diminui o risco de injúria ou mortalidade, pode também interferir com o forrageamento ou a reprodução. Logo, existe uma plasticidade comportamental limitada, pois a presa deve exibir um comportamento ótimo em cada ambiente. Para avaliar o comportamento antipredatório de *Aegla longirostri* nós realizamos três experimentos subdivididos em dois tratamentos cada. No primeiro experimento, os indivíduos foram mantidos em jejum por uma semana e tiveram 20 minutos para se deslocar em um aquário com alimento e abrigo, primeiramente no tratamento sem risco, e depois de uma semana, no tratamento com risco de predação (o risco consiste da pista química de um coespecífico macerado em água). No segundo experimento os animais não passaram pelo período de jejum e foram submetidos aos mesmos dois tratamentos. No terceiro experimento testou-se o comportamento das presas em função da presença de um peixe, conhecido por ser um predador natural de *Aegla*. Os resultados mostraram que os indivíduos sempre optaram por manter seus esforços de forrageamento, independente de haver risco ou não. Porém, nos tratamentos com sinalização de risco houve um balanceamento nas ações, pois passaram a se abrigar mais. No entanto, o tempo dispensado para alimentação sempre foi maior que o tempo abrigado. Os animais responderam mais intensamente às pistas dos coespecíficos macerados, abrigando-se mais, o que indica que tal pista é reconhecida como uma ameaça real de predação. Essa ousadia em relação à ameaça de predação pode estar relacionada aos maiores benefícios obtidos por indivíduos ousados, que geram um aumento na sua aptidão, incluindo: parceiras, tocas e alimento.

Palavras-chave: Predação. Aptidão. Plasticidade. Aeglidae.

ABSTRACT

Predation is an important selective force, which affects the prey behavior because it has implication in many aspects of populations, including the fitness. While defense against predator decreases the risk of injury or mortality it can also interfere in reproduction or foraging. Therefore, there is a limited behavioral plasticity, because the prey must show an optimal behavior in each environment. To evaluate the *Aegla longirostri* antipredator behavior we performed three tests subdivided in two treatments each. In the first test the animals were fasting for a week, and they had 20 minutes to move in an experimental aquarium with food and shelter, firstly with no predation risk in treatment and, after a week, they were exposed to treatment with predation risk (the risk consisted of a crushed conspecific in water). In the second test, they were not fasting and were submitted to both treatments. In the third test, we tested the behavior of prey due to the presence of a fish known to be a natural *Aegla* predator. Data showed that individuals chose to keep their foraging efforts in high levels, even with risk or not. However, in the treatments with risk signaling there was a balance in the actions because they also looked for shelter. However the time spent with feeding was bigger than with sheltering. The animals strongly responded to the cues of conspecifics, sheltering more, suggesting the cue is recognized as a real threat of predation. This boldness against predation threat can be related to bigger benefits gained by these individuals, that increase their fitness, including: partners, shelters and food.

Key words: Predation. Fitness. Plasticity. Aeglidae.

INTRODUÇÃO

A predação é considerada uma das forças seletivas mais importantes na formação do comportamento da presa (LIMA; DILL, 1990; LIMA, 1998), uma vez que afeta a aptidão de todos os indivíduos na população (EDMUNDS, 1974; HARVEY; GREENWOOD, 1978; SIH, 1987). Além de afetar aspectos do comportamento, os predadores também afetam a química, fisiologia, ecologia e morfologia das presas (SIH, 1987), e causam a evolução de uma variedade de traços de defesa que, segundo Janzen (1981), são mais diversos do que qualquer outro conjunto de traços.

Uma vez que a seleção natural favorece indivíduos que evitam predadores de forma bem sucedida, a presa deve ajustar seu comportamento antipredatório conforme o contexto. O que significa otimizar suas respostas antipredatórias, pois defender-se do predador, enquanto diminui o risco de injúria ou mortalidade, pode também interferir com o forrageamento ou reprodução (SIH, 1980; PALMER, 1990; ANHOLT; WERNER, 1995). Como os animais devem exibir um comportamento ótimo em cada ambiente, existe a seleção de uma plasticidade comportamental limitada (SIH et al., 2004), balanceando o potencial risco de predação com outros fatores, como forrageamento (LIMA; DILL, 1990; SIH, 1992). Por exemplo, o aumento de atividade da presa na presença de predadores proporciona altas taxas de alimentação, porém aumenta o risco de predação. Logo, se a presa tem poucas informações sobre a presença ou não de predadores, ela pode permanecer dentro ou perto de seu refúgio, optando pela sua segurança (SIH et al., 2004). Obviamente, é benéfico para indivíduos plásticos poder optar pelo comportamento mais apropriado a determinado ambiente, ao invés de desempenhar um único comportamento em todos os ambientes (GHERARDI et al., 2012).

Lima e Bednekoff (1999) sugerem que a presa aloca primeiro seus esforços para o forrageamento para então ajustar sua exposição ao risco de predação, tudo em função de situações de alto e baixo risco. Caso as reservas energéticas de um animal estejam tão baixas, que seja improvável que ele sobreviva a um período de escassez de alimento, os custos de exposição ao predador podem ser menores do que o benefício de obter forrageio. Assim o forrageamento tornaria esses animais mais propensos a correrem riscos (DALL et al., 2004).

Comportamentos antipredatórios flexíveis são comuns entre os táxons (LIMA; DILL, 1990). Os animais são capazes de avaliar o risco de predação e modificar seu comportamento antipredatório dependendo, por exemplo, das características do micro-habitat (MARTÍN;

LÓPEZ, 1995; LOSOS; IRSCHICK, 1996) ou das suas habilidades locomotoras (BRANÑA, 1993; MARTÍN, 1996). As presas podem ajustar suas respostas de escape e uso do refúgio para minimizar os custos fisiológicos, de perda de acasalamentos e/ou forrageio (YDENBERG; DILL, 1986; SIH, 1997). Por exemplo, durante interações predador-presa, os animais fazem decisões sobre o risco relativo de predação comparando a recompensa relativa de aquisição de recursos e, frequentemente, essas decisões são feitas utilizando as informações extraídas das paisagens sensoriais dinâmicas nos habitats naturais (DILL, 1987; KELLER et al., 2001; TOMBA et al., 2001; CORCORAN et al., 2013). Essa flexibilidade pode, também, explicar as mudanças nas respostas antipredatórias de um mesmo indivíduo, dependendo do contexto (MARTÍN; LÓPEZ, 2000a, b; MARTÍN et al., 2003a, b).

Pistas químicas associadas com atos próximos de predação são importantes indutores de respostas defensivas em ambientes aquáticos (HARVELL, 1990; DODSON et al., 1994). Tais pistas podem ser emitidas pelos predadores (KATS; DILL, 1998), ou podem ser liberadas por outras presas durante o ataque predatório (CHIVERS; SMITH, 1998). A resposta química de alarme é uma resposta defensiva desencadeada por uma substância de sinalização liberada por uma vítima coespecífica de predação (PFEIFFER, 1963; LILEY, 1982; SMITH, 1992). Logo, as pistas químicas podem ser originadas por uma fonte coespecífica ou heteroespecífica, e podem induzir os mesmos tipos de resposta de defesa (ATEMA; STENZLER, 1977; HAZLLET, 1994; WISENDEN et al., 1999). Por exemplo, indivíduos do lagostim *Orconectes virilis* respondem à água de coespecíficos perturbados e heteroespecíficos gastando mais tempo em uma postura intermediária, menos tempo em uma postura baixa e se locomovendo mais (HAZLETT, 1994).

Em crustáceos (ACQUISTAPACE et al., 2004; HAZLETT; MCLAY, 2005), a imobilidade reduz a probabilidade de ser detectado pelos predadores. Logo, é uma estratégia comumente adotada. Como visto em um estudo realizado por Tricarico et al. (2011), mesmo os caranguejos ermitões, que tem sua sobrevivência dependente das conchas dos gastrópodos (ELWOOD, 1995), inibiram a investigação da concha na presença de água condicionada por predadores e permaneceram praticamente imóveis, como também observado em outras espécies (GHERARDI; ATEMA, 2005; BRIFFA et al., 2008; TRICARICO et al., 2009).

A família Aeglidae é a única família de anomuros que habita exclusivamente águas continentais e é restrita à América do Sul. Este grupo possui inúmeras peculiaridades, tanto moleculares, morfológicas, comportamentais, como ecológicas (PÉREZ-LOSADA et al., 2004); motivo pelo qual foi criada a superfamília Aegloidea, a qual inclui apenas o gênero *Aegla* (MCLAUGHLIN et al., 2010), possuindo 75 espécies descritas (SANTOS et al.,

2014). Esses animais possuem um papel importante nas cadeias alimentares dos ambientes aquáticos, pois fazem parte da dieta de diversos mamíferos, rãs, peixes e aves (ARENAS, 1974; CASSINI et al., 2009), e são onívoros oportunistas, alimentando-se de material vegetal, detritos e macroinvertebrados (COGO; SANTOS, 2013). São encontrados em ambientes de altas densidades populacionais e em águas bem oxigenadas (BUENO et al., 2007; DALOSTO; SANTOS, 2011).

Apresentam dimorfismo sexual, e os quelípodos são bem desenvolvidos nos machos (BOND-BUCKUP, 2003). Esses animais não apresentam *displays* visuais em encontros agonísticos e, portanto, é possível que utilizem apenas pistas químicas liberadas através da urina para perceber o ambiente ao seu redor (reconhecer parceiros e competidores, por exemplo) (PALAORO et al., 2013). Associada às singularidades do grupo, diversas espécies conhecidas são ameaçadas de extinção, e com isso, devem ser priorizados os esforços de conservação para esse grupo, bem como os estudos em diversos campos de pesquisa (PÉREZ-LOSADA et al., 2004).

Nosso objetivo foi analisar o comportamento antipredatório da espécie *Aegla longirostri*, sob três circunstâncias: em jejum e com estímulo químico de um animal coespecífico morto; alimentados e com estímulo químico de um coespecífico morto; e, alimentados e com estímulo químico de predador heteroespecífico. Dado que a comunicação química é crucial para crustáceos aquáticos e que ao perceber o estímulo de um predador, os animais, normalmente, diminuem suas atividades, nossa hipótese é de que ao perceber o risco de predação, os indivíduos tornar-se-ão mais cautelosos diminuindo a locomoção, a alimentação e abrigando-se mais, independente da pista química ser de animal coespecífico ou heteroespecífico.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta e manutenção dos animais: os indivíduos de *Aegla longirostri* foram coletados em quatro locais no estado do Rio Grande do Sul, Brasil: (i) tributário 1 do Rio Vacacaí-Mirim, município de Santa Maria (29°40'13''S; 53°45'44''W); (ii) tributário 2 do Rio Vacacaí-Mirim, Santa Maria (29° 39 49''S; 53°44'34''W); (iii) tributário do Rio Divisa, distrito de Vale Vêneto (29°39'07,60''S; 53°31'45,72''W) e (iv) Cascata do Mezzomo, Silveira Martins (29°37'44''S; 53°35'59''W). As coletas foram feitas utilizando armadilhas

do tipo covo. Os animais foram trazidos ao laboratório e mantidos em aquários individuais (2L) com fotoperíodo natural, por sete dias. Durante essa semana alguns animais permaneceram sem abrigo e sem alimento, e outros tiveram esses recursos disponíveis (rochas, cascalho e folhas), dependendo do tratamento ao qual seriam posteriormente submetidos.

No total, foram utilizados 55 machos maduros e com todos os apêndices intactos. Para verificar se o comportamento dos indivíduos de *A. longirostri* é alterado sob risco de predação foram realizados os seguintes experimentos em laboratório:

Experimento 1: Comportamento antipredatório em animais mantidos em jejum e sem abrigo – fonte coespecífica

Sem risco (controle): cada indivíduo foi submetido a sete dias sem alimentação e sem abrigo. Após, cada indivíduo foi transferido para o aquário experimental (31 cm x 48 cm x 31 cm; 6L), o qual era dividido em duas áreas (Figura 1). A aclimação durou 10 minutos e ocorreu em um dos lados do aquário experimental (área 1) com uma divisória removível no meio, impossibilitando a visualização e a sua passagem para o outro lado, bem como a comunicação química entre as duas áreas. Posteriormente, a divisória foi removida manualmente, e o animal pode deslocar-se para a área 2, onde havia alimento (peixe fresco) e abrigo. O comportamento do animal foi filmado por 20 minutos para posterior análise da: latência para emergir da área 1, latência para se alimentar e latência para se abrigar, ou seja, o tempo que o animal levou até sair da área 1 e entrar na área 2, até se alimentar e se abrigar pela primeira vez. O total de tempo se locomovendo, total de tempo abrigado e total de tempo comendo também foi calculado.

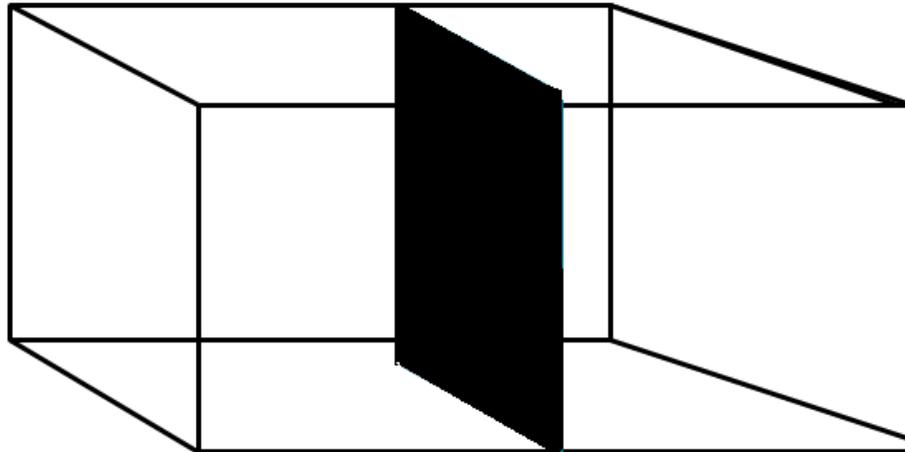


Figura 1- Desenho esquemático do aquário experimental (31 cm x 48 cm x 31 cm, 6L).

Após esse tratamento, o indivíduo foi alimentado e posteriormente, permaneceu por mais uma semana sem alimento. Esse tempo foi adotado para eliminar a memória da experiência anterior (ZULANDT et al., 2008). Após uma semana, o mesmo indivíduo foi submetido ao tratamento 2.

Com risco: segue o mesmo modelo experimental descrito acima. No entanto, antes da divisória ser removida, a ameaça da presença de um predador foi inserida no aquário. A ameaça consistiu de um animal coespecífico macerado em água, e esta água (150 ml) passou por um coador e foi adicionada ao aquário (BOUWMA; HAZLETT, 2001). O comportamento do indivíduo foi filmado novamente por 20 minutos e os mesmos aspectos descritos anteriormente foram analisados.

Foram utilizados 32 indivíduos submetidos aos dois tratamentos.

Experimento 2: Comportamento antipredatório em animais mantidos na presença de alimento e abrigo – fonte coespecífica

Segue o mesmo protocolo experimental anterior, no entanto, durante o período de aclimação os animais tiveram a disponibilidade de alimento e abrigo. Foram utilizados 13 indivíduos em cada tratamento (sem risco e com risco de predação).

Experimento 3: Comportamento antipredatório em animais mantidos na presença de alimento e abrigo - fonte heteroespecífica

Segue-se o mesmo protocolo descrito anteriormente, com a diferença que nessa situação a fonte do risco de predação passou a ser um peixe (*Rhamdia quelen*), conhecido por ser um predador natural de *A. longirostri* (KÜTTER et al., 2009). Para obter a pista química do predador, o predador foi aclimatado por 7 dias em um aquário individual, sem alimento. Uma seringa foi utilizada para coletar 150 ml da água do aquário do predador, e então, essa água foi inserida no aquário experimental.

Foram utilizados 10 animais em cada tratamento (sem risco e com risco- fonte heteroespecífica).

Todos os experimentos foram realizados à noite, pois a maior atividade dos eglídeos ocorre dentro desse período (SOKOLOWICZ et al., 2007; AYRES-PERES et al., 2011). Durante as filmagens, com o intuito de evitar quaisquer alterações no comportamento do animal, foram utilizadas apenas luzes incandescentes vermelhas (40 W), devido à baixa sensibilidade dos crustáceos a esse comprimento de onda (ZIMMERMANN et al., 2009; DALOSTO; SANTOS, 2011).

Todos os experimentos foram filmados utilizando uma câmera Sony Handycam HDR-CX 560 e, posteriormente foram analisados utilizando o programa Etholog 2.2 (OTOONI, 2000). A latência para emergir da área 1, latência para se alimentar, latência para se abrigar, total de tempo se locomovendo, total de tempo abrigado e total de tempo comendo foram comparados entre tratamentos através dos testes de Wilcoxon ou teste t pareado (conforme a normalidade dos dados) para avaliar se o comportamento dos indivíduos diferiu entre os tratamentos (com e sem risco). Foi utilizada ANOVA de um critério com teste Tukey HSD *post hoc* para comparar os tempos comendo, abrigado e andando em cada tratamento (separadamente, com e sem risco de predação). Para testarmos se a primeira escolha dos indivíduos (abrigo ou alimento) ao sair da área 1 diferiu entre os tratamentos (com e sem risco) foi utilizado teste de Fisher. Todas as análises foram feitas utilizando o programa R, com um nível de significância de 5% (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011).

RESULTADOS

Experimento 1

Não houve diferença significativa na latência para sair da área 1 ($t= 0,9719$; $p= 0,3386$) nem na latência para se abrigar entre os tratamentos ($t= -0,3641$; $p= 0,7183$). O tempo total andando e o tempo total abrigado também não diferiu entre os tratamentos ($t= -0,9204$; $p= 0,3645$; $t= -0,9944$; $p= 0,3277$). Já o tempo total se alimentando foi significativamente maior no controle do que no risco de predação ($t= 2,4105$; $p= 0,02205$) (Figura 2). A latência para se alimentar diferiu entre os tratamentos ($t= 2,3768$; $p= 0,0204$), sendo que, em média, os animais levaram mais tempo para se alimentar quando não havia risco de predação (Figura 2). A ANOVA mostrou que, sem risco de predação, os animais passaram mais tempo comendo do que andando ou se abrigando ($F= 12,2174$; $p= < 0,0001$), mas os tempos andando e se abrigando não diferiram entre si. Com risco de predação, não houve diferença significativa entre essas atividades ($F= 0,6159$; $p= 0,5473$) (Figura 3).

O teste de Fisher mostrou diferença significativa na escolha dos animais (abrigo ou alimento) entre os tratamentos ($p= 0,0003289$). Sem risco, 31 animais escolheram o alimento primeiro e apenas um optou pelo abrigo. Com risco, 19 animais optaram pelo alimento, sete optaram pelo abrigo e seis não fizeram escolha nenhuma (Figura 4).

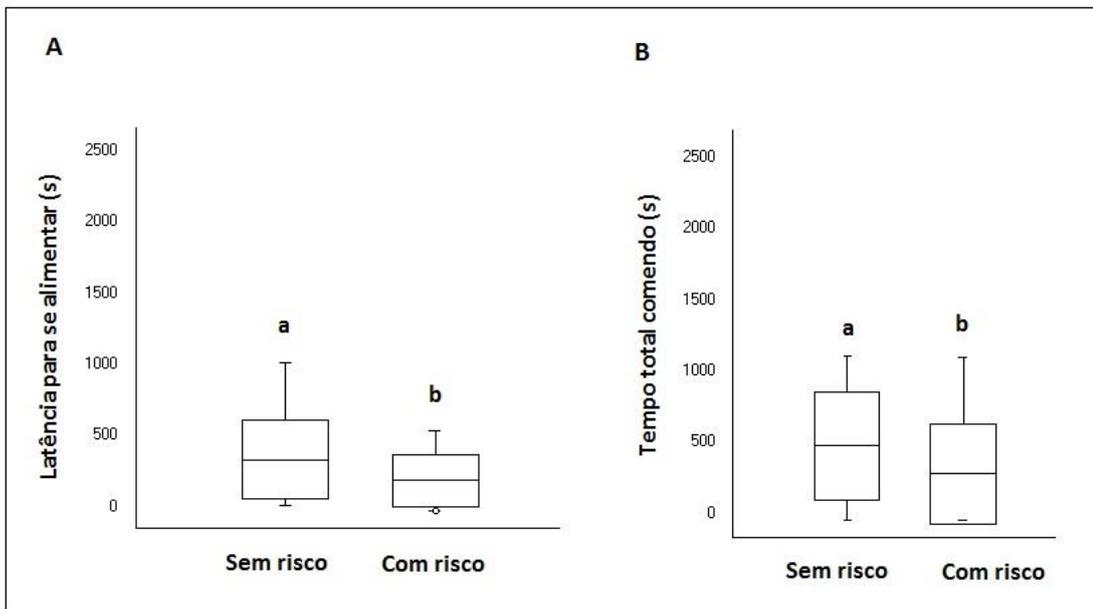


Figura 2- A) Latência para se alimentar (segundos) e B) total de tempo (segundos) comendo entre tratamentos. Letras diferentes denotam diferença significativa.

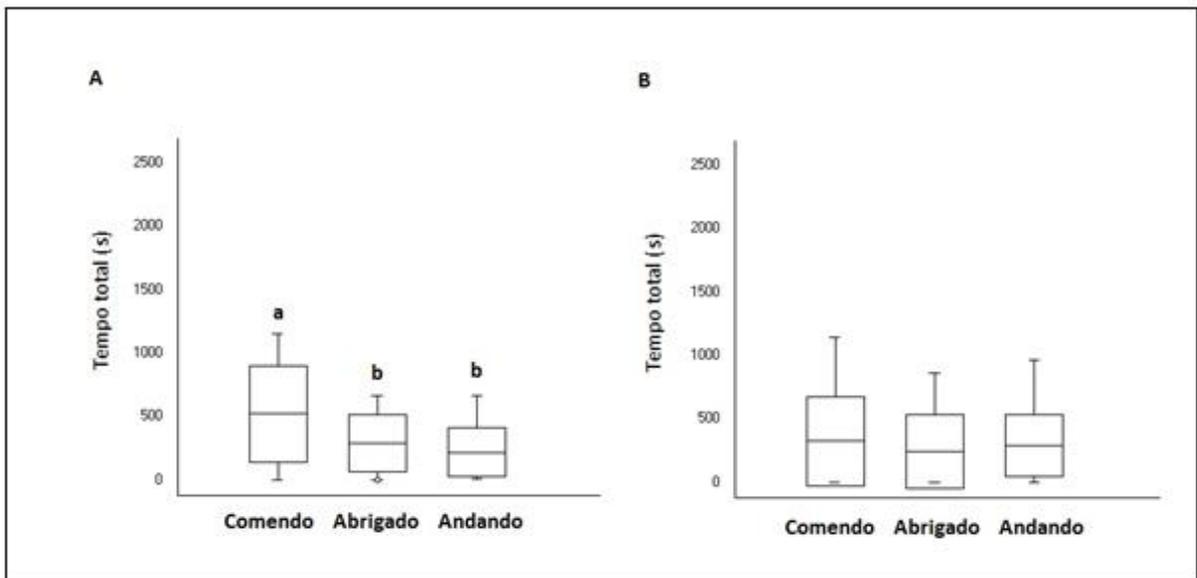


Figura 3- A) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigando e andando no tratamento sem risco de predação. B) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigando e andando no tratamento com risco de predação. Letras diferentes denotam diferença significativa.

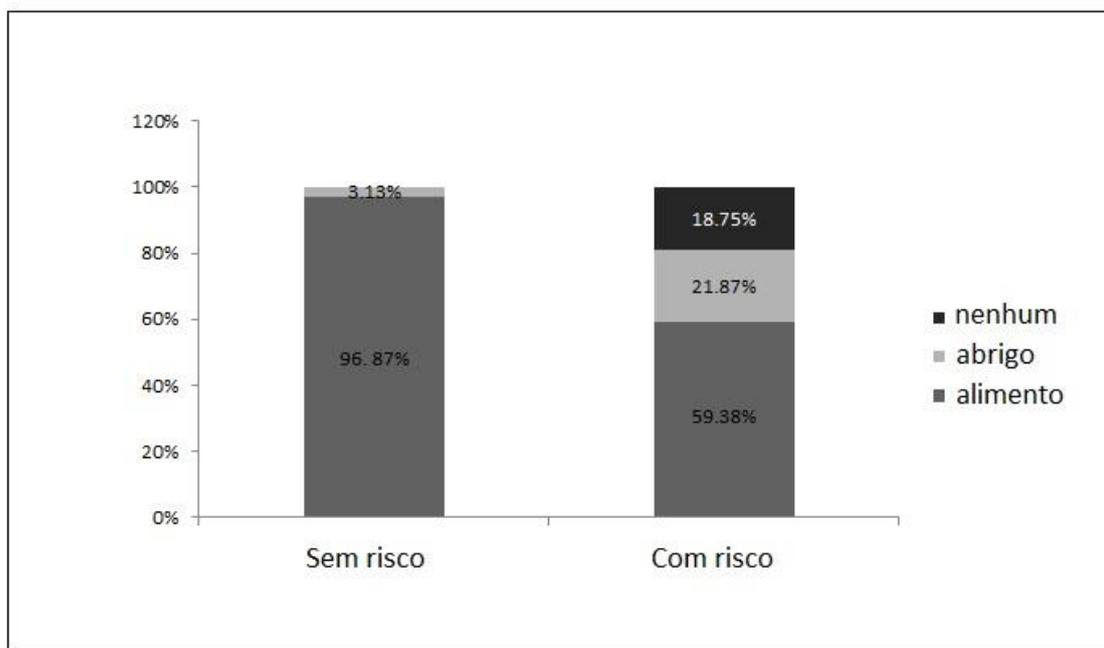


Figura 4- Porcentagem de indivíduos que optou pelo alimento, abrigo ou não fez nenhuma escolha nos tratamentos com e sem risco de predação.

Experimento 2

Quando os indivíduos estavam alimentados, não foi encontrada nenhuma diferença entre os tratamentos na: latência para sair da área 1 ($z = 0,6625$; $p = 0,2538$), latência para se alimentar ($t=1,4774$; $p=0,0784$), latência para se abrigar ($t=0,6458$; $p= 0,2633$), tempo total abrigado ($z = 0,8664$; $p= 0,1931$), tempo total comendo ($t=0,0372$; $p= 0,4858$), tempo total andando ($z = 1,7838$; $p= 0,0745$). A ANOVA mostrou que, sem risco de predação, os animais passaram mais tempo comendo do que andando ou se abrigando ($F= 20,193$; $p= < 0,0001$), mas os tempos andando e se abrigando não diferiram entre si. Com risco de predação, o mesmo padrão foi encontrado entre essas atividades ($F= 9,3724$; $p= 0,0011$) (Figura 5). O teste de Fisher também não encontrou diferença significativa na escolha dos animais entre os tratamentos ($p= 0,13$). No tratamento sem risco, nove indivíduos optaram primeiramente pelo alimento e quatro optaram pelo abrigo. No tratamento com risco, oito indivíduos optaram pelo alimento e cinco optaram pelo abrigo.

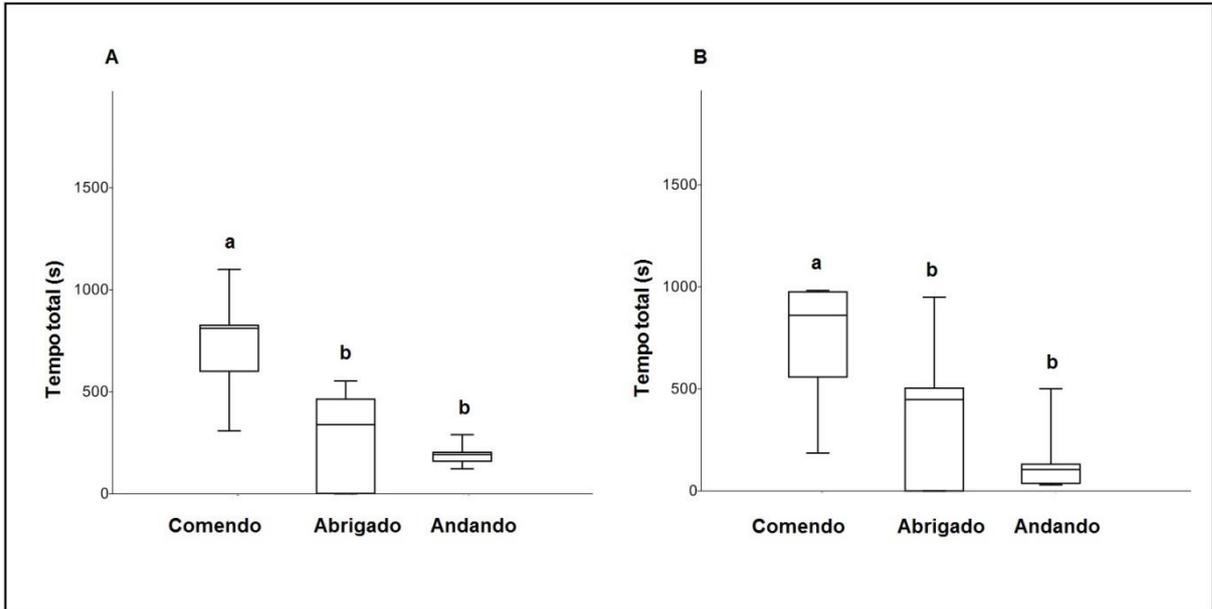


Figura 5- A) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigando e andando no tratamento sem risco de predação. B) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigando e andando no tratamento com risco de predação. Letras diferentes denotam diferença significativa.

Experimento 3

Quando os indivíduos estavam alimentados e foram confrontados com o risco de predação vindo de uma fonte heteroespecífica não houve diferença significativa entre os tratamentos na latência para sair da área 1 ($z = 0,3568$; $p = 0,7213$), latência para se abrigar ($t = 1,3694$; $p = 0,1876$), tempo total andando ($t = 1,585$; $p = 0,1303$) e tempo total abrigado ($z = 0,5601$; $p = 0,5754$). Houve diferença na latência para se alimentar ($z = 1,9876$; $p = 0,0469$) e no total de tempo comendo ($t = 3,0358$; $p = 0,0076$). Os animais levaram, em média, mais tempo para se alimentar quando não havia risco de predação do que quando havia risco. O tempo total comendo foi, em média, menor quando não havia risco do que quando havia risco (Figura 6). A ANOVA mostrou que, sem risco de predação, os animais passaram mais tempo comendo do que se abrigando ($F = 3,8329$; $p = 0,0334$), mas não teve diferença entre o tempo comendo e andando ou abrigado e andando. Com risco de predação, os animais passaram mais tempo comendo do que realizando outras atividades ($F = 27,3474$; $p < 0,0001$), mas não houve diferença entre o tempo abrigado e andando (Figura 7). Já o teste de Fisher não apresentou diferença significativa na escolha dos indivíduos entre os tratamentos ($p = 0,7214$). No controle, nove animais optaram pelo alimento e um optou pelo abrigo. Sob risco de predação, sete optaram pelo alimento, um optou pelo abrigo e dois não fizeram escolha.

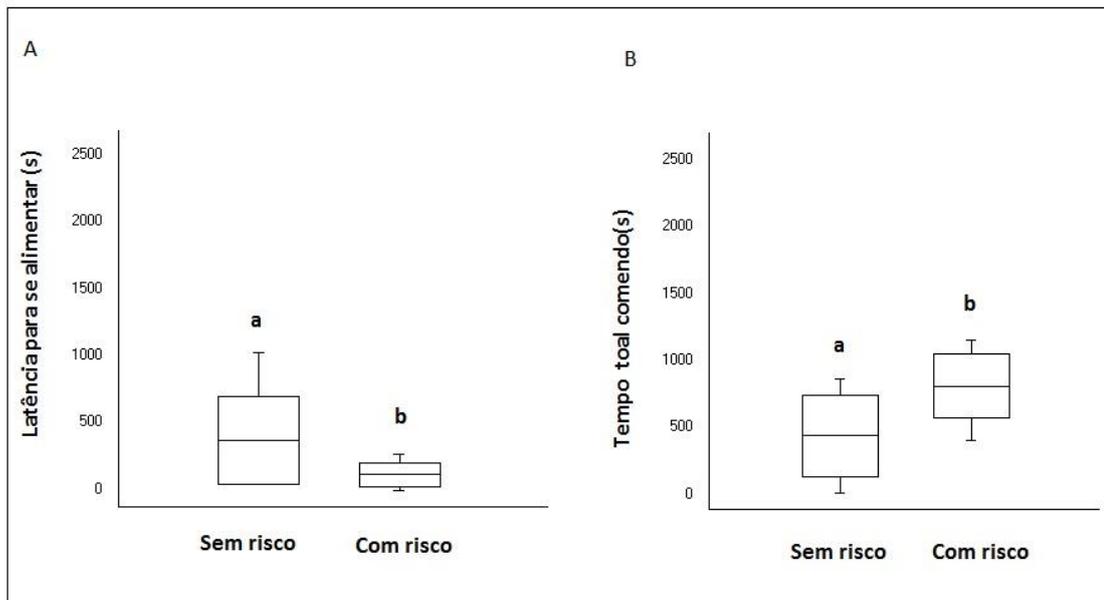


Figura 6- A) Latência (segundos) para se alimentar e B) total de tempo (segundos) comendo entre tratamentos.

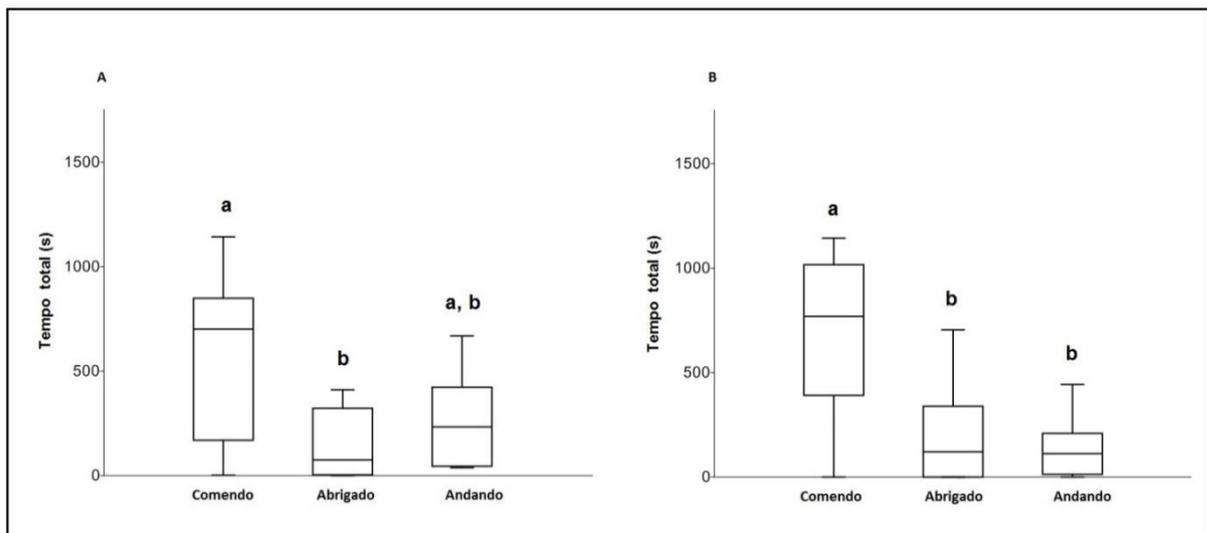


Figura 7- A) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigoando e andando no tratamento sem risco de predação. B) Tempo total gasto, em segundos, comendo, se abrigoando e andando no tratamento com risco de predação. Letras diferentes denotam diferença significativa.

DISCUSSÃO

Os resultados indicam que os indivíduos de *A. longirostri* percebem a presença do risco de predação e respondem alterando seu comportamento conforme o estímulo. Os animais tornaram-se mais cautelosos quando perceberam a ameaça, abrigando-se mais. Porém, diferentemente do esperado, os animais também aumentaram ou mantiveram seus esforços de forrageamento. Na presença do risco de predação, os animais se abrigaram mais, mas o tempo abrigado sempre foi menor que o tempo se alimentando.

Os machos de *A. longirostri* perceberam o estímulo de um coespecífico e passaram a ir até o alimento mais rapidamente quando estavam em jejum. No entanto, apesar de saírem antes para se alimentar, passaram menos tempo se alimentando do que quando não havia o estímulo. Além disso, os animais variavam mais na sua escolha quando o estímulo de predação estava presente: quando não havia estímulo, 96,87% dos indivíduos escolheram o alimento, enquanto que essa escolha passou a 59,38% quando o estímulo estava presente. Esses resultados demonstram que, apesar de irem mais rapidamente ao alimento, o abrigo foi mais importante com o estímulo de predação do que sem.

Quando não estavam em jejum, no experimento 2, as diferenças entre os tratamentos desapareceram. Os animais demonstraram certa plasticidade comportamental, pois como não estavam com suas reservas baixas, não realizaram atividades desnecessárias no tratamento com risco de predação. No entanto, apesar de não haver diferença significativa no tempo comendo entre os dois tratamentos, a média de tempo se alimentando foi igualmente alta em ambos (sem risco: 655.623 s; com risco: 651.096 s). Por último, na presença do estímulo químico de um predador heteroespecífico, os animais novamente aumentaram seus esforços de forrageamento, saindo mais rapidamente para se alimentar e se alimentando por mais tempo do que quando não havia risco de predação. No entanto, novamente, o abrigo passou a ser mais importante com o risco de predação presente. Como visto em um trabalho com lagostins, *Orconectes virilis*, no qual mostraram que o valor percebido dos recursos muda conforme muda a paisagem sensorial: sem uma pista de alarme, os lagostins sempre optaram pelo recurso alimentar, já na presença de uma pista de alarme, o recurso preferido foi o abrigo (JURCAK; MOORE, 2014).

Esses resultados vão ao encontro do que foi visto por Acquistapace et al. (2004) onde os indivíduos de *Procambarus acutus acutus*, na presença de pistas de coespecíficos, executaram mais atos alimentares sem, no entanto, intensificar sua locomoção. Além disso, as

pistas de heteroespecíficos desecandearam em *P. acutus acutus* as mesmas respostas dos odores de comida (aumento na atividade locomotora), ou seja, apenas a pista de coespecífico foi associada com uma situação de perigo. Assim como em nosso trabalho, Gherardi et al. (2011) também registraram que *P. clarkii* percebem e alteram seu comportamento na presença do odor de peixes predadores, porém, esse odor é menos ameaçador do que o odor de alarme de um coespecífico. Os lagostins se alimentaram menos tempo na presença do odor de um coespecífico, o que confirma que se sentiram ameaçados. Diversos crustáceos, como o lagostim *Orconectes virilis*, o anomuro *Petrolisthes elongatus*, e os braquiúros *Notomithrax ursus* e *Cyclograpsus lavauxi*, também diminuem sua locomoção quando expostos à odores de coespecíficos macerados (HAZLETT, 1994, 2000).

Ainda com relação à força da resposta em direção a co e heteroespecíficos, Hazlett et al. (2003) também relataram que espécies nativas, normalmente, respondem mais fortemente à odores de alarme de coespecíficos. A resposta em direção à odores de co e heteroespecíficos, numa mesma intensidade, é vista mais comumente em espécies invasoras. O uso de um maior número de informações sobre o risco de predação é usado por estas espécies que, teoricamente, buscam aumentar sua área de expansão, invadindo diversos habitats e, portanto, possuem maior plasticidade comportamental. Espécies nativas poderiam ser menos flexíveis, pois, em princípio, não invadem outras áreas. Logo, reagem mais fortemente à pistas químicas de coespecíficos.

O risco da incerteza sobre as melhores opções de forrageamento e sítios reprodutivos pode gerar compensações entre as reservas de energia e o comportamento. Uma das possíveis interpretações para a latência menor para se alimentar no primeiro experimento com risco de predação está associada ao fato de que os indivíduos estavam há uma semana sem se alimentar. Sob alto risco imediato de inanição, é esperado que os indivíduos no estado energético mais pobre forrageiem mais porque o único meio de conseguir energia suficiente é localizando as opções de alimento mais vantajosas. Ou seja, só o forrageamento permitirá que os indivíduos com baixas reservas de energia acumulem suas reservas (MATHOT; DALL, 2013). Já nos experimentos 2 e 3, não havia o risco de inanição, pois todos os animais estavam bem alimentados, mas mesmo assim o forrageamento foi alto. Sih et al. (2015) defendem que somente animais com altas reservas energéticas podem se “dar ao luxo” de forragear, porque para eles os custos a curto prazo (de procurar alimento em um local pouco rentável, por exemplo) não são suficientes para que eles corram o risco de inanição.

Associado a isso, estudos mostram que enquanto a maioria dos indivíduos diminui suas atividades na presença de predadores ou aumenta sua atividade quando famintos, alguns

indivíduos (e genótipos) podem ser consistentemente mais ativos do que outros na presença e ausência de predadores (SIH et al., 2003). Se a medida de ousadia quando confrontado com um predador for uma característica relativamente fixa de cada indivíduo, independente de variáveis ambientais ou condições intrínsecas, nós poderíamos prever seleção contra respostas subótimas. Entretanto, se essa variabilidade permanece na população, nós devemos olhar para uma explicação evolutiva.

O comportamento ousado da presa em relação ao predador pode estar beneficiando o aumento da aptidão da presa (DINGEMANSE et al., 2004; SINN et al., 2006; BROWN; JONES; BRAITHWAITE, 2007), pois a ousadia é um traço herdável (DRENT et al., 2003; BROWN, BURGESS; BRAITHWAITE, 2007), e sujeito à seleção natural (RÉALE; FESTA-BIANCHET, 2003). Por exemplo, indivíduos da truta arco-íris, *Oncorhynchus mykiss*, demonstraram menores latências em medidas de objetos novos e fontes de alimento, assim como em medidas de risco de predação. Enquanto a exploração de alimentos e objetos novos pode gerar certa vantagem para indivíduos ousados que são capazes de utilizar esses recursos novos, a ousadia em termos de risco de predação pode ter o efeito oposto. Em termos de risco de predação, um peixe ousado, mais exploratório, pode ter uma chance maior de ser predado se comparado a outro peixe tímido que permanece escondido até o perigo passar. Entretanto, de uma perspectiva evolutiva, o risco de predação aumentado para peixes ousados pode não ser evidentemente custoso (WILSON; STEVENS, 2005). Experimentos que examinaram a escolha do parceiro pela fêmea do peixe lebiste, *Poecilia reticulata*, demonstraram que as fêmeas preferem machos mais ousados, sugerindo que eles podem ter maiores chances de sobrevivência e podem oferecer benefícios indiretos à aptidão em termos de produzir prole mais viável (GODIN; DUGATKIN, 1996). Similarmente, Fraser et al. (2001) relataram que o ousado *killifish*, *Rivulus hartii*, dispersa mais, cresce mais rápido e tem maior aptidão comparado aos seus congêneros tímidos em regiões com ameaça de predação. Além disso, animais altamente exploratórios podem sofrer altos riscos de predação, mas podem também aumentar suas chances de encontrar novos recursos ou novas tocas, e podem lidar mais facilmente com mudanças em seu ambiente do que indivíduos menos exploratórios (MARTIN; RÉALE, 2008).

A presa que emerge do refúgio pode experimentar uma maior disponibilidade de alimento e maiores taxas de encontro com predadores. Com isso, o ataque frequente dos predadores exerce pressão de seleção para melhorar ainda mais o sucesso de fuga (SIH, 1992). As respostas da presa ao risco de predação incluem defesas como traços morfológicos especializados, e comportamentos que tem sido ajustados por seleção natural ao longo do

tempo (ENDLER, 1980; LIMA; DILL, 1990; CHIVERS; SMITH, 1998). No caso da espécie utilizada nesse trabalho, o comportamento relativamente ousado em relação ao risco de predação pode estar associado ao fato de que os quelípodos em crustáceos conferem defesa contra os predadores. Por exemplo, no caranguejo *Heterozius rotundifrons*, quando o animal percebe a presença do predador, o seu comportamento para evitar a predação inclui o cessar dos movimentos e a abertura dos seus quelípodos para que o predador tenha dificuldade em engoli-lo (HAZLETT; MCLAY, 2000). Além disso, como em *Orconectes propinquus* (HAZLETT, 1999), os eglídeos possuem um mecanismo de defesa contra predadores que é o “tail-flip” (obs. pess.). Ao detectar visualmente o predador, os eglídeos batem seus urópodos e assim nadam rapidamente para trás, ou seja, o “tail-flip” permite que eles sejam ousados, pois são capazes de fugir rapidamente.

Os eglídeos são animais que vivem em ambientes de alta densidade (BUENO et al., 2007) e possuem altas taxas metabólicas (DALOSTO; SANTOS, 2011). Logo, é necessário o investimento na obtenção de alimento. Por isso, pode ser que o comportamento alimentar ousado mesmo na presença da ameaça de predação seja a estratégia mais adaptativa para essa espécie. Mas também muda o valor percebido do recurso conforme há ou não risco de predação.

CONCLUSÃO

Diferente de nossa hipótese, os indivíduos não retraíram-se ao perceberem às ameaças de predação. Eles alteraram a escolha do recurso quando estavam ameaçados, optando pelo abrigo mais vezes, porém, ao sentirem-se ameaçados aumentaram seus esforços de forrageamento e mesmo quando não aumentaram, mantiveram em níveis elevados. Apesar de mostrarem certa plasticidade comportamental, alterando o valor percebido do recurso, o tempo se alimentando sempre foi maior que o tempo gasto em outras atividades (andando ou abrigando-se). Os indivíduos conseguiram manter o forrageamento alto sem necessitarem se locomover mais, ou seja, sem tornarem-se expostos ao risco. Saíram para se alimentar em um tempo menor quando estavam ameaçados e, quando a ameaça era de um predador heteroespecífico, ainda alimentaram-se por mais tempo. No entanto, ficou claro que a ameaça de predação vindo de um coespecífico morto é mais forte que a ameaça do predador natural,

sendo o coespecífico reconhecido com uma ameaça real. Essa diferença de resposta normalmente é encontrada em espécies nativas, pois diferentemente das invasoras, apresentam menor flexibilidade já que, em princípio, não invadem outras áreas. Dada a necessidade de expansão de área, as espécies invasoras usam um maior número de informações sobre o risco de predação e, portanto, possuem maior plasticidade comportamental.

A estratégia relativamente ousada dessa espécie pode estar relacionada à biologia e ao ambiente que os eglídeos vivem. Esses animais vivem, normalmente, em ambientes de alta densidade e possuem altas taxas metabólicas. Logo, é necessário o investimento na obtenção de alimento. Além disso, o risco de ser ousado pode ser compensado pelos benefícios relacionados à aptidão, uma vez que machos ousados podem ser selecionados pela fêmea como bons parceiros. Em adição, eglídeos possuem uma morfologia especializada que permite defesa contra predadores, que é a presença de quelípodos, os quais podem machucar e impedir que sejam engolidos facilmente. E os urópodos, apêndices que servem como uma nadadeira, permitem realizar o “tail-flip”, que é uma resposta de fuga rápida, possibilitando que esses animais se afastem rapidamente da ameaça de predação.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida a AFS e AVP, e bolsa de produtividade para SS e MBS. Aos colegas do Grupo de Estudos em Biodiversidade Aquática pela ajuda nas coletas, em especial ao colega Marcelo Crivellaro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACQUISTAPACE, P.; DANIELS, W.H.; GHERARDI, F. Behavioral responses to ‘alarm odors’ in potentially invasive and non-invasive crayfish species from aquaculture ponds. **Behaviour**. 141: 691-702, 2004.

ANHOLT, B.R. .; WERNER, E. E. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive-behaviour. **Ecology**. 76: 2230–2234, 1995.

ARENAS, R.L. La cordillera de la costa como refugio de la fauna dulcícola preglacial. *Arch. Experimental Biology and Medicine*, Chile. 10: 1-40, 1974.

ATEMA, J.; STENZLER, D. Alarm substance of the marine mud snail *Nassarius obsoletus*: biological characterization and possible evolution. *Journal of Chemical Ecology*. 3: 173–187, 1977.

AYRES-PERES, L.; ARAÚJO, P.B; SANTOS, S. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*. 31 (3): 379-388, 2011.

BOND-BUCKUP, G. **Família Aeglidae**. In: G. A. S. Melo (ed.), *Manual de Identificação dos Crustáceos Decapoda de água doce do Brasil*: 21-116. São Paulo: Editora Loyola. 2003.

BOUWMA, P.; HAZLETT, B.A. Integration of multiple cues by the crayfish *Orconectes propinquus*. *Animal Behaviour*. 61: 771-776, 2001.

BRAÑA, F. Shifts in body-temperature and escape behavior of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos*. 66:216–222, 1993.

BRIFFA, M.; RUNDLE, S.D.; FRYER, A. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of Royal Society of London B*. 275: 1305-1311, 2008.

BROWN, C.; BURGESS, F.; BRAITHWAITE, V. A. Heritable and experiential effects on boldness in a tropical poeciliid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62:237–243, 2007.

BROWN, C.; JONES, F.; BRAITHWAITE, V. A. Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopa*. *Journal of Fish Biology*. 62:237–243, 2007.

BUENO, S. L. S.; SHIMIZU, R. M.; ROCHA, S.S. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*. 27 (4): 553-559, 2007.

CASSINI, M. H. et al. Scale dependente analysis of an otter-crustacean system in Argentinian Patagonia. *Naturwissenschaften*. 96: 593-599, 2009.

CHIVERS, D.P.; SMITH, R.J.F. Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. **Ecoscience**. 5: 338–352, 1998.

COGO, G.B.; SANTOS, S. The role of aeglids in shredding organic matter in neotropical streams. **Journal of Crustacean Biology**. 34 (4): 519-526, 2013.

CORCORAN, A. J.; WAGNER, R. D.; CONNER, W. E. Optimal predator risk assessment by the sonar-jammimg Arctiine moth *Bertholdia trigona*. **Plos ONE**. 8: e63609, DOI:10.1371/journal.pone.0063609, 2013.

DALL, S.R.X.; HOUSTON, A.I.; MCNAMARA, J.M. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. **Ecology Letters**. 7: 734–739, 2004.

DALOSTO, M.M.; SANTOS, S. Differences in oxygen consumption and diel activity as adaptations related to microhabitat in Neotropical freshwater decapods (Crustacea). **Comparative Biochemistry and Physiology, part A**. 160: 461-466, 2011.

DILL, L. M. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behavior. **Canadian Journal of Zoology**. 65: 803-811, 1987.

DINGEMANSE, N.J. et al. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. **Proceedings of Royal Society London Ser B**. 271:847–852, 2004.

DRENT, P.J.; VAN OERS, K.; VAN NOORDWIJK, A.J. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). **Proceeding of Royal Society London Ser B**. 270:45–51, 2003.

DODSON, S.I. et al. Non-visual communication in freshwater benthos: an overview. **Journal of the North American Benthological Society**. 13:268-282, 1994.

EDMUNDS, M. **Defense in animals: a survey of anti-predator defenses**. Longmans, London. 1974.

ELWOOD, R.W. Motivational changes during resource assessment by hermit crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 193: 41-55, 1995.

ENDLER, J.A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. **Evolution**. 34:76–91, 1980.

FRASER, D.F. et al. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. **American Naturalist**. 158: 124–135, 2001.

GHERARDI, F.; ATEMA, J. Effects of chemical context on shell investigation behavior in hermit crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 320: 1-7, 2005.

GHERARDI, F.; MAVUTI, K.M.; PACINI, N.; TRICARICO, E. The smell of danger: chemical recognition of fish predators by the invasive crayfish *Procambarus clarkii*. **Freshwater Biology**. 8: 1567- 1578, 2011.

GHERARDI, F.; AQUILONI, L.; TRICARICO, E. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: an imperfect map is better than no map. **Current Zoology**. 58:567–579, 2012.

GODIN, J-G.J.; DUGATKIN, L.A. Female mating preference for bold males in the guppy, *Poecilia reticulata*. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. 93: 10262–10267, 1996.

HARVELL, C.D. The ecology and evolution of inducible defenses. **The Quarterly Review of Biology**. 65:323–340, 1990.

HARVEY, P.H.; GREENWOOD, P.J. Antipredator defence strategies: some evolutionary problems. Pp. 129–151. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Krebs, J.R., and N.B. Davies (Eds.). **Blackwell, Oxford, United Kingdom**. 1978.

HAZLETT, B.A. Alarm responses in the crayfish *Orconectes virilis* and *Orconectes propinquus*. **Journal of Chemical Ecology**. 20:1525–1535, 1994.

HAZLETT, B. A. Responses to multiple chemical cues by the crayfish *Orconectes virilis*. **Behaviour**. 136: 161-177, 1999.

HAZLETT, B.A.; MCLAY, C. Contingencies in the behaviour of the crab *Heterozius rotundifrons*. **Animal Behaviour**. 59: 965-974, 2000.

HAZLETT, B.A.; BURBA, A.; GHERARDI, F.; ACQUISTAPACE, P. Invasive species of crayfish use a broader range of predation-risk cues than native species. **Biological Invasions**. 5: 223- 228, 2003.

HAZLETT, B.A.; MCLAY, C. Responses to predation risk: alternative strategies in the crab *Heterozius rotundifrons*. **Animal Behaviour**. 69: 967-972, 2005.

JANZEN, D.H. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. **Ecology**. 62: 593–601, 1981.

JURCAK, A.M.; MOORE, A.P. Behavioral decisions in sensory landscapes: crayfish use chemical signals to make habitat use choices. **Journal of Crustacean Biology**. 34 (5): 559-564, 2014.

KATS, L.B.; DILL, L.M. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. **Ecoscience**. 5: 361–394, 1998.

KELLER, T. A.; TOMBA, A. M.; MOORE, P.A. Orientation in complex chemical landscape: spatial arrangements of chemical sources influences crayfish food-finding efficiency in artificial streams. **Limnology and Oceanography**. 46: 238-247, 2001.

KÜTTER, M.T.; BEMVENUTI, M.A.; MORESCO, A. Feeding strategy of the jundiá *Rhamdia quelen* (Siluriformes, Heptapteridae) in costal lagoons of southern Brazil. Acta Scientiarum. **Biological Sciences**. 31 (1): 41-47, 2009.

LILEY, N.R. Chemical communication in fishes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 39: 22–35, 1982.

LIMA, A.L.; DILL, L.M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**. 68: 619–640, 1990.

LIMA, S.L. Stress and decision-making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive and ecological perspectives. **Advances in the Study of Behavior**. 27: 215–290, 1998.

LIMA, S.L.; BEDNEKOFF, P.A. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. **American Naturalist**. 153: 649–659, 1999.

LOSOS, J.B.; IRSCHICK, D.J. The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. **Animal Behaviour**. 51: 593–602, 1996.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P. Influence of habitat structure on escape tactics of the lizard *Psammodromus algirus*. **Canadian Journal of Zoology**. 73: 129–132, 1995.

MARTÍN, J. Effects of recent feeding on locomotor performance of juvenile *Psammodromus algirus* lizards. **Functional Ecology**. 10: 390–395, 1996.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P. Costs of refuge use affect escape decisions of Iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. **Ethology**. 106: 483–492, 2000a.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P. Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. **Canadian Journal of Zoology**. 78: 265–270, 2000b.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P.; COOPER, W.E. Jr. Loss of mating opportunities influences refuge use in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 54: 505–510, 2003a.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P.; COOPER, W.E. Jr. When to come out from a refuge: balancing predation risk and foraging opportunities in an alpine lizard. **Ethology**. 109: 77–87, 2003b.

MARTÍN, J. G. A.; RÉALE, D. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. **Animal Behavior**. 75: 309–318, 2008.

MATHOT, K.J.; DALL, S.R.X. Metabolic rates can drive individual differences in information and insurance use under the risk of starvation. **American Naturalist**. 182: 611–620, 2013.

MCLAUGHLIN, P.A.; LEMAITRE, R.; CRANDALL, K.A. **Annotated checklist of anomuran decapods crustacean of the world** (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part III- Aegloidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*. 23: 131-137, 2010.

OTTONI, E.B. Etholog 2.2 – a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. **Behavior Research Methods, Instruments, & Computers**. 32: 446–449, 2000.

PALAORO, V. A.; AYRES-PERES, L.; SANTOS, S. Modulation of male aggressiveness through different communication pathways. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 67 (2): 283: 292, 2013.

PALMER, A.R. Effect of crab effluent and scent of damaged conspecifics on feeding, growth, and shell morphology of the Atlantic dogwhelk (*Nucella lapillus*). **Hydrobiologia**. 193: 155–182, 1990.

PÉREZ-LOSADA, M. et al. Molecular systematics and biogeography of southern South American freshwater. **Systems Biology**. 53: 767-780, 2004.

PFEIFFER, W. Alarm substances. **Experientia** (Basel) 19: 113–168, 1963.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: **A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for statistical computing. 2011.

RÉALE, D.; FESTA-BIANCHET, M. Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. **Animal Behaviour**. 65: 463–470, 2003.

SANTOS, S.; AYRES-PERES, L.; CARDOSO, R.C.F. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Journal of Natural History**. 42 (13-14): 1027-1037, 2008.

SANTOS, S. et al. **The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura), with the description of a new species of *Aegla***. In: Yeo, Cumberlandidge, Klaus (Eds.), pp.195-205. *Advances in freshwater decapod systematics and biology*. Edition 19. Koninklijke Brill. 2014.

SIH, A. Optimal behaviour: can foragers balance two conflicting demands. **Science**. 210:1041–1043, 1980.

SIH, A. **Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview**. In: W.C. KERFOOT & A. SIH (eds.), *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*: 203-224. University Press of New England, Hanover, N. H., 1987.

SIH, A. Forager uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. **American Naturalist**. 139: 1052–1069, 1992.

SIH, A. To hide or not to hide? Refuge use in a fluctuating environment. **Trends in Ecology and Evolution**. 12: 375–376, 1997.

SIH, A.; KATS, L.B.; MAURER, E.F. Behavioural correlations across situations and the evolution of ineffective antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. **Animal Behavior**. 65: 29-44, 2003.

SIH, A.; BELL, A.; JOHNSON, J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. **Trends in Ecology and Evolution**. 19: 372–378, 2004.

SIH, A. ET AL. Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. **Trends in Ecology and Evolution**. 30(1): 50-60. 2015.

SINN, D.L.; APIOLAZA, L.A.; MOLTSCHANIWSKYJ, N.A. Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. **Journal of Evolutionary Biology**. 19: 1437–1447, 2006.

SIQUEIRA, A.F.; PALAORO, A.V.; SANTOS, S. Mate preference in the neotropical freshwater crab *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura): does the size matter? **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**. 46 (4): 219–227, 2013.

SMITH, R.J.F. Alarm signals in fishes. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**. 2: 33–63, 1992.

SOKOLOWICZ, C.C.; AYRES-PERES, L.; SANTOS, S. Atividade nictimeral e tempo de digestão em *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Iheringia Série Zoológica**. 97: 235–238, 2007.

TOMBA, A. M.; KELLER, T.A.; MOORE, P.A. Foraging in complex chemical landscapes: chemical orientation strategies during chemical cues. **Journal of the North American Benthological Society**. 20: 211-222, 2001.

TRICARICO, E. ET AL. Shell recruitment in the hermit crab *Clibanarius erythropus*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 381: 42-46, 2009.

TRICARICO, E.; BREITHAUPT, T.; GHERARDI, F. Interpreting odours in hermit crabs: A comparative study. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 91: 211-215, 2011.

WILSON, A.D.M.; STEVENS, E.D. Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. **Ethology**. 111:849–862, 2005.

WISENDEN, B.D.; CLINE, A.; SPARKS, T.C. Survival benefit to antipredator behavior in the amphipod *Gammarus minus* (Crustacea: Aphipoda) in response to injury-released chemical cues from conspecifics and heterospecifics. **Ethology**. 105: 407–414, 1999.

YDENBERG, R.C.; DILL, L.M. The economics of fleeing from predators. **Advances in the Study of Behavior**. 16: 229–249, 1986.

ZIMMERMANN, B.L. et al. Behavioral repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. **Zoologia**. 26: 5-11, 2009.

ZULANDT, T.; ZULANDT-SCHNEIDEI, R.A.; MOORE, P.A. Observing agonistic interactions alters subsequent fighting dynamics in the crayfish, *Orconectes rusticus*. **Animal Behaviour**. 75(1): 13-20, 2008.

ARTIGO 02

Os quelípodos de *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura) são traços selecionados sexualmente?

Aimée F. Siqueira¹; Alexandre V. Palaoro¹; Marlise L. Bartholomei-Santos¹ & Sandro Santos¹

1= Grupo de Estudos em Biodiversidade Aquática, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal. Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, Brasil. CEP: 97105-900.

RESUMO

Traços selecionados sexualmente (TSS) conferem vantagens que aumentam o sucesso de acasalamento dos indivíduos e podem ser usados para atração de parceiros (ornamentos) e para combates intrasexuais (armamentos). Possuem alta variação fenotípica e é esperado que tenham sua expressão altamente dependentes da condição do portador. Ou seja, é esperado que seu crescimento seja mais sensível ao estado nutricional e/ou fisiológico do indivíduo do que o crescimento de outras partes do corpo, não selecionadas sexualmente. Sob forte seleção sexual, machos maiores investirão mais nos TSS devido à intensidade da competição resultando em traços positivamente alométricos. Porém, embora o tamanho dos TSS seja de importância óbvia, a forma desempenha um papel tão importante quanto. Em crustáceos os quelípodos correspondem a armamentos e são estruturas aumentadas, com dimorfismo sexual e alometria positiva. São usados em combates por acesso à fêmeas, por comida ou por tocas; e podem ser usados como armamentos ou como sinalizadores em encontros agonísticos. Embora sejam órgãos multifuncionais, muitas espécies tem uma morfologia particular adaptada para um uso específico. Em *Aegla longirostri*, não há o conhecimento claro acerca da função dos quelípodos, pois apesar de as fêmeas escolherem seus parceiros com base em seu tamanho corporal, as lutas entre machos são mais curtas e menos intensas na presença de fêmeas sexualmente maduras. Com isso, o objetivo desse trabalho foi investigar se os quelípodos de *A. longirostri* correspondem a TSS e para isso verificamos: 1) se os sexos investem diferentemente no tamanho e forma dos quelípodos; 2) se os quelípodos dos machos de quatro populações diferem quanto ao tamanho e forma e 3) se os quelípodos apresentam maior variação que o segundo pereiópodo. Para investigar o dimorfismo sexual utilizamos os dados de morfometria geométrica dos quelípodos e comparamos o tamanho do centroide (TC) entre os sexos através do teste de Wilcoxon, a forma através de MANOVA, e a interação entre os quelípodos e o TC através de ANCOVA. Para comparar os quelípodos dos machos das quatro populações, utilizamos ANOVA para analisar as diferenças do TC e MANOVA para comparar as formas. PCA e *Relative warps* foram utilizados para verificar as maiores tendências na variação da forma. Por último, utilizamos morfometria tradicional para comparar a variação dos apêndices sexuais (quelípodos) com um traço não sexual (pereiópodo), através de ANOVA. Os resultados mostraram que os quelípodos direitos não diferem entre os sexos, mas os esquerdos sim, e os machos investem diferentemente entre seus quelípodos, mas o mesmo não ocorre com as fêmeas. Os machos das quatro populações diferem quanto aos seus quelípodos e pereiópodos, e a morfometria tradicional revelou que os TSS são mais variáveis que o pereiópodo, mas não diferem entre si. Esses resultados indicam que o quelípedo esquerdo é um TSS, pois há um claro investimento apenas dos machos nesse apêndice, diferindo a forma conforme a competição no ambiente em que vivem. Além disso, TSS são altamente dependentes da condição do portador e variam muito mais que traços não selecionados sexualmente, o que foi corroborado em nosso estudo.

Palavras-chave: Morfometria geométrica. Seleção Sexual. Armamentos. Ornamentos. Aegliidae.

ABSTRACT

Sexually selected traits (SST) confer advantages that increase the mating success of individuals and can be used to attract partners (ornaments) and to intrasexual combats (weapons). They show high phenotypic variation and expression highly dependent on individual condition is expected. In other words, it is expected that the SST growth is more sensitive to nutritional and/or physiologic state of the individual than the growth of other body parts, not sexually selected. Under strong sexual selection, larger males will invest more in SST due to competition intensity resulting in allometric positive traits. However, although SST size is obviously important, shape plays a role as important as. In crustaceans, chelipeds are weapons and are increased structures, sexually dimorphic and positively allometric. They are used in combats to access females, food or shelters; and can be used as weapons or as signals in agonistic encounters. Although they are multifunctional organs, many species have a particular morphology adapted to a specific use. In *Aegla longirostri*, chelipeds function is not known, because despite females choose their partners based in their sizes, the fights among males are shortest and less intense in the presence of sexually mature females. The aims of this work were to investigate if *A. longirostri* chelipeds are SST and so we examined: 1) if sexes invest differently in chelipeds size and shape; 2) if male chelipeds of four populations differ in size and shape and 3) if chelipeds show greater variation than second pereopod. To investigate sexual dimorphism we used data of geometric morphometrics of chelipeds and we compared the centroid size (CS) between sexes using Wilcoxon test, the shape using MANOVA and interaction between chelipeds and CS using ANCOVA. To compare male chelipeds of four populations, we used ANOVA to analyze differences of CS and MANOVA to compare the shapes. PCA and Relative warps were used to verify greater trends in shape variation. Lastly, we used traditional morphometrics to compare the variation between sexual traits (chelipeds) and a non-sexual trait (pereopod), using ANOVA. The results showed that the right chelipeds do not differ between sexes, but left chelipeds do, and males invest differently between their chelipeds, as females do not. Males of four populations differ in their chelipeds and pereopods, and traditional morphometric shows that SST are more variable than the pereopod, but do not differ from each other. These results indicated that the left cheliped is a SST, because there is a clear investment only from males in this appendage, the shape differing according to the environment competition where they live. Furthermore, SST are highly condition dependent and vary much more than non-sexually selected traits, what was corroborated in this study.

Key-words: Geometric Morphometrics. Sexual Selection. Weapons. Ornaments. Aeglidae.

INTRODUÇÃO

Darwin (1871) criou o conceito de seleção sexual, distinguindo-o de seleção natural, estabelecendo que traços expressos como resultado de seleção sexual conferem vantagens adaptativas para aumentar o sucesso de acasalamento, embora tais atributos possam não gerar as melhores condições de sobrevivência. Assim, a expressão de traços que são sexualmente dimórficos evoluiriam pela interação de processos que estão sujeitos a seleção natural e sexual. Entender as causas e as consequências da variação dos traços selecionados sexualmente (TSS) é importante devido o papel que esses traços desempenham na evolução do isolamento reprodutivo (RITCHIE, 2007). Diversas hipóteses tem sido propostas para explicar os altos níveis de variação fenotípica em traços sujeitos à seleção sexual (RADWAN, 2008). Porém, o entendimento torna-se mais difícil quando conjuntos de caracteres morfológicos tem duplas funções, como aqueles que servem como adornos chamativos para atração de parceiros (ornamentos) e aqueles que funcionam no combate intrasexual (armamentos) (ANDERSSON, 1994; BERGLUND et al., 1996).

A coevolução de ornamentos e a preferência da fêmea por machos ornamentados é o centro dos estudos de seleção sexual. Quando as fêmeas escolhem seus parceiros com base em seus traços ornamentados, a seleção pode exagerar o traço em questão e a preferência por ele (KOKKO et al., 2006; BOOKSMYTHE et al., 2013). Apesar dos custos em manter estruturas mais exageradas, os indivíduos portadores são recompensados com um aumento no sucesso reprodutivo (WORTHINGTON et al., 2012). Por outro lado, a evolução da morfologia pode ser direcionada por seleção natural favorecendo formas que beneficiam a sobrevivência e crescimento dos indivíduos (CLAVERIE; SMITH, 2010).

É esperado que os ornamentos e armamentos exagerados por seleção sexual tenham sua expressão altamente dependentes da condição do portador (DAVID et al. 2000; COTTON et al., 2004a; BONDURIANSKY; ROWE, 2005; EMLÉN et al., 2012; WARREN et al., 2013). Ou seja, é esperado que seu crescimento seja mais sensível ao estado nutricional e/ou fisiológico do indivíduo do que o crescimento de outras partes do corpo, não selecionadas sexualmente. Por exemplo, em um estudo realizado por Cothran e Jeyasingh (2010) com *Hyaella* sp, o TSS (gnatópodos dos machos) mostrou maior sensibilidade ao estresse de recursos do que os traços não sexuais (gnatópodos das fêmeas e base do quinto pereiópodo dos machos). A variação no tamanho do gnatópodo dos machos foi especialmente sensível ao estresse de recursos. Logo, para demonstrar a sensibilidade à condição, é preciso comparar a

sensibilidade do crescimento de traços sexuais exagerados com outras partes do corpo, não selecionadas sexualmente (JOHNS et al., 2014).

A expressão altamente dependente da condição é crítica na evolução e manutenção de sinais usados na escolha do parceiro pela fêmea e na competição entre machos, por, no mínimo, duas razões. Primeiro, a alta sensibilidade à condição corporal resulta no desenvolvimento de traços incomumente variáveis. Machos nas melhores condições produzem ornamentos ou armamentos desproporcionalmente maiores, enquanto machos em condições pobres produzem traços desproporcionalmente menores. Esse aumento na variabilidade em um traço pode amplificar as diferenças no tamanho corporal de um macho para outro, fazendo esses traços excelentes sinais para fêmeas seletivas ou para machos rivais perceberem as diferenças nas condições dos machos (COTTON et al. 2004a; BONDURIANSKY, 2007b; BRADBURY; VEHRENCAMP, 2011). Segundo, em habitats onde os recursos são limitados, as diferenças entre os machos na habilidade em competir por recursos resultam em diferenças nas condições entre machos e na quantidade de recursos disponíveis para TSS. Conforme a limitação de recursos diminui, é esperado que a variação nos TSS seja menor (DAVID et al. 2000; COTTON et al., 2004a). Então, para espécies que vivem em habitats que variam na disponibilidade de recursos, é provável que as populações difiram na quantidade de variação dos TSS e assim, na oportunidade para seleção sexual (BUSSIÉRE et al., 2008).

Sob forte seleção sexual, machos maiores investirão mais nos traços sexuais devido à intensidade da competição resultando quase universalmente em traços positivamente alométricos (KODRIC-BROWN et al., 2006). No entanto, embora o tamanho dos TSS seja de importância óbvia, a forma desempenha um papel tão importante quanto (HENDRY et al., 2006; BUTLER et al., 2007). Influenciado por restrições biomecânicas, de desenvolvimento, ou de desempenho, a forma dos TSS muitas vezes muda com o tamanho, resultando em correlações fenotípicas e genéticas que podem inibir a produção de morfologias exageradas (EMLEN, 2001). A alocação de recursos limitados durante o desenvolvimento pode causar compensações entre tamanho e forma, como resultado de um investimento diferencial de recursos energéticos finitos (EMLEN, 2001). Além disso, membros de uma população podem exibir hábitos de vida similares e estarem sujeitos às mesmas pressões de seleção, entretanto, é possível encontrar diferenças entre machos e fêmeas. Isso é devido aos fatores extrínsecos (fatores ecológicos e processos seletivos) e intrínsecos (mecanismos de desenvolvimento, reguladores genéticos e endócrinos) agindo de uma forma integrada para produzir diferenças

fenotípicas de acordo com o sexo do indivíduo (SLATKIN, 1984; OWENS; SHORT, 1995; GOULD; GOULD, 1997; BADYAEV, 2002; LEIONEN et al., 2010).

Em crustáceos, os quelípodos são estruturas aumentadas, com alto índice de dimorfismo sexual, sendo usados em combates por acesso à fêmeas, por comida ou por tocas utilizadas pelas fêmeas; ou ainda, como armamentos ou como sinalizadores em encontros agonísticos (EMLEN, 2008). O crescimento de tais estruturas é, com frequência, positivamente alométrico, tornando-se desproporcionalmente desenvolvidos em indivíduos maiores ou mais velhos (PETRIE, 1988, 1992; SIMMONS; TOMKINS, 1996; KNELL; FORTEY, 2005, EMLN, 2008). Porém, a alometria não é uma evidência eficiente para um TSS (BONDURIANSKY, 2007a). A evolução da alometria em cada traço requer uma condição individual para ser relacionada ao tamanho do corpo e o traço selecionado deve estar sob pressão seletiva direcional (BONDURIANSKY, 2007a). Um traço agindo como armamento tem uma boa chance de ser uma estrutura sexualmente dimórfica que é positivamente alométrica e variável em forma ou tamanho em machos maduros (PETRIE, 1988, 1992, SIMMONS; TOMKINS, 1996; KNELL; FORTEY, 2005; EMLN, 2008).

A heteroquelia, ou seja, a diferença entre tamanho e forma dos dois quelípodos, é comum em crustáceos braquiúros (HARTNOLL, 1982). Usualmente, ambos os sexos mostram heteroquelia e geralmente a diferença entre os quelípodos é mais exagerada nos machos. Os quelípodos de decápodos são bons modelos para estudar evolução morfológica devido à sua estrutura simples e básica, suas várias funções e sua mecânica bem-conhecida (CLAVERIE; SMITH, 2007). Embora os quelípodos sejam órgãos multifuncionais, muitas espécies tem uma morfologia particular adaptada para um uso específico. Tal plasticidade fenotípica é a habilidade de um organismo, um único genótipo, exibir diferentes fenótipos em diferentes ambientes (MOONEY; AGRAWAL, 2007). Pequenas modificações de sua estrutura básica permitem funções altamente especializadas (BROWN et al., 1979). Por exemplo, a habilidade de quebrar conchas é diretamente correlacionada à força de fechamento do quelípodo, o qual varia entre as espécies em função do tamanho, propriedades de alavanca e dentição do quelípodo, e o tipo e ângulo de pinação das fibras dos músculos fechadores dos quelípodos (WARNER; JONES, 1976; ELNER, 1978; SEED; HUGHES, 1995; SCHENK; WAINWRIGHT, 2001). O tamanho e a forma dos quelípodos são morfológicamente plásticos e essa plasticidade se dá em direção de efeitos induzidos pelo uso, outros estímulos ambientais ou fatores ecológicos, como a dieta e parasitismo, resultando em mudanças no tamanho e performance dos quelípodos que podem ser herdáveis (PHILLIPS; CANNON, 1978; SMITH ; PALMER, 1994).

Entender a natureza da variação morfológica e procurar por uma explicação pra essa variedade é o foco de muitos estudos biológicos. Para isso, análises morfológicas tem sido realizadas em sua maioria por métodos multivariados utilizando conjuntos de variáveis, usualmente distâncias lineares ou ângulos obtidos delas. Entretanto, nas últimas duas décadas outra abordagem morfológica tem sido desenvolvida: a morfometria geométrica (ADAMS et al., 2004). Essa técnica foca na geometria da forma, capturando informações sobre a forma do organismo mais precisamente (CAVALCANTI et al., 1999; SILVA; PAULA, 2008). Pequenas variações morfométricas podem atualmente ser determinadas com alta precisão, e então permite detectar diferenças não encontradas pela morfometria clássica (RUFINO et al., 2006).

Um bom modelo para estudos de morfometria geométrica é o gênero *Aegla* Leach, 1820, o único gênero atual de Aeglidae Dana, 1852, e também o único táxon de Anomura encontrado exclusivamente em habitats de água doce (SCHMITT, 1942; BOND-BUCKUP et al., 2008). Esses crustáceos mostram uma morfologia relativamente conservada, onde as espécies são descritas com base em caracteres taxonômicos discretos (BOND-BUCKUP et al., 2008) e, recentemente, vem surgindo maior interesse em estudos que abordam a variação morfológica neste gênero utilizando essa ferramenta (GIRI; COLLINS, 2004; COLLINS et al., 2008; GIRI; LOY, 2008; BARRIA et al., 2011; HEPP et al., 2012; TREVISAN et al., 2012, TUMELERO; FORNEL, 2014). São conhecidas cerca de 75 espécies, ocorrendo em rios, riachos, lagos e rios de cavernas no sul da América do Sul (BOND-BUCKUP et al., 2008; SANTOS et al., 2012, 2014), desde Claraval, Brasil (BUENO et al., 2007) até a Ilha Duque de York, Chile (OYANEDEL et al., 2011). Os eglídeos alimentam-se de detritos foliares e insetos aquáticos imaturos, e vivem embaixo de pedras e de folhas do substrato dos cursos d'água (SANTOS et al., 2008).

Todas as espécies de *Aegla* apresentam dimorfismo sexual, com machos apresentando corpos e quelípodos maiores (BUENO et al., 2000; COLPO et al., 2005; CASTIGLIONI et al., 2006; TREVISAN; SANTOS, 2012), e se engajando em encontros agonísticos com mais frequência (AYRES PERES et al., 2011). Para a transferência de esperma durante a cópula, o macho adota uma posição de supino e segura a fêmea em direção ao seu corpo com os quelípodos (ALMERÃO et al., 2010). Então, o maior tamanho corporal em machos permite maior desenvolvimento dos processos espinhosos frontais para reduzir os danos durante confrontos agonísticos. Da mesma forma, o maior cefalotórax permite maior desenvolvimento dos músculos torácicos associados com a mobilidade e força dos quelípodos e pereiópodos (RHODES, 1986). No entanto, a função do armamento ainda não é bem entendida. Palaoro et

al. (2013) estudaram a modulação da agressividade de machos de *Aegla longirostri* durante a competição por fêmeas, verificando que as lutas são mais curtas e menos intensas na presença de fêmeas sexualmente maduras. Já Siqueira et al. (2013) verificaram que a fêmea dessa espécie é quem faz a escolha do parceiro e a preferência é por machos maiores. Uma vez que o armamento não é usado nos combates para obtenção de fêmeas maduras, é possível que sua função seja atrair parceiras.

Com isso, o objetivo desse trabalho foi investigar se os quelípodos de *Aegla longirostri* são órgãos sexualmente selecionados e para isso verificamos: 1) se os sexos investem diferentemente no tamanho e forma dos quelípodos; 2) se os quelípodos dos machos de quatro populações diferem quanto ao tamanho e forma e 3) se os quelípodos apresentam maior variação do que uma estrutura aparentemente não relacionada com o desempenho sexual dos animais, ou seja, o pereiópodo-2. Nossa hipótese é de que haverá dimorfismo sexual e entre populações, em tamanho e forma, bem como espera-se que o pereiópodo seja menos variável em tamanho e forma que os quelípodos.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo: neste trabalho foram utilizadas quatro áreas de estudo: (i) tributário 1 do Rio Vacacaí-Mirim, município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil (29°40'13''S; 53°45'44''W); (ii) tributário 2 do Rio Vacacaí-Mirim, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil (29°39'49''S; 53°44'34''W); (iii) tributário do Rio Divisa, São João do Polêsine, RS, Brasil (29°39'07.60''S; 53°31'45.72''W); (iv) Cascata do Mezzomo, Silveira Martins, RS, Brasil (29°37'44''S; 53°35'59''W) (Figura 1). No decorrer do texto, tais áreas serão denominadas P1, P2, P3 e P4, respectivamente.

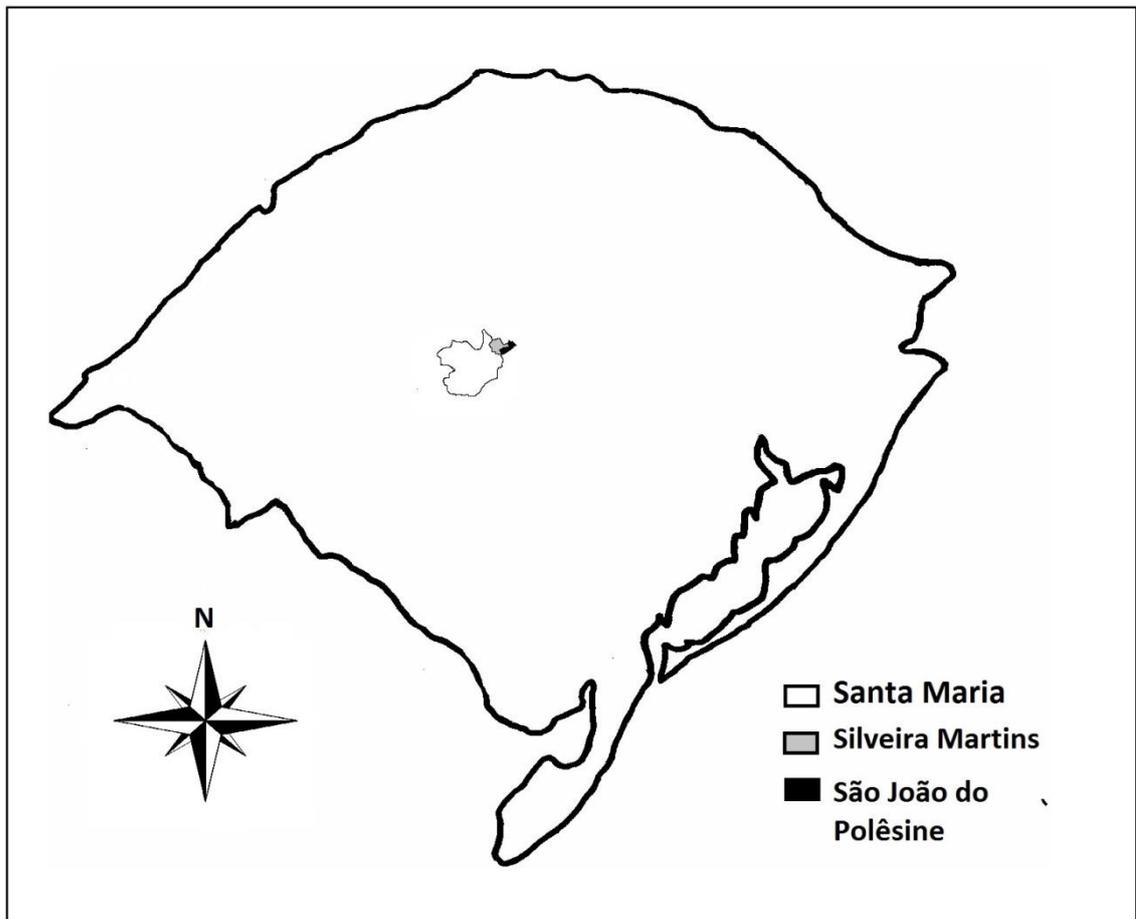


Figura 1- Mapa do Rio Grande do Sul, Brasil, mostrando as três cidades onde foram amostrados os indivíduos de *Aegla longirostri*.

As coletas foram realizadas nos meses de abril, maio e junho de 2013 e 2014. Para verificar a qualidade da água, foram registrados os fatores abióticos (turbidez, condutividade elétrica, total de sólidos dissolvidos, total de oxigênio dissolvido e temperatura) de cada rio, utilizando o medidor multiparâmetro Horiba (Tabela 1).

Tabela 1- Descrição dos fatores abióticos de cada área de estudo

Arroio	Turbidez (NTU)	Condutividade elétrica (ms/cm)	Sólidos Dissolvidos (g/L)	Oxigênio dissolvido (mg/L)	Temperatura (°C)
P1	23,9	0,066	0,043	10,49	15,13
P2	44,6	0,058	0,038	15,24	13,81
P3	47,8	0,038	0,025	12,77	15,39
P4	72,4	0,033	0,022	10,14	12,88

Morfometria geométrica: para verificar se os quelípodos são órgãos selecionados sexualmente, foi utilizada a morfometria geométrica com o intuito, primeiramente, de analisar se há dimorfismo sexual, ou seja, para ficar claro se há um investimento diferencial no armamento entre os sexos e, posteriormente, verificar se os armamentos possuem formatos diferentes entre as populações. Para isso, foram utilizados 117 indivíduos machos das quatro populações (P1= 29, P2= 37 P3= 23, P4= 28) citadas acima e 45 fêmeas de duas populações (P1= 25, P2= 20). Foram utilizadas fêmeas de apenas duas populações, pois o objetivo não era avaliar a diferença populacional, e sim, verificar o dimorfismo sexual. Utilizando uma câmera digital Sony HDR-CX560, os quelípodos (direito e esquerdo) e o segundo pereiópodo esquerdo foram fotografados sempre na mesma posição, em vista frontal e mantendo a mesma distância focal (15 cm). Devido ao arredondamento dos quelípodos dos eglídeos, os exemplares foram posicionados sobre massa de modelar, a qual possibilitou a estabilidade e padronização das imagens.

O programa TPSDIG (ROHLF, 2005a) foi utilizado para colocar 5 landmarks (1-5) do tipo II, que são extremidades de processos e máximos de curvaturas de estruturas (BOOKSTEIN, 1991), e 7 semilandmarks (6-11) que são pontos do tipo III, ou seja, pontos de borda determinados por critérios extrínsecos, em cada quelípodo (Figura 2-A). Os semilandmarks são importantes para quantificar a forma dos apêndices nos locais em que faltam pontos homólogos claros. Os semilandmarks foram plotados utilizando-se uma grade padronizada sobreposta em cada foto. A grade era posicionada com suas extremidades passando pelos pontos homólogos 1 e 5. Os semilandmarks foram marcados nos locais onde as linhas internas cortavam as bordas dos apêndices. Segue a descrição de cada marco anatômico: (1) extremidade anterior do dedo fixo do quelípodo; (2) base do dedo fixo; (3)

porção distal da base da crista palmar, próxima à articulação com o dátilo; (4) ponto interno da articulação entre a palma e o carpo; (5) ponto externo da articulação entre a palma e o carpo; (6-11) pontos equidistantes de contorno entre os pontos 1 e 5.

O mesmo programa foi utilizado para colocar 9 landmarks do tipo II (1-9) e 4 semilandmarks do tipo III (10-13) no pereiópodo. A grade foi posicionada com suas extremidades passando pelos pontos 2, 3, 4, 5 e 9. Os semilandmarks foram marcados onde as linhas cortavam as bordas dos apêndices (Figura 2-B). Segue a descrição de cada marco anatômico: (1) extremidade anterior do dátilo do pereiópodo-2; (2 e 3) extremidade posterior do dátilo; (4 e 5) extremidade posterior do própodo; (6) extremidade próxima à articulação com o própodo; (7) extremidade próxima à articulação com o carpo; (8 e 9) extremidade posterior do carpo; (10-13) pontos equidistantes de contorno entre os pontos 2 e 4; e 4 e 9.

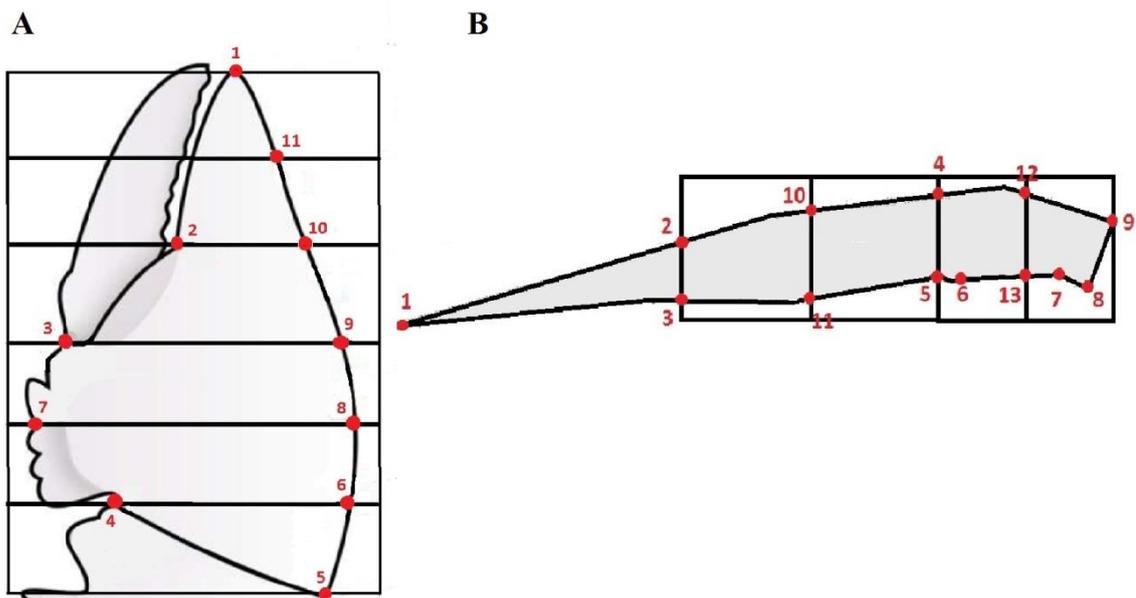


Figura 2- A) Posição dos landmarks (1, 2, 3, 4 e 5) e semilandmarks (6, 7, 8, 9, 10 e 11) na vista frontal do quelípodo direito em *Aegla longirostri*. Os landmarks foram posicionados nos mesmos lugares no quelípodo esquerdo. Figura adaptada de TUMELERO; FORNEL, 2014. B) Posição dos landmarks (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 9) e semilandmarks (10, 11, 12 e 13) na vista lateral do pereiópodo esquerdo em *Aegla longirostri*.

Quando os landmarks de um indivíduo são combinados, eles formam uma coleção de coordenadas que quantificam o tamanho e a curvatura dos apêndices, que representa a forma da estrutura completa. Essas coordenadas foram então submetidas a uma Análise Generalizada de Procrustes (ROHLF; SLICE, 1990) para remover todas as variações que não são de formato (isto é, posição, orientação, e tamanho). Esta técnica alinha todos os espécimes

em um sistema comum de coordenadas usando o centroide (centro geométrico) de coordenadas de cada indivíduo como origem. As coordenadas de cada indivíduo são, então, escalonadas em uma unidade comum de tamanho, enquanto mantém a distância proporcional entre as coordenadas. Finalmente, todas as coordenadas de cada indivíduo são rotadas para minimizar as diferenças entre os quadrados entre landmarks correspondentes de indivíduos diferentes (GOWER, 1975; ROHLF; SLICE, 1990). Usando o programa TPSRelw (ROHLF, 2005b) foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) e de *Relative Warps* (RW) nas coordenadas dos landmarks para examinar as maiores tendências da variação da forma dos quelípodos.

Dimorfismo sexual: Primeiramente, foram analisados os quelípodos e pereiópodos de machos e fêmeas das populações P1 e P2 (N machos: 66, N fêmeas: 45) com o intuito de verificar se há um investimento diferencial nos apêndices entre os sexos. O tamanho do centroide (TC) foi comparado através do teste de Wilcoxon e a forma dos apêndices através de MANOVA. As análises foram feitas para os quelípodos esquerdo e direito separadamente. Aplicou-se uma PCA entre os sexos utilizando os dois primeiros escores como eixos para verificar a variação da forma entre os quelípodos e entre os sexos. Com os dados dos quelípodos, foi realizada uma ANCOVA utilizando a Distância de Procrustes (DP) como variável resposta, o TC como covariável independente e o sexo como fator de interesse.

Entre populações: o TC dos quelípodos e do pereiópodo foi comparado entre os machos das quatro populações através de ANOVA com Tukey *post hoc*. Para comparar a forma das estruturas, novamente foi utilizada MANOVA.

Para as análises estatísticas de dimorfismo sexual e entre populações, e obtenção dos gráficos foi utilizado o programa R (R CORE TEAM, 2011) com nível de significância de 5% e as bibliotecas MASS (VENABLES; RIPLEY, 2002) e stats (R CORE TEAM, 2009). A biblioteca *Rmorph* foi utilizada para análises envolvendo morfometria geométrica (BAYLAC, 2008).

Morfometria tradicional: os coeficientes alométricos foram estimados para cada população usando as regressões dos maiores eixos reduzidos (RMA) nos valores dos traços transformados em log. Os valores dos traços calculados foram as medidas de tamanho corporal (CC = comprimento cefalotorácico), de artículos dos quelípodos (direito – QD e esquerdo - QE) e do 2º pereiópodo esquerdo (CPD = comprimento do própodo direito, CPE =

comprimento do própodo esquerdo, APD = altura do própodo direito, APE = altura do própodo esquerdo, CP = comprimento do pereiópodo). Da RMA, extrairam-se o intercepto e a inclinação. Utilizou-se a RMA ao invés da regressão dos mínimos quadrados ordinários (OLS) porque a OLS atribui todos os erros medidos ao Y e então superestima a verdadeira inclinação alométrica (BONDURIANSKY, 2007a).

Quando um traço é fortemente correlacionado com o tamanho corporal, as diferenças observadas na variação do traço entre grupos pode resultar de: (i) diferenças na variação do tamanho corporal; (ii) diferenças na inclinação da relação alométrica entre o traço de interesse e o tamanho corporal (inclinações mais acentuadas = maior desvio padrão); (iii) diferenças na variação traço-espécie entre grupos (EBERHARD et al., 1998). Portanto, foram utilizados dois indicadores para avaliar a variação do traço independente da variação no tamanho corporal: o Coeficiente de Variação ($CV = \text{desvio padrão} / \text{média}$) e a Dispersão Alométrica ($DA = CV_{\text{traço}} [1-r^2] * 0,5$; $r = \text{coeficiente de correlação}$), que mede o coeficiente de variação para um traço mantendo o tamanho corporal constante (EBERHARD et al., 1998; COTTON et al., 2004a,b). Essa medida de variação do traço dá a dimensão da variação do traço independente do tamanho, mas só pode ser usada quando o “r” é significativo (EBERHARD et al., 1998).

Após a obtenção dos dados, realizou-se uma ANOVA entre as medidas lineares dos traços (CPD, CPE e CP) usando o intercepto, a inclinação, o CV e a DA, separadamente, com teste Tukey *post hoc* pra ver quais apêndices diferiram. Também realizaram-se ANOVAs substituindo os valores de CPD e CPE por APD e APE.

Potencial competitivo: para verificar a intensidade da competição por recursos em cada área, delimitou-se um trecho de 140 m de comprimento, subdividido em sete subáreas de dez metros, com um espaçamento de dez metros entre si. Com isso, realizaram-se três dias de trabalho de campo para mensurar as seguintes variáveis:

Densidade populacional: Para avaliar a densidade de cada população, no primeiro dia de campo foram colocadas 4 armadilhas do tipo covo em cada subárea. No dia seguinte, os indivíduos capturados foram sexados, mensurados (CC= comprimento cefalotorácico, CPE e CPD = comprimento do própodo esquerdo e direito) e então marcados com tinta atóxica na superfície dorsal da carapaça e foram soltos novamente. Os indivíduos também foram capturados com puçá, para que a amostragem dos animais menores fosse possível. As armadilhas foram recolocadas e retiradas na próxima manhã (3º dia), seguindo assim o

método de captura e recaptura (BEGON, 1979). Para calcular a densidade das populações, foi utilizada a estimativa de Petersen: $N = r \cdot n / m$, sendo: (N) estimativa do tamanho populacional; (r) número de animais marcados no primeiro dia; (n) número de animais coletados no segundo dia; (m) número de animais recapturados com marcas. Posteriormente, os valores foram divididos pela extensão do trecho, de forma a obter o número de indivíduos por m².

Razão sexual adulta: após o esforço total de amostragem (puçá e armadilha), foram contabilizados todos os indivíduos adultos de cada população. A razão entre o número de machos pelo número de fêmeas gerou a razão sexual de cada população.

Biomassa de macroinvertebrados: para a coleta de macroinvertebrados, utilizou-se amostrador do tipo surber em três pontos distribuídos aleatoriamente dentro de cada uma das sete subáreas. Após a coleta, o material obtido foi trazido ao laboratório, para triagem, secagem em estufa a 60 °C e por fim, pesagem do material. O peso dividido pela área gerou o valor da biomassa para cada subárea.

Matéria orgânica particulada (MOP): seguiu os mesmos procedimentos da coleta de macroinvertebrados, no entanto, o foco foram as folhas presentes nos rios.

Densidade de abrigos: utilizando a área determinada pelo surber, quantificamos o número de rochas maiores que 40 mm em cinco pontos dentro de cada subárea, dividimos pela área do trecho, obtendo sua densidade.

A densidade de abrigos, a MOP e a biomassa de macroinvertebrados foram comparadas através de teste T entre as duas populações que apresentaram as formas mais extremas dos quelípodos.

RESULTADOS

Dimorfismo sexual: o teste de Wilcoxon mostrou que o TC do QD não difere significativamente entre os sexos ($W = 739$; $p = 0,00788$), nem mesmo a forma ($F = 0,82265$; $p = 0,6079$). Já o QE difere entre os sexos no TC ($W = 684$; $p = 0,027$) e na forma ($F = 3,12$; $p =$

0,0019). O pereiópodo, por sua vez, não difere quanto ao TC ($W= 766$; $p= 0,123$), mas difere quanto à forma ($F= 3,60$; $p= 0,005$). Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 66,2% e 11,84% da variação da forma dos quelípodos direito e esquerdo (Figura 3). Após analisarmos as formas consenso de cada sexo e de cada quelípedo (Figura 3), ficou clara a distinção entre as formas dos quelípodos esquerdos entre os sexos. As deformações são associadas com mudanças na largura do própodo e no comprimento e largura do dedo.

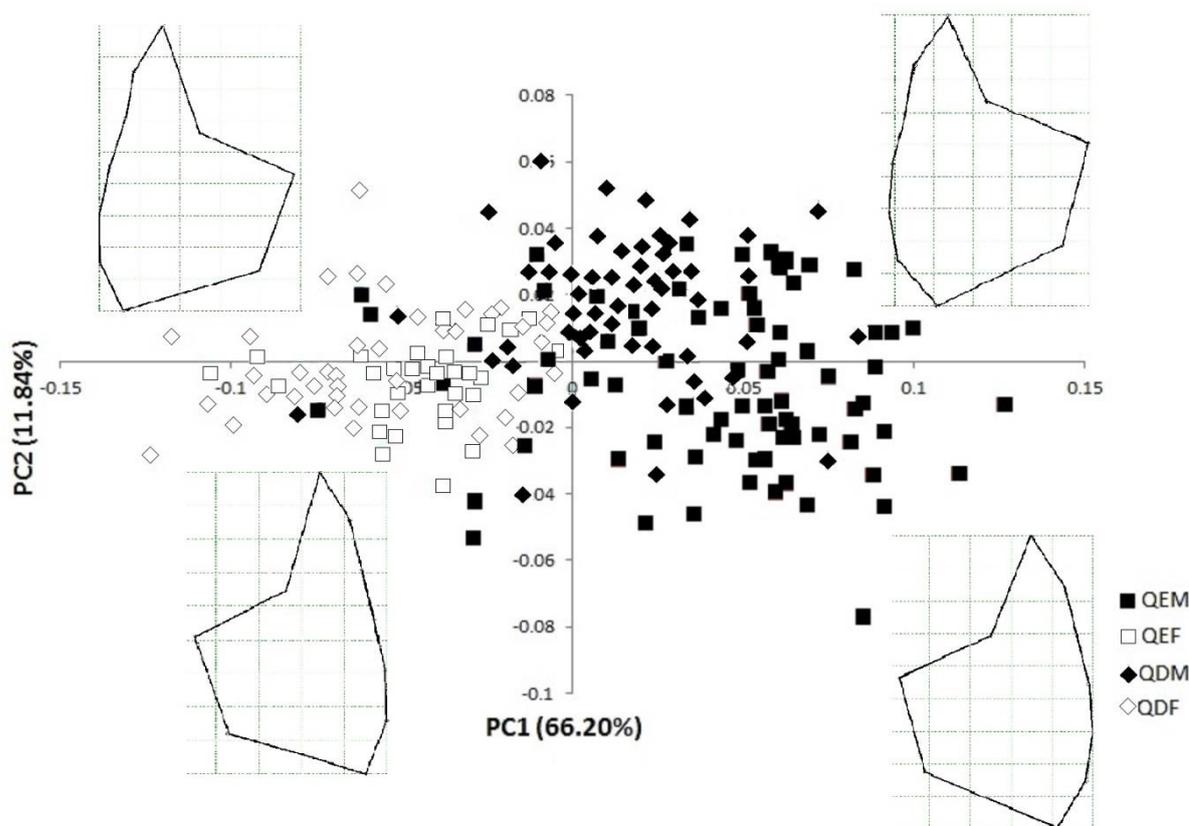


Figura 3- Resultados da análise de componentes principais mostrando a relação entre os dois primeiros eixos, ressaltando a diferença entre os quelípodos direito e esquerdo entre os sexos juntamente com a forma consenso de cada quelípedo de *A. longirostri*. QEM = quelípedo esquerdo dos machos; QEF = quelípedo esquerdo das fêmeas; QDM= quelípedo direito dos machos; QDF= quelípedo direito das fêmeas

A ANCOVA entre os quelípodos esquerdo e direito dos machos mostrou interação significativa entre os quelípodos e o TC ($F= 14,385$; $p= 0,000229$) (Figura 4). O mesmo teste para as fêmeas não apresentou interação significativa entre os quelípodos e o TC ($F= 1,206$; $p= 0,277$) (Figura 5).

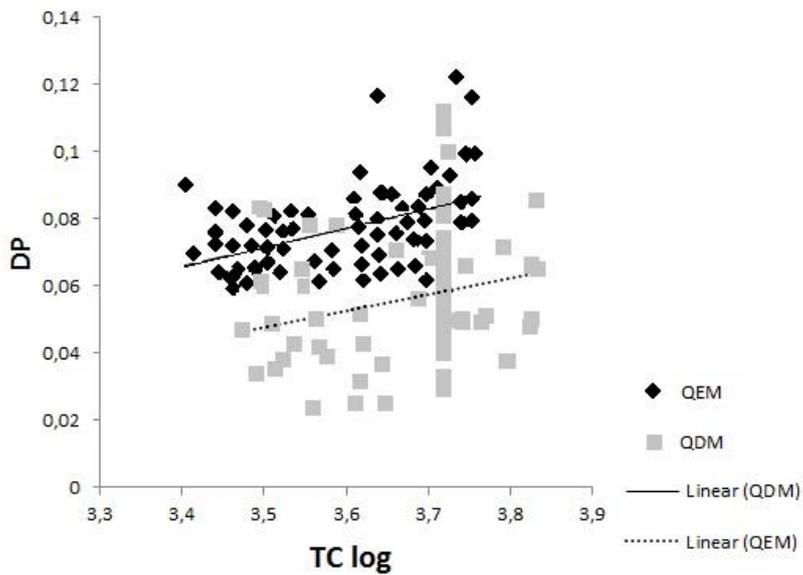


Figura 4- Gráfico da ANCOVA mostrando a interação entre o Tamanho do Centroide (TC) e a Distância de Procrustes (DP) dos quelípodos esquerdo e direito dos machos de *A. longirostri*.

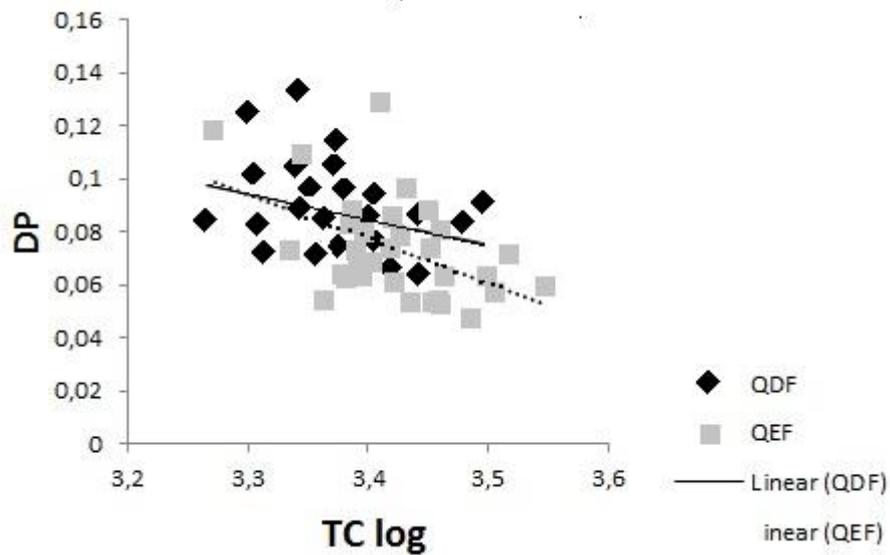


Figura 5- Gráfico da ANCOVA mostrando que não há interação entre o Tamanho do Centroide (TC) e a Distância de Procrustes (DP) dos quelípodos esquerdo e direito das fêmeas de *A. longirostri*.

Populações: o TC do QD diferiu significativamente entre as quatro populações ($F=7,854$; $p=8,31e-05$), sendo que a P2 difere de P3 e de P4, já as outras populações não apresentam diferença (Tabela 2) (Figura 6). A forma do QD também difere entre as populações ($F=307,3$; $p=2,427e-11$), exceto entre a P1 e P2 ($F=0,72298$; $p=0,6994$). Para o

QE, o TC também diferiu significativamente ($F= 8,774$; $p= 2.8e-05$) sendo que P2 difere das demais populações e as outras não diferem entre si (Tabela 2) (Figura 6). A forma do QE também difere entre as populações ($F= 307,3$; $p= 3,42e-11$), exceto entre a P1 e P2 ($F= 1,0364$; $p= 0,4262$). O TC do pereiótipo das quatro populações também difere ($F= 9,619$; $p= 1,05e-05$), sendo que a P2 difere das demais populações e as outras não apresentando diferenças (Tabela 2) (Figura 6). A forma do pereiótipo também difere entre as 4 populações ($F= 307,3$; $p < 2,2e-16$).

Tabela 2- Teste Tukey HSD post hoc mostrando as diferenças do TC dos apêndices entre as populações de *Aegla longirostri*

Populações	p (QD)	p (QE)	p (P)
P1 e P2	0,8453023	0,0189090	0,0274812
P1 e P3	0,1134933	0,9845899	0,5746589
P1 e P4	0,0953348	0,2359205	0,2022951
P2 e P3	0,0186357	0,0112345	0,0006526
P2 e P4	0,0000412	0,0000159	0,0000191
P3 e P4	0,5085299	0,4821065	0,9354893

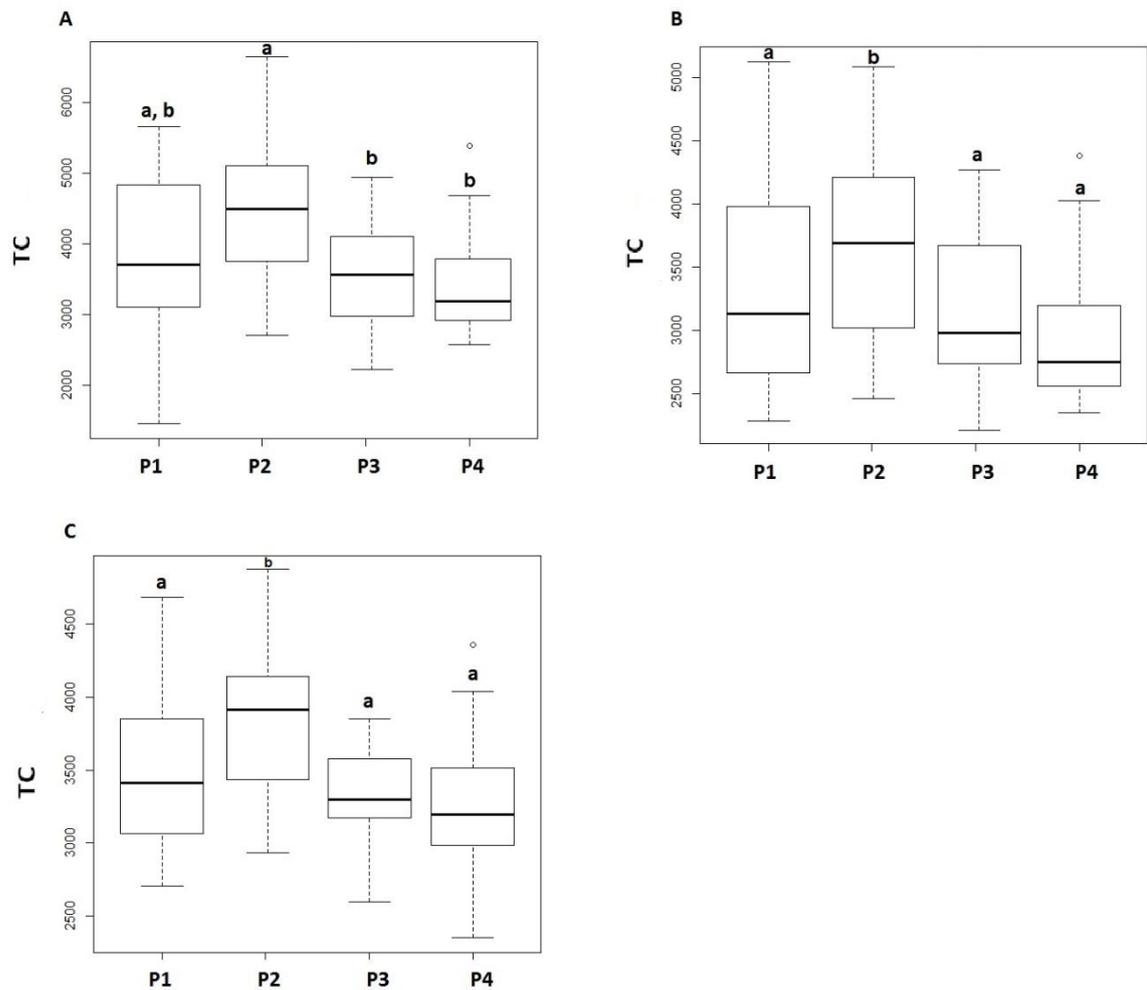


Figura 6- Boxplot com o TC para as quatro populações de *A. longirostri*. A) quelípodo direito, B) quelípodo esquerdo e C) pereiópodo. Letras diferentes representam diferença significativa.

Dados os resultados das análises de dimorfismo sexual, ficou claro que os quelípodos esquerdos são os únicos alvos do dimorfismo e, por isso, os *relative warps* foram analisados para estes apêndices dos machos das quatro populações (Figura 7). Juntamente com a análise das formas consenso de cada população (Figura 8), ficou clara a distinção entre as formas dos quelípodos das populações 2 e 4. Já as populações 1 e 3 apresentam formas intermediárias entre os formatos dos quelípodos da P2 e P4. Então, os *Relative Warps* foram analisados para estas populações que mostraram as formas mais extremas. A discriminação evidente entre essas duas populações mostrou que a população 2 ocupa, preferencialmente, os escores negativos dos eixos de RW1 e RW2 enquanto a população 4 ocupa, preferencialmente, os escores positivos. Ao longo do eixo de forma RW1 as deformações são associadas com

mudanças na largura do própodo. Já no eixo RW2 as deformações são associadas com mudanças no comprimento e largura do dedo (Figura 9).

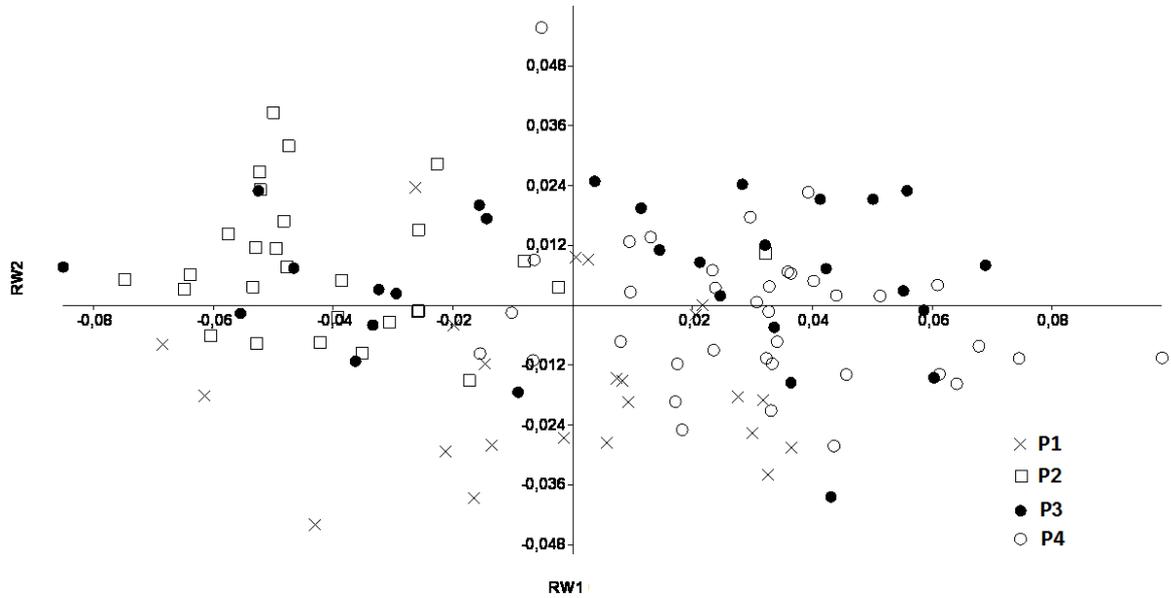
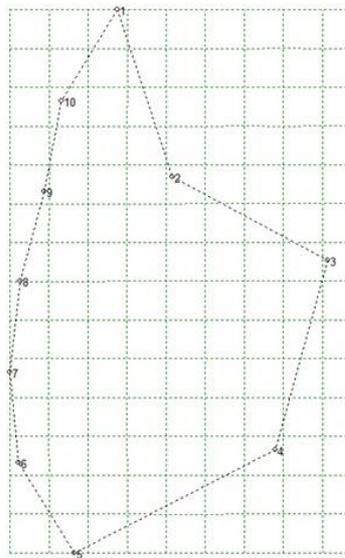
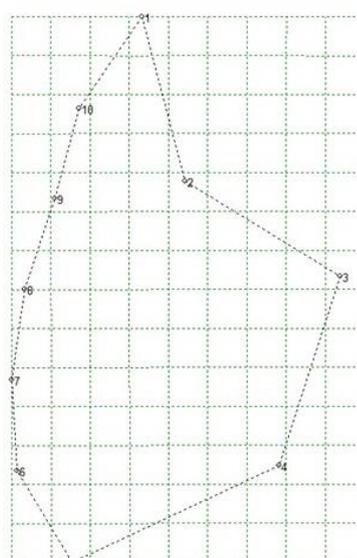


Figura 7- Gráfico de dispersão dos dois primeiros eixos dos *Relative Warps* dos quelípodos esquerdos dos machos das quatro populações de *A. longirostri*.

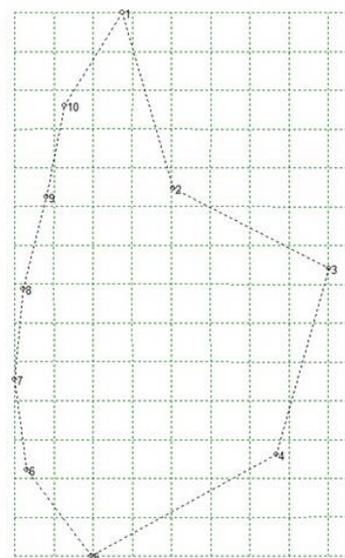
P1



P2



P3



P4

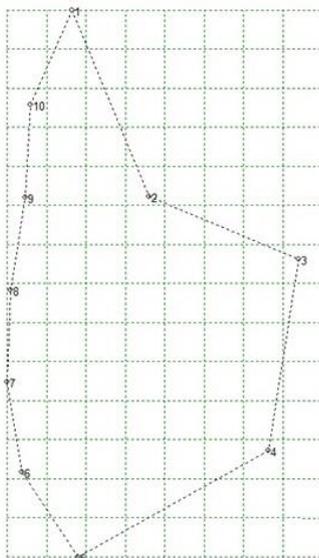


Figura 8- Forma consenso do QE dos machos de cada população de *A. longirostri*.

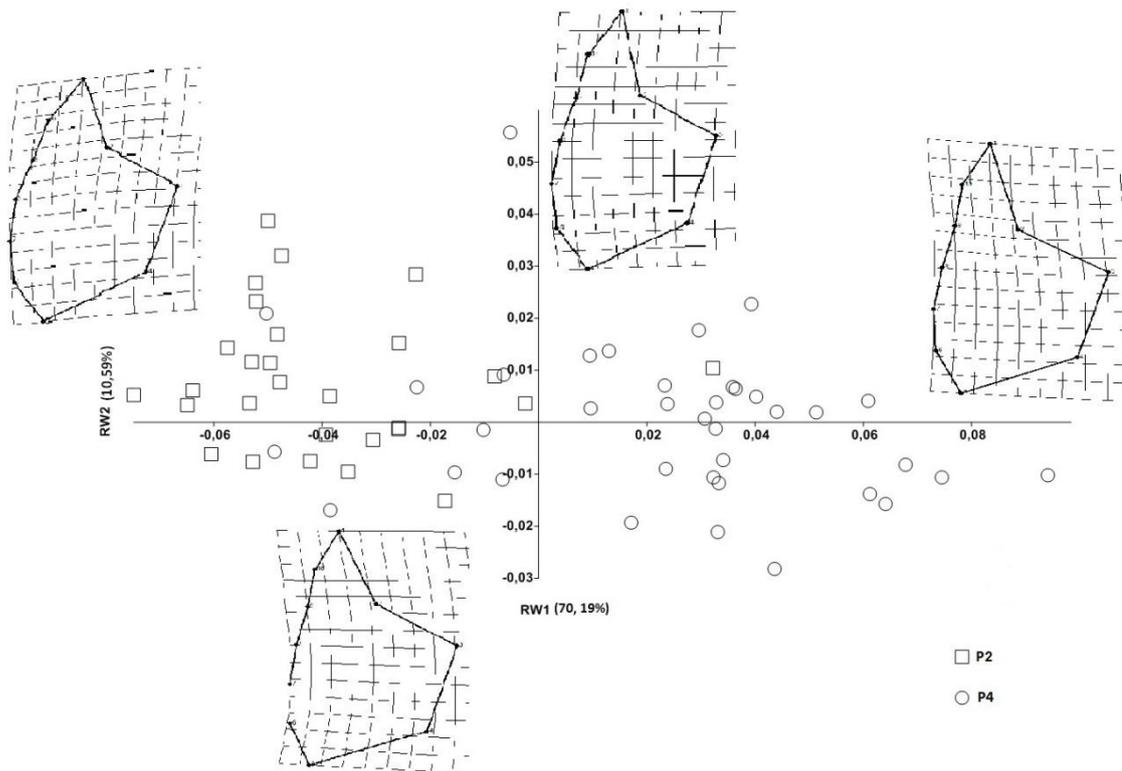


Figura 9- Gráfico de dispersão dos dois primeiros eixos dos *Relative Warps* que descrevem mudanças na forma do própodo e do dedo do QE entre as populações 2 e 4 de *A. longirostri*. As grades de transformação visualizam a deformação representada pelas redes de placas finas dos escores extremos dos RW relativos ao consenso.

Morfometria tradicional: A ANOVA que utilizou o CPD, o CPE e o CP como fatores mostrou diferença significativa entre os apêndices no intercepto ($F= 4,051$; $p= 0,0325$), inclinação ($F= 7,367$; $p= 0,00377$) e CV ($F= 6,322$; $p= 0,00709$) (Figura 10) mas não na DA ($F= 0,154$; $p= 0,858$). A segunda ANOVA que utilizou o APD, o APE e o CP como fatores mostrou diferença significativa na inclinação ($F= 9,908$; $p= 0,000932$) e no CV ($F= 13,7$; $p= 0,000156$) (Figura 11) mas não no intercepto ($F= 1,001$; $p= 0,384$) e na DA ($F= 1,621$; $p= 0,222$) dos apêndices (Tabela 3) .

Tabela 3- Teste Tukey HSD post hoc mostrando as diferenças entre os apêndices no intercepto, inclinação e CV

Apêndices	p (intercepto)	p (inclinação)	p (CV)
CPE-CPD	0,9621252	0,8151709	0,8912833
CPE-CP	0,0445792	0,0047276	0,0095199
CPD- CP	0,0436150	0,0189406	0,0263303
APE- APD		0,9978363	0,9998508
APE-CP		0,0023562	0,0005028
APD- CP		0,0027292	0,0005227

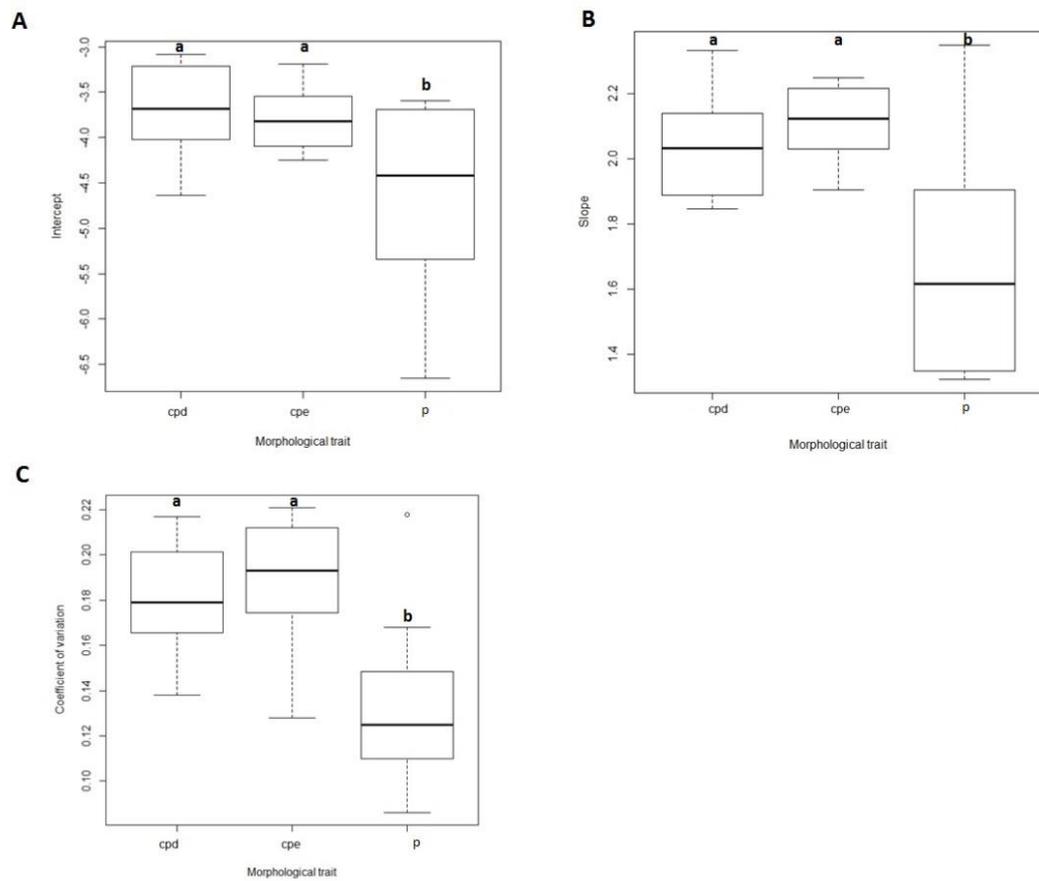


Figura 10- Boxplot com A) intercepto, B) inclinação e C) coeficiente de variação, entre o CPD, CPE e CP de *A. longirostri*. Letras diferentes representam diferença significativa.

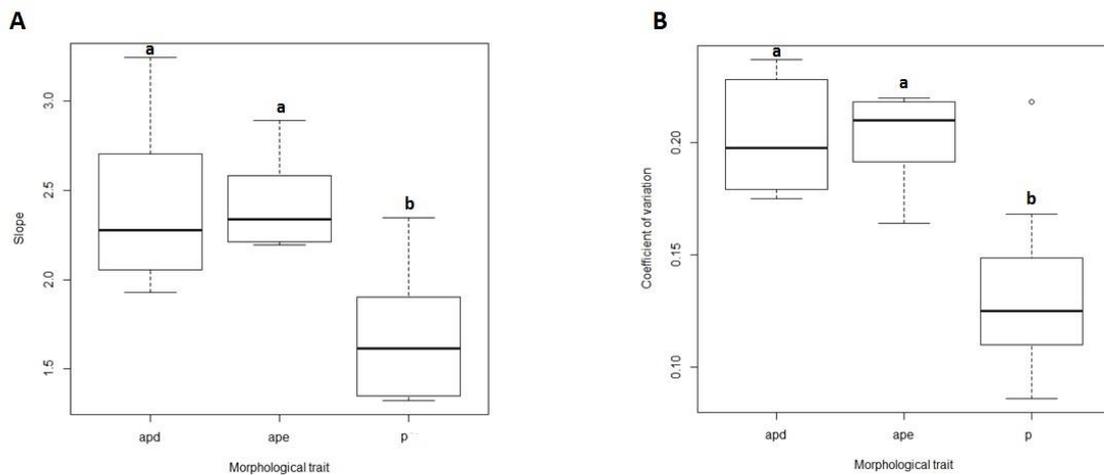


Figura 11- Boxplot mostrando A) a inclinação e B) o coeficiente de variação, entre o APD, APE e CP de *A. longirostri*. Letras diferentes denotam diferença significativa.

Potencial competitivo: O teste T mostrou diferença significativa na densidade de rochas dos arroios entre P2 e P4 ($Z= 4,6226$; $p= <0,0001$), mas não apresentou diferença entre a biomassa de macroinvertebrados ($T= 0,359$; $p= 0,7271$) e a MOP ($T= 0,0343$; $p= 0,9733$) (Tabela 4).

Tabela 4- Densidade de rochas, biomassa de macroinvertebrados e biomassa de matéria orgânica particulada (MOP) em cada arroio

Arroio	Densidade de Rochas > 40mm	Biomassa de Macro-invertebrados (gramas)	Biomassa de MOP (gramas)
P1	598,21	0,0234	17,850
P2	273,21	0,0159	4,044
P3	379,46	0,0211	5,014
P4	691,66	0,0190	4,346

Tabela 5- Densidade populacional e razão sexual das quatro populações amostradas de *A. longirostri*

População	Densidade populacional (indivíduos.m ²)	Razão Sexual (M:F)
P1	111,5	1,36:1
P2	29,33	1,97:1
P3	5,18	1,23:1
P4	20,33	1,03:1

DISCUSSÃO

Como Schmitt (1942: 446) apontou, “Em *Aegla*, a fêmea...é definitivamente o sexo mais fraco, e, mesmo se alcançar um tamanho tão grande, nunca é distintamente desenvolvido quanto um macho correspondente. Isso é particularmente verdade para os quelípodos”. Porém, em *A. longirostri*, ficou claro que o dimorfismo se dá no quelípodo esquerdo, uma vez que o TC e a forma do quelípodo esquerdo diferem estatisticamente entre os sexos, mas não diferem quanto ao quelípodo direito. Além disso, como visto na ANCOVA, há interação entre o TC e os quelípodos dos machos, mas o mesmo não ocorre nos quelípodos das fêmeas. Ou seja, os machos investem diferentemente nos seus quelípodos, mas as fêmeas não.

Esses resultados vão ao encontro do que foi visto nos machos do gênero *Uca*, os quais tem um quelípodo menor usado para alimentação e um quelípodo maior usado para sinalização e luta. No entanto, em muitas espécies, normalmente, há um número similar de machos com quelípodos esquerdos e direitos maiores. Já as fêmeas tem dois quelípodos pequenos que assemelham-se ao quelípodo menor dos machos (ROSENBERG, 2002). Assim como em *Uca*, já é de conhecimento geral que os eglídeos possuem heteroquelia, sendo o quelípodo esquerdo, normalmente, maior que o direito, e geralmente associado com atividades reprodutivas (HEBBLING; RODRIGUES, 1977; VIAU et al., 2006; BUENO; SHIMIZU, 2009). Como visto por Viau et al. (2006), *A. uruguayana* usa o quelípodo maior para proteger a fêmea de outros machos; enquanto a alimentação, limpeza e outras atividades são associadas ao quelípodo menor (TREVISAN; SANTOS, 2012).

A teoria prevê que a seleção sexual agindo em machos favorecerá o exagero dos traços-alvo dos machos se os indivíduos com maiores traços alcançam maior sucesso de

acasalamento (DARWIN, 1874). Isso leva à evolução de dimorfismo sexual, assim os traços sexuais dos machos são absolutamente ou relativamente maiores do que os traços homólogos das fêmeas. Entretanto, a teoria também sugere que os traços alvos de seleção sexual devem evoluir alta dependência da condição, uma forma de plasticidade de desenvolvimento que liga a medida de expressão do traço à quantidade de recursos metabólicos disponíveis ao indivíduo, otimizando a compensação entre viabilidade e reprodução (MCALPINE, 1979; ANDERSSON, 1982, 1986; NUR; HASSON, 1984; ROWE; HOULE, 1996). Essa predição se aplica a qualquer traço exagerado por seleção sexual, incluindo sinais, armamentos ou outros dispositivos empregados na competição sexual (BONDURIANSKY, 2007b).

Ao analisarmos os dados apenas dos machos das quatro populações, notamos uma clara distinção entre os quelípodos dos machos da população 2 e 4. A população 1 não diferiu da população 2, talvez devido à proximidade da localização, sugerindo que, na prática, ambas comporiam uma única população. Já a forma dos quelípodos da população 3 mostrou-se um intermediário entre as formas extremas das populações 2 e 4. Os RW 1 e 2 mostraram que as deformações nos quelípodos são acompanhadas por modificações na largura e comprimento do própodo quelar e do dedo fixo. A população 2 possui própodos e dedos mais curtos e mais largos, os quais são completamente opostos aos própodos e dedos da população 4, mais longos e estreitos.

Essas diferenças na forma podem ser explicadas pela função designada para cada quelípodo. O uso do quelípodo como armamento deve favorecer um própodo e apódema relativamente grandes e dedos curtos para alcançar uma grande vantagem mecânica. Em contraste, o uso da quela como sinal, especialmente na sinalização repetitiva “claw waving” para atrair fêmeas, deve favorecer dedos relativamente longos e um própodo menor para reduzir o músculo e a massa exoesquelética (TAYLOR, 2001). Ao alongar o dedo desproporcionalmente relativo ao tamanho do própodo, os machos produzem um sinal conspicuo visualmente com um custo relativamente baixo. Entretanto, seguindo esse design para função sinal, conforme o quelípodo cresce, o comprimento do dedo aumenta mais do que a altura, e assim, a vantagem mecânica do quelípodo diminui (LEVINTON; ALLEN, 2005). Então, a seleção sexual para função sinal resulta em quelípodos que tornam-se relativamente mais fracos conforme eles tornam-se mais longos comparados aos quelípodos desenhados para manter uma vantagem mecânica constante (DENNENMOSE; CHRISTY, 2012).

Com base nessas informações, sugerimos que a forma do quelípodo da população 2 seja adaptada para funcionar como armamento, o que pode estar associado à competição no ambiente em que vivem. Essa população possui a maior razão sexual (aproximadamente 2

machos para cada fêmea) e menor densidade de abrigos, o que pode explicar a necessidade do armamento. Devido à alta competição por fêmeas e abrigos, e à alta densidade de coespecíficos, os machos dessa população precisam disputar recursos entre si, o que gera a necessidade de um quelípodo forte e robusto. Traços que fazem os indivíduos melhor competidores estarão sob forte seleção em populações de alta densidade (CALSBEEK, 2009).

Por outro lado, a população 4 possui uma razão sexual equilibrada (1:1), a maior densidade de abrigos e densidade de coespecíficos menor que a população 2. Ou seja, a competição por recursos é fraca e os combates não devem ser tão frequentes. No entanto, ainda há a necessidade de atrair as fêmeas, mas com a alta densidade de abrigos e o número menor de fêmeas, os encontros podem não ocorrer frequentemente. Para tornarem-se mais conspícuos, pode ser que os machos dessa população tenham investido nos quelípodos diferenciadamente, tornando-os sinalizadores. Porém, apesar da função de sinalização, não é conhecido para essa espécie o comportamento de “claw waving” citado anteriormente.

Caranguejos com quelípodos maiores e mais fortes devem ter uma vantagem seletiva, porque esses indivíduos tem acesso a uma maior variedade de tipos e tamanhos de presa, e também porque há menos risco de danos nos quelípodos quando atacam presas de qualquer tamanho (JUANE; HARTWICK, 1990; JUANES, 1992; JUANES; SMITH 1995, PALMER et al., 1999, TAYLOR et al., 2000). Limites máximos do tamanho dos quelípodos podem ser ajustados pelos custos metabólicos de manutenção ou substituição, ou por restrições alométricas associadas com o declínio da tensão muscular conforme o tamanho dos quelípodos aumentam (TAYLOR 2000, 2001). Em adição, é sabido que a longevidade do macho pode declinar devido a maior atração dos predadores e parasitas (GRAY; CADE 1999), ou pelos altos custos energéticos dos displays sexuais (VEHRENCAMP et al., 1989). Com isso, machos com maiores traços pagam maiores custos e devem viver por períodos mais curtos de tempo (JENNIONS, 2001).

Logo, se não há a necessidade de tornar o quelípodo um armamento, não há a necessidade de pagar um custo tão alto. Então, é provável que a população 4 tenha essa forma simplesmente para os machos tornarem-se evidentes com um baixo custo energético. Já a disponibilidade de alimentos de cada arroio, nesse caso, não deve interferir nas diferenças encontradas em tamanho e forma entre as duas populações, uma vez que os testes estatísticos não mostraram diferença significativa na biomassa de macroinvertebrados e de matéria orgânica particulada.

Já a ausência de dimorfismo sexual (tamanho e forma) no quelípodo direito sugere que as diferenças encontradas no quelípodo direito e no pereiópodo entre os machos estão sujeitas

a outros fatores. Por exemplo, a ausência de dimorfismo sexual no tamanho da carapaça sugere que a carapaça não é um traço sexual secundário e sim, está sujeita a fatores como *status* nutricional, disponibilidade de comida e fatores genéticos (TZENG, 2004; ANASTASIADOU et al., 2009, TREVISAN et al., 2012). Logo, as diferenças encontradas nos quelípodos direito e pereiópodo dos machos das quatro populações deve estar associadas às diferenças na sua função e na competição do ambiente em que vivem.

Embora potencialmente todos os traços possam ser afetados pela condição em alguma medida, é esperado que TSS tenham maior sensibilidade à condição do que traços métricos comuns (BONDURIANSKY, 2007b). Uma predição da hipótese de “handicap” é que os ornamentos sexuais são altamente variáveis, mais do que os traços não sexuais (PRICE et al., 1993). Uma vez que a condição exibe alta variação, é esperado que traços ornamentais exibam alta variação relativa a traços não sexuais cuja expressão não é (ou é menos) dependente da condição (ROWE; ROULE, 1996; DAVID et al., 2000, COTTON et al., 2004a). Conseqüentemente, é esperado que a seleção sexual nos traços dos machos resulte na evolução do dimorfismo sexual dependente da condição, onde a variação na expressão do traço entre indivíduos machos (mas não em fêmeas) reflete a variação na condição. Logo, o dimorfismo sexual e a dependência da condição são biologicamente e conceituavelmente inseparáveis porque o dimorfismo resulta quase inteiramente da dependência da condição (BONDURIANSKY, 2007b).

Estudos comparativos prévios tem indicado que os traços sexuais são mais variáveis do que os traços não sexuais medidos usando o coeficiente de variação, o qual controla a variação para o tamanho do traço (ALATALO et al., 1988; POMIANKOWSKI; MOLLER, 1995; FITZPATRICK, 1997). Além do CV, nós também investigamos a variação do ornamento com propriedades alométricas (inclinação, intercepto e dispersão alométrica) dos apêndices, as quais corroboraram o maior investimento nos TSS. Como visto em nossos resultados, os quelípodos diferem do pereiópodo quanto ao CV, inclinação e intercepto, sendo estas medidas sempre maiores nos prováveis TSS e não diferindo entre os quelípodos direito e esquerdo. Bem como visto em outro estudo com o “besouro rinoceronte”, *Trypoxylus dichotomus*, o tamanho dos TSS (chifres, neste caso) é altamente variável entre indivíduos e mais sensível a manipulações na dieta do que outros traços não sexuais (por exemplo, asas, élitros e pernas) (JOHNS et al., 2014).

Com base em todos os resultados obtidos nesse trabalho, concluímos que os quelípodos esquerdos dos machos de *Aegla longirostri* são traços selecionados sexualmente e mostram plasticidade fenotípica uma vez que a) há um claro investimento dos machos na

forma e no tamanho do quelípodo esquerdo diferentemente das fêmeas; b) os quelípodos dos machos de diferentes populações estão sujeitos às condições do ambiente em que vivem e c) apresentam maior variação que o pereiópodo.

CONCLUSÃO

Os resultados mostraram que há um dimorfismo sexual claro com relação ao quelípodo esquerdo dos machos, diferindo em tamanho e forma entre os sexos. Já os quelípodos direitos não diferem entre os sexos, nem em tamanho nem em forma; e os machos investem diferentemente entre seus quelípodos, mas o mesmo não ocorre com as fêmeas. Esses resultados revelaram que o quelípodo esquerdo é um traço selecionado sexualmente, pois há um claro investimento apenas dos machos nesse apêndice. Esse investimento diferencial está relacionado à escolha da fêmea, pois é sabido que em *Aegla longirostri*, é a fêmea que faz a escolha do parceiro.

Houve diferença também, de forma e tamanho, de ambos os quelípodos e pereiópodos entre os machos das quatro populações. As diferenças do quelípodo esquerdo podem estar associadas ao ambiente em que vivem e à função que o quelípodo deve desempenhar nesse ambiente. Quelípodos robustos, com dedos e própodos curtos, agem como armamentos; já quelípodos com dedos e própodos estreitos e alongados agem como sinalizadores. Essas funções diferentes são desencadeadas pela competição no ambiente e, conseqüentemente, pela condição do portador.

Já as diferenças de forma e tamanho do quelípodo direito e do pereiópodo devem estar associada a outros fatores, como: status nutricional, disponibilidade de comida e fatores genéticos. Ou seja, as diferenças encontradas nesses apêndices não selecionados sexualmente devem estar associadas às diferenças na sua função e na competição do ambiente em que vivem.

Além disso, a morfometria tradicional revelou que os traços selecionados sexualmente são mais variáveis que o pereiópodo, mas não diferem entre si quanto a variação. Traços selecionados sexualmente são altamente dependentes da condição do portador e variam muito mais que traços não selecionados sexualmente, o que foi corroborado em nosso estudo.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida a AFS e AVP, e bolsa de produtividade para SS e MBS. Aos colegas do Grupo de Estudos em Biodiversidade Aquática pelas ajudas nas coletas, especialmente ao colega Marcelo Crivellaro. Ao Dr. Rodrigo Fornel e à Jamile Bubadué pela ajuda com a morfometria geométrica. E ao Dr. Glauco Machado pela sugestão de pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, D.C.; ROHLF, F.J.; SLICE, D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. **Italian Journal of Zoology**. 71: 5-16, 2004.

ALATALO, R.V.; HÖGLUND, J.; LUNDBERG, A. Patterns of variation in tail ornament size in birds. **Biological Journal of Linnean Society**. 34: 363–374, 1988.

ALMERÃO, M.; BOND-BUCKUP, G.; M. DE S. MENDONÇA JR. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglididae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology**. 28: 87-94, 2010.

ANASTASIADOU, C.; LIASKO, R.; LEONARDOS, I.D. Biometric analysis of lacustrine and riverine populations of *Palaemonetes antennarius* (H. Milne Edwards, 1837) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from north-western Greece. **Limnologica**. 39: 244-254, 2009.

ANDERSSON, M. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. **Biological Journal of the Linnean Society**. 17: 375–393, 1982.

ANDERSSON, M. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. **Evolution**. 40: 804–816, 1986.

ANDERSSON, M. **Sexual selection**. In: J. R. Krebs & T. CluttonBrock, eds. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1994.

AYRES-PERES, L.; ARAÚJO, P.B; SANTOS, S. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglididae). **Journal of Crustacean Biology**. 31 (3): 379-388, 2011.

BADYAEV, A.V. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. **Trends in Ecology and Evolution**. 17: 369–378, 2002.

BARRÍA, E.M.; SEPÚLVEDA, R.D.; JARA, C.G. Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from Central-Southern Chile: interspecific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation. **Journal of Crustacean Biology**. 31 (2): 231-239, 2011.

BEGON, M. **Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists**. University Park Press, Baltimore, MD. 1979.

BERGLUND, A.; BISAZZA, A.; PILASTRO, A. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. **Biological Journal of the Linnean Society**. 58: 385–399, 1996.

BOND-BUCKUP, G. et al. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. **Hydrobiologia**. 595 (1): 267-273, 2008.

BONDURIANSKY, R.; ROWE, L. Sexual selection, genetic architecture, and the condition dependence of body shape in the sexually dimorphic fly *Prochyliza xanthostoma* (Piophilidae). **Evolution**. 59:138–151, 2005.

BONDURIANSKY, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. **Evolution**. 61: 838–849, 2007a.

BONDURIANSKY, R. The Evolution of Condition-Dependent Sexual Dimorphism. **The American Naturalist**. 169 (1): 9-19, 2007b.

BOOKSMYTHE, I.; SCHWANZ, L.E.; KOKKO, H. The complex interplay of sex allocation and sexual selection. **Evolution**. 67-3: 673–678, 2013.

BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmark data**. Geometry and biology. NY: Cambridge University Press. 1991.

BRADBURY, J.W.; VEHRENCAMP, S.L. **Principles of animal communication**. 2nd ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc. 2011.

BROWN, S.C.; CASSUTO, S.; LOOS, R.W. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. **Journal of Zoology**. 188: 143–159, 1979.

BUENO, A.A.P.; BOND-BUCKUP, G.; BUCKUP, L. Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt, em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zooloogia**. 17 (1): 51-60, 2000.

BUENO, S. L. S.; SHIMIZU, R. M.; ROCHA, S.S. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**. 27 (4): 553-559, 2007.

BUENO, S. L. S.; SHIMIZU, R. M. Reproductive biology and functional maturity infemales of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**. 28: 652-662, 2009.

BUSSIÈRE, L. F.; HUNT, J.; STOLTING, K. N.; JENNIONS, M. D.; BROOKS, R. Mate choice for genetic quality when environments vary: suggestions for empirical progress. **Genetica**. 134: 69–78, 2008.

BUTLER, M.A.; SAWYER, S.A.; LOSOS, J.B. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. **Nature**. 447: 202-20, 2007.

CALSBEEK, R. Experimental evidence that competition and habitat use shape the individual fitness surface. **Journal of Evolutionary Biology**. 22:97–108, 2009.

CASTIGLIONI, D.S.; BARCELOS, D.F.; SANTOS, S. Crescimento de *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. 23: 408- 413, 2006.

CAVALCANTI, M.J.; MONTEIRO, L.R.; LOPES, P.R.D. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei). **Zoological Studies**. 38: 287–294, 1999.

CLAVERIE, T.; SMITH, I.P. Functional significance of an unusual chela dimorphism in a marine decapod: specialization as a weapon? **Proceedings of the Royal Society of London B**. 274: 3033–3038, 2007.

CLAVERIE, T.; SMITH, I.P. Allometry and sexual dimorphism in the chela shape in the squat lobster *Munida rugosa*. **Aquatic Biology**. 8: 179 187, 2010.

COLPO, K.D.; OLIVEIRA, L.R.; SANTOS, S. Population biology of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from Ibicuí-Mirim river, Itaara, RS, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**. 25: 495 – 499, 2005.

COLLINS, P.A.; GIRI, F.; WILLINER, V. Sexual maturity and ontogenetic shape variations in the freshwater anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Decapoda, Aeglidae). **Invertebrate Reproduction and Development**. 52: 113-119, 2008.

COTHRAN, R.D.; JEYASINGH, P.D. Condition dependence of a sexually selected trait in a crustacean species complex: importance of the ecological context. **Evolution**. 64 (9): 2535–2546, 2010.

COTTON, S.; FOWLER, K.; POMIANKOWSKI, A. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? **Proceedings of Royal Society of London B**. 271: 771–783, 2004a.

COTTON, S.; FOWLER, K.; POMIANKOWSKI, A. Condition dependence of a sexual ornament size and variation in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (DIPTERA: DIOPSIDAE). **Evolution**. 58(5): 1038–1046, 2004b.

DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex**. London: John Murray. 1st ed. 1871.

DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex**. London: John Murray. 2d ed. 1874.

DAVID, P et al. Condition-dependent signalling of genetic variation in stalked flies. **Nature**. 406: 186–188, 2000.

DENNENMSER, S.; CHRISTY, J.H. The design of a beautiful weapon: compensation for opposing sexual selection on a trait with two functions. **Evolution**. 67 (4): 1181-1188, 2012.

EBERHARD, W. G. et al. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in 20 species of insects and spiders. **Evolution**. 52: 415–431, 1998.

ELNER, R. W.; HUGHES, R. N. Energy maximization in the diet of the shore crab *Carcinus maenas*. **Journal of Animal Ecology**. 47: 103-116, 1978.

EMLLEN, D.J. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. **Science**. 291: 1534–1536, 2001.

EMLLEN, D. J. The evolution of animal weapons. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. 39:387–413, 2008.

EMLLEN, D. J. et al. A Mechanism of Extreme Growth and Reliable Signaling in Sexually Selected Ornaments and Weapons. **Science**. 337: 860-864, 2012.

FITZPATRICK, S. Patterns of morphometric variation in bird's tails: length, shape and variability. **Biological Journal of the Linnean Society**. 62: 145–162, 1997.

GIRI, F.; COLLINS, P. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin. **Italian Journal of Zoology**. 71: 85-88, 2004.

GIRI, F.; LOY, A. Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. **Journal of Crustacean Biology**. 28(1): 37-45, 2008.

GOULD, J.L.; GOULD, C.G. Sexual selection: mate choice and courtship in nature. **Scientific American Library**, New York. 1997.

GOWER, J.C. Generalized Procrustes analysis. **Psychometrika**. 40: 33–51, 1975.

GRAY, D. A.; CADE, W.H. Sex, death and genetic variation: natural and sexual selection on cricket song. **Proceedings of the Royal Society of London B**. 266: 707-709, 1999.

HARTNOLL, R.G. **Growth**. p.III-196. In: L.G. ABELE (Ed.). The Biology of Crustacea. Embriology, morphology and genetics. New York, Academic Press New York, 440p, 1982.

HEBBLING, N. J.; RODRIGUES, W. Sobre uma nova espécie brasileira do gênero *Aegla* Leach, 1820 (Decapoda, Anomura). **Papéis Avulsos de Zoologia**. 30: 289-294, 1977.

HENDRY, A.P. et al. Possible human impacts on adaptive radiation: beak size bimodality in Darwin's finches. **Proceedings of the Royal Society B**. 273: 1887–1894, 2006.

HEPP, L.U. et al. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in Southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. **Journal of Crustacean Biology**. 32: 511-518, 2012.

JENNIONS, M.D.; MOLLER, A.P.; PETRIE, M. Sexually selected traits and adult survival: a meta-analysis. **The Quarterly Review of Biology**. 76(1): 3-36, 2001.

JOHNS, A. et al. Heightened Condition-Dependent Growth of Sexually Selected Weapons in the Rhinoceros Beetle, *Trypoxylus dichotomus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Integrative and Comparative Biology**. pp. 1–8. doi:10.1093/icb/icu041. 2014.

JUANES F.; HARTWICK, E.B. Prey size selection in Dungeness crabs: the effect of claw damage. **Ecology**. 71: 744–758, 1990.

JUANES, F. Why do decapod crustaceans prefer small sized molluscan prey? **Marine Ecology Progress Series**. 87: 239–249, 1992.

JUANES, F.; SMITH, L.D. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospects. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 193: 197–223, 1995.

KNELL, R.J.; FORTEY, R.A. Trilobite spines and beetle horns: sexual selection in the Paleozoic? **Biological Letters**. 1: 196–199, 2005.

KODRIC-BROWN, A.; SIBLY, R.M.; BROWN, J.H. The allometry of ornaments and weapons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 103: 8733–8738, 2006.

KOKKO, H.; JENNIONS, M. D.; BROOKS, R. Unifying and testing models of sexual selection. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. 37: 43–66, 2006.

LEIONEM, T.; CANO, J.; MERILA, J. Genetic basis of sexual dimorphism in the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. **Heredity**. 1–10, 2010.

LEVINTON, J.S.; ALLEN, B.J. The paradox of the weakening combatant: trade-off between closing force and gripping speed in a sexually selected combat structure. **Functional Ecology**. 19: 159–165, 2005.

MCALPINE, D. K. **Agonistic behavior in *Achias australis* (Diptera, Platystomatidae) and the significance of eyestalks.** Pp. 221–230. In: M. S. Blum and N. A. Blum (eds.). Sexual selection and reproduction competition in insects. Academic Press, New York. 1979.

MOONEY, K. A.; AGRAWAL, A. A. **Phenotypic plasticity.** Pp. 43-57 In: K. J. Tilmon (ed.). The evolutionary biology of herbivorous insects: Specialization, speciation, and radiation. University of California Press, Berkeley, CA, 2007.

NUR, N.; HASSON, O. Phenotypic plasticity and the handicap principle. **Journal of Theoretical Biology.** 110: 275–297, 1984.

OWENS, I.P.F.; SHORT, R.V. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: Implications for new theories of sexual selection. **Trends in Ecology & Evolution.** 10: 44–47, 1995.

OYANEDEL, A. et al. The Southernmost freshwater anomurans of the world: Geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology.** 31 (3): 396-400, 2011.

PALAORO, A.V.; AYRES-PERES, L.; SANTOS, S. Modulation of male aggressiveness through different communication pathways. **Behavioral Ecology and Sociobiology.** 67(2): 283-292, 2013.

PALMER, A.R.; TAYLOR, G.M.; BARTON, A. Cuticle strength and size-dependence of safety factors in Cancer crab claws. **Biological Bulletin.** 196: 281–294, 1999.

PETRIE, M. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. **Animal Behaviour.** 36: 1174–1179, 1988.

PETRIE, M. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? **Animal Behaviour.** 43: 173–175, 1992.

PHILLIPS, W.J.; CANNON, L.R.G. Ecological observations on the commercial sand crab *Portunus pelagicus* (L.), and its parasite, *Sacculina gruniferu* Boschma, 1973 (Cirripedia:Rhizocephala). **Journal of Fish Diseases.** 1: 137-149, 1978.

POMIANKOWSKI, A.; MÖLLER, A.P. A resolution of the lek paradox. **Proceedings of Royal Society of London B.** 260:21–29, 1995.

PRICE, T.; SCHLUTER, D.; HECKMAN, N.E. Sexual selection when the female directly benefits. **Biological Journal of Linnean Society**. 48: 187–211, 1993.

R DEVELOPMENT CORE TEAM: **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2011.

RADWAN, J. Maintenance of genetic variation in sexual ornaments: a review of the mechanisms. **Genetica**. 134: 113–127, 2008.

RHODES, W.R. A comparative study of thoracic and cheliped muscle asymmetry in male fiddler crabs (Genus: *Uca*). **Biological Bulletin**. 170: 335–349, 1986.

RITCHIE, M. G. Sexual selection and speciation. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**. 38: 79–102, 2007.

ROHLF, F.J.; SLICE, D.E. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Zoology**. 39: 40–59, 1990.

ROHLF, F.J. **TpsDig, digitize landmarks and outlines**, v. 2.05. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY. 2005a.

ROHLF, F.J. **TpsRelw, relative warps analysis**, version 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. 2005b.

ROSENBERG, M.S. Fiddler crab claw shape variation: A geometric morphometric analysis across the genus *Uca*. **Biological Journal of the Linnean Society**. 75(2): 147–162, 2002.

ROWE, L.; HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. **Proceedings of Royal Society of London B**. 263: 1415–1421, 1996.

RUFINO, M.M.; GASPAR, M.B.; PEREIRA, A.M.; VASCONCELOS, P. Use of shape to distinguish *Chamelea gallina* and *Chamelea striatula* (Bivalvia: Veneridae): linear and geometric morphometric methods. **Journal of Morphology**. 267: 1433–1440, 2006.

SANTOS et al. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Journal of Natural History**. 42(13-14): 1027-1037, 2008.

SANTOS, S. et al. Three new species of *Aegla* (Anomura) freshwater crabs from the Upper Uruguay River hydrographic basin in Brazil. **Journal of Crustacean Biology**. 32: 529-540, 2012.

SANTOS, S. et al. **The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura), with the description of a new species of *Aegla***. In: Yeo, Cumberlidge, Klaus (Eds.), pp.195-205. Advances in freshwater decapod systematics and biology. Edition 19. Koninklijke Brill. 2014.

SCHENK, S.C.; WAINWRIGHT, P. Dimorphism and the functional basis of claw strength in six brachyuran crabs. **Journal of Zoology**. 255: 105–119, 2001.

SCHMITT, W.L. The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. **Proceedings of the United States National Museum**. 91: 431-524, 1942.

SEED, R.; HUGHES, R.N. Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 193: 177–195, 1995.

SILVA, I.C.; PAULA, J. Is there a better chela to use for geometric morphometric differentiation in brachyuran crabs? A case study using *Pachygrapsus marmoratus* and *Carcinus maenas*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**. 88(5): 941-953, 2008.

SIMMONS, L.W.; TOMKINS, J.L. Sexual selection and the allometry of earwig forceps. **Evolutionary Ecology**. 10: 97–104, 1996.

SIQUEIRA, A.F.; PALAORO, A.V.; SANTOS, S. Mate preference in the neotropical freshwater crab *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura): does the size matter? **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**. 46(4): 219–227, 2013.

SLATKIN, M. Ecological causes of sexual dimorphism. **Evolution**. 38: 622–30, 1984.

SMITH, L.D.; PALMER, A. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. **Science**. 254: 710–712, 1994.

TAYLOR, G.M. Maximum force production: why are crabs so strong? **Proceedings of Royal Society of London B**. 267: 1475–1480, 2000.

TAYLOR, G.M.; PALMER, A.R.; BARTON, A.C. Variation in safety factors of claws within and among six species of *Cancer* crabs (Decapoda: Brachyura). **Biological Journal of the Linnean Society**. 70: 37–62, 2000.

TAYLOR, G.M. The evolution of armament strength: evidence for a constraint on the biting performance of claws of durophagous decapods. **Evolution**. 55: 550–560, 2001.

TREVISAN, A.; SANTOS, S. Morphological sexual maturity, sexual dimorphism and heterochely in *Aegla manuiinflata* (Anomura). **Journal of Crustacean Biology**. 32 (4): 519-527, 2012.

TREVISAN, A. et al. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). **Nauplius**. 20(1): 75-86, 2012.

TUMELERO, GW; FORNEL, R. Variação morfológica nas quelas de três espécies do gênero *Aegla* Leach 1820 do sul do Brasil. **Vivências: Revista Eletrônica de Extensão da URI, ISSN**. 1809-1636, 2014.

TZENG, T. D. Stock identification of sword prawn *Parapenaeopsis hardwichii* in the East China Sea and Taiwan Strait inferred by morphological variation. **Fisheries Science**. 70: 758-764, 2004.

VEHRENCAMP, S.L.; BRADBURY, J.W.; GIBSON, R.M. The energetic cost of display in male sage grouse. **Animal Behaviour**. 38: 885–896, 1989.

VIAU, V.E.; LÓPEZ GRECO, L.S.; BOND-BUCKUP, G.; RODRÍGUEZ, E.M. Size at onset of sexual maturity in anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). **Acta Zoologica** (Stockholm). 87: 253-264, 2006.

WARNER, G.F.; JONES, A.R. Leverage and muscle type in crab chelae. **Journal of Zoology**. 180: 57–68, 1976.

WARREN, I.; GOTOH, H.; DWORKIN, I.M.; EMLÉN, D.J., LAVINE, L.C. A general mechanism for conditional expression of exaggerated sexually-selected traits. **Bioessays**. 35: 889–99, 2013.

WORTHINGTON, A.M.; BERNS, C.M.; SWALLOW, J.G. Size matters, but so does shape: quantifying complex shape changes in a sexually selected trait in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). **Biological Journal of the Linnean Society**. 106: 104–113, 2012.

3 DISCUSSÃO

No primeiro artigo, os resultados foram diferentes do esperado, demonstrando mais uma vez como a família Aeglidae é um grupo singular. O comportamento antipredatório dos indivíduos foi ousado em relação às ameaças de predação, uma vez que, os animais não se retraíram ao sentirem-se ameaçados. Alteraram sim, o valor percebido do recurso, pois o abrigo foi escolhido mais vezes quando a ameaça de predação estava presente; porém, ao sentirem-se ameaçados aumentaram seus esforços de forrageamento. Saíram para se alimentar em um tempo menor quando estavam ameaçados e, quando a ameaça era de um predador heteroespecífico, ainda alimentaram-se por mais tempo. Poucos trabalhos trazem resultados similares a esse, pois, normalmente, os animais tornam-se cautelosos ao sentirem-se ameaçados, abrigo-se ou tornando-se imóveis. No entanto, as estratégias adaptativas são diferentes entre os grupos, conforme sua biologia e o ambiente que vivem. Os eglídeos são animais que vivem em ambientes de alta densidade e possuem altas taxas metabólicas. Logo, é necessário o investimento na obtenção de alimento, o que pode explicar o comportamento alimentar ousado mesmo na presença da ameaça de predação e mesmo quando não corriam risco de inanição. Essa estratégia também pode estar associada à morfologia especializada dos eglídeos. Além de realizarem o “tail-flip”, que é um mecanismo de fuga rápida, os eglídeos possuem quelípodos que podem conferir defesa contra os predadores.

Como visto no segundo artigo, os quelípodos são órgãos selecionados sexualmente e fenotipicamente plásticos, conferindo vantagens aos indivíduos conforme o ambiente em que vivem. Além de ficar claro o dimorfismo sexual com relação ao quelípodo esquerdo, demonstrado pelas diferenças de tamanho e forma desses apêndices entre os sexos, ambos os quelípodos dos machos diferem entre as populações. Essas diferenças estão associadas ao habitat em que vivem e às pressões de seleção a que estão sujeitos, ficando claro que os quelípodos são órgãos sensitivos ambientalmente e dependentes da condição do portador. A morfometria tradicional ajudou a corroborar a afirmação de que os quelípodos são órgãos selecionados sexualmente, pois mostrou que os quelípodos variam muito mais que os pereiópodos, o que era esperado uma vez que traços sexuais são mais sensitivos à condição do portador que traços métricos comuns.

4 CONCLUSÃO

Dada a escassez de conhecimento acerca do comportamento da Família Aeglidae, o estudo do comportamento antipredatório contribuiu para o preenchimento dessa lacuna. Este é o primeiro estudo analisando o comportamento de eglídeos sob risco de predação e, os resultados mostraram que, realmente, a família Aeglidae é um grupo interessante para estudos evolutivos, pois mais uma vez, mostrou-se ser singular. Diferente do esperado, os animais não se retraíram ao sentirem-se ameaçados e ainda aumentaram (ou mantiveram) seus esforços de forrageamento. É interessante notar que as estratégias adaptativas são diferentes para os grupos conforme sua biologia e o ambiente onde vivem. Da mesma forma, para estudos futuros, seria interessante verificar se o comportamento antipredatório das fêmeas e de juvenis segue o mesmo padrão.

O segundo artigo foi, da mesma forma, de extrema relevância, pois contribuiu para o conhecimento da família em termos de seleção sexual. Apenas, recentemente, foi revelado que é a fêmea da espécie que faz a escolha do parceiro, então esse estudo vem para acrescentar informações com relação ao comportamento reprodutivo do grupo. Ficou claro que os quelípodos esquerdos estão sob seleção sexual, mostrando plasticidade fenotípica conforme o sexo, condição do portador e o ambiente em que vivem. Nas últimas décadas, a morfometria geométrica vem sendo utilizada como uma ferramenta para entender a natureza da variação morfológica e sua utilidade, foi mais uma vez, exemplificada nesse estudo. Por outro lado, a morfometria tradicional ainda permanece como uma ferramenta essencial para integrar os resultados e ajudar a explicar a variedade de formas juntamente com a morfometria geométrica.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMERÃO, M. P.; FACCIONI-HEUSER, M.C.; BOND-BUCKUP, G. An ultrastructural study of tegumental glands of the fifth pereopods of *Aegla platensis* (Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**. 24 (4): 529-533, 2007.

ALMERÃO, M.; BOND-BUCKUP, G.; M. DE S. MENDONÇA JR. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology**. 28: 87-94, 2010.

- ANDERSSON, M. **Sexual selection**. In: J. R. Krebs & T. CluttonBrock, eds. Monographs in behavior and ecology. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1994.
- AQUILONI, L.; GHERARDI, F. Assessing mate size in the red swamp crayfish *Procambarus clarkii*: effects of visual versus chemical stimuli. **Freshwater Biology**. 53: 461- 469, 2008.
- AYRES-PERES, L.; ARAÚJO, P.B.; SANTOS, S. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**. 31 (3): 379-388, 2011.
- BAHAMONDE, N.; LÓPEZ, M.T. Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de el Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Investigaciones Zoológicas Chilenas**. 7: 19-58, 1961.
- BARRÍA, E.M.; SEPÚLVEDA, R.D.; JARA, C.G. Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from Central-Southern Chile: interspecific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation. **Journal of Crustacean Biology**. 31 (2): 231-239, 2011.
- BOND-BUCKUP, G.; BUENO, A. A. P.; KEUNECKE, K. A. Primeiro estágio juvenil de *Aegla prado* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 13 (4): 1049-1061, 1996.
- BOND-BUCKUP, G. **Família Aeglidae**. In: G. A. S. Melo (ed.), Manual de Identificação dos Crustáceos Decapoda de água doce do Brasil: 21-116. São Paulo: Editora Loyola. 2003.
- BOND-BUCKUP, G. et al. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. **Hydrobiologia**. 595 (1): 267-273, 2008.
- BONDURIANSKY, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. **Evolution**. 61: 838–849, 2007.
- BOOKSMYTHE, I.; SCHWANZ, L.E.; KOKKO, H. The complex interplay of sex allocation and sexual selection. **Evolution**. 67 (3): 673–678, 2013.
- BRAÑA, F. Shifts in body-temperature and escape behavior of female *Podarcis muralis* during pregnancy. **Oikos**. 66: 216–222, 1993.

BROWN, S.C.; CASSUTO, S.; LOOS, R.W. Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. **Journal of Zoology**. 188: 143–159, 1979.

BÜCKER, F. et al. Effect of environmental variables on the distribution of two freshwater crabs (Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**. 28 (2): 248-251, 2008.

BUENO, A. A. P.; BOND-BUCKUP, G. Dinâmica populacional de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. 17 (1): 43–49, 2000.

BUENO, S. L. S.; SHIMIZU, R. M.; ROCHA, S.S. Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark-recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, Southeastern Brazil. **Journal of Crustacean Biology**. 27 (4): 553-559, 2007.

BUTLER, M.A.; SAWYER, S.A.; LOSOS, J.B. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. **Nature**. 447: 202-209, 2007.

CASSINI, M. H. et al. Scale dependente analysis of an otter-crustacean system in Argentinian Patagonia. **Naturwissenschaften**. 96: 593-599, 2009.

CASTIGLIONI, D.S.; BARCELOS, D.F.; SANTOS, S. Crescimento de *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. 23: 408-413, 2006.

CHIVERS, D.P.; SMITH, R.J.F. Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. **Ecoscience**. 5: 338–352, 1998.

CHIVERS, D. P. et al. Threat-sensitive predator avoidance by slimy sculpins: understanding the importance of visual versus chemical information. **Canadian Journal of Zoology**. 79: 867-873, 2001.

CLAVERIE, T.; SMITH, I.P. Functional significance of an unusual chela dimorphism in a marine decapod: specialization as a weapon? **Proceedings of the Royal Society of London B**. 274: 3033–3038, 2007.

COLLINS, P.A.; GIRI, F.; WILLINER, V. Sexual maturity and ontogenetic shape variations in the freshwater anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Decapoda, Aeglidae). **Invertebrate Reproduction and Development**. 52: 113-119, 2008.

- COLPO, K.D; OLIVEIRA, L.R.; SANTOS, S. Population biology of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from Ibicuí-Mirim river, Itaara, RS, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**. 25: 495 – 499, 2005.
- DALOSTO, M.M.; SANTOS, S. Differences in oxygen consumption and diel activity as adaptations related to microhabitat in Neotropical freshwater decapods (Crustacea). **Comparative Biochemistry and Physiology**, part A. 160: 461-466, 2011.
- DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex**. Princeton University Press, Princeton, NJ. 1871
- DEUTCH, J.C. Colour diversification in Malawi cichlids: evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection? **Biological Journal of Linnean Society**. 62: 1–14, 1997.
- DILL, L. M.; GILLETT, J. F. The economic logic of the barnacle *Balanus glandula* (Darwin) hiding behaviour. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 153: 115-127, 1991.
- DILL, L.M.; FRASER, A.H.G. The worm returns: hiding behavior of a tube-dwelling marine polychaete, *Serpuzia uermiculata*. **Behavioral Ecology**. 8: 186-193, 1997.
- EMLEN, D. J. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. **Science**. 291: 1534–1536, 2001.
- ENDLER, J.A. A predators view of animal color patterns. **Evolutionary Biology**. 11: 319-364, 1978.
- ENDLER, J.A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. **Evolution**. 34:76–91, 1980.
- FORSMAN, A.; APPELQVIST, S. Visual predators impose correlated selection on prey color pattern and behavior. **Behavioral Ecology**. 9: 409–413, 1998.
- GHERARDI, F.; AQUILONI, L.; TRICARICO, E. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. **Current Zoology**. 58 (4): 567–579, 2012.

GILLIAM, J. F. **Hunting by the hunted: optimal prey selection by foragers under predation hazard.** In: Behavioural mechanisms of food selection (Hughes RN, ed). NATO ASI Ser G. 20:797-819, 1990.

GIRI, F.; COLLINS, P. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin. **Italian Journal of Zoology.** 71: 85-88, 2004.

GIRI, F.; LOY, A. Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. **Journal of Crustacean Biology.** 28(1): 37-45, 2008.

GOTCEITAS, V.; GODIN, J.G.J. **Effects of aerial and instream threat of predation on foraging by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*), in natural waters.** In: Production of Juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar*, in Natural Waters (Eds R.J. Gibson & R.E. Cutting), pp. 35–41. Canadian Special Publication on Fisheries and Aquatic Sciences, 118, 1993.

GRECO, L. S. L. et al. Juvenile hatching and maternal care in *Aegla uruguayana* (Anomura, Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology.** 24 (2): 309-313, 2004.

GRIFFITH, S.C.; OWENS, I.P.F.; BURKE, T. Environmental determination of a sexually selected trait. **Nature.** 400: 358-360, 1999.

HARTNOLL, R.G. **Growth**, p.III-196. In: L.G. ABELE (Ed.). The Biology of Crustacea. 2. Embriology, morphology and genetics. New York, Academic Press New York, 440p. 1982.

HAZLETT, B.A. Disturbance pheromones in the crayfish *Orconectes virilis*. **Journal of Chemistry Ecology.** 11: 1695-1711, 1985.

HAZLETT, B.A.; LAWLER, S. Responses to conspecific and heterospecific disturbance odours in the Australian crayfish *Euastacus armatus* and *Cherax destructor*. **Marine and Freshwater Behavioral Physiology.** 43: 197-202, 2010.

HENDRY, A.P.; GRANT, P.R.; GRANT, B.R.; FORD, H.A.; BREWER, M.J.; PODOS, J. Possible human impacts on adaptive radiation: beak size bimodality in Darwin's finches. **Proceedings of the Royal Society B.** 273, 1887–1894, 2006.

HEPP, L.U. et al. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in Southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. **Journal of Crustacean Biology.** 32: 511-518, 2012.

JOHANSSON, A.; ENGLUND, G. A predator-prey game between bullheads and case-making caddis larvae. **Animal Behaviour**. 50:785-792, 1995.

KOKKO, H. et al. The sexual selection continuum. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. 269: 1331- 1340, 2002.

KOKKO, H.; JENNIONS, M. D.; BROOKS, R. Unifying and testing models of sexual selection. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. 37: 43–66, 2006.

KOIVULA, K.; RYTKÖNEN, S.; ORELL, M. Hunger-dependency of hiding behaviour after a predator attack in dominant and subordinate Willow Tits. **Ardea**. 83: 397-404, 1995.

KORTET, R.; RANTALA, M.J.; HEDRICK, A. Boldness in anti-predator behaviour and immune defence in field crickets. **Evolutionary Ecology Research**. 9: 185–197, 2007.

LEE, SY. Cheliped size and structure: the evolution of a multifunctional decapod organ. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 193: 161-176, 1995.

LIMA, A.L.; DILL, L.M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**. 68: 619–640, 1990.

LOSOS, J. B. et al. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. **Evolution**. 52: 301–305, 2000.

LOSOS, J.B.; SCHOENER, T.W.; SPILLER, D.A. Predator-induced behavior shifts and natural selection in field experimental lizard populations. **Nature**. 432: 505–508, 2004.

MARCHIORI, A.B; BARTHOLOMEI-SANTOS, M.L.; SANTOS, S. Intraspecific variation in *Aegla longirostri* (Crustacea: Decapoda: Anomura) revealed by geometric morphometrics: evidence for ongoing speciation? **Biological Journal of the Linnean Society**. 2014.

MARTÍN, J.; LÓPEZ, P. Influence of habitat structure on escape tactics of the lizard *Psammmodromus algirus*. **Canadian Journal of Zoology**. 73: 129–132, 1995.

MARTÍN, J. Effects of recent feeding on locomotor performance of juvenile *Psammmodromus algirus* lizards. **Functional Ecology**. 10: 390–395, 1996.

MCLAUGHLIN, P.A.; LEMAITRE, R.; CRANDALL, K.A. **Annotated checklist of anomuran decapods crustacean of the world** (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheaidea) Part III- Aegloidea. *The Raffles Bulletin of Zoology*. 23: 131-137, 2010.

MERY, F. BURNS, J. Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*. 24 (3): 571-583, 2010.

MILLER, C.W.; EMLLEN, D.J. Across- and within-population differences in the size and scaling relationship of a sexually selected trait in *Leptoscelis tricolor* (Hemiptera: Coreidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 103: 209–215, 2010.

MOCZEK, A.P.; EMLLEN, D.J. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology*. 11: 27–37, 1999.

MOLLER, A.P.; NIELSEN, J.T. Prey vulnerability in relation to sexual coloration of prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 227–233, 1996.

OYANEDEL, A. et al. The Southernmost freshwater anomurans of the world: Geographic distribution and new records of Patagonian aeglids (Decapoda: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology*. 31 (3): 396-400, 2011.

PALAORO, A.V.; AYRES-PERES, L.; SANTOS, S. Modulation of male aggressiveness through different communication pathways. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 67(2): 283-292, 2013.

PARRA, C. A.; BARRÍA, E. M.; JARA, C. G. Behavioural variation and competitive status in three taxa of *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from two-community settings in Southern Chile. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 45 (2): 249-262, 2011.

PÉREZ-LOSADA, M. et al. Molecular systematics and biogeography of southern South American freshwater. *Systems Biology*. 53: 767-780, 2004.

PHILLIPS, W.J.; CANNON, L.R.G. Ecological observations on the commercial sand crab *Portunus pelagicus* (L.), and its parasite, *Sacculina gruniferu* Boschma, 1973 (Cirripedia:Rhizocephala). *Journal of Fish Diseases*. 1: 137-149, 1978.

POST, E. et al. Environmental variation shapes sexual dimorphism in red deer. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 96: 4467- 4471, 1999.

QVARNSTRÖM, A. Genotype-by-environment interactions in the determination of the size of a secondary sexual character in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). **Evolution**. 53: 1564-1572, 1999.

REQUENA, G. S. et al. Paternal care decreases foraging activity and body condition, but does not impose survival costs to caring males in a Neotropical arachnid. **PLoS ONE**. 7 (10): e46701, 2012.

RHODES, W.R. A comparative study of thoracic and cheliped muscle asymmetry in male fiddler crabs (Genus: *Uca*). **Biological Bulletin**. 170: 335–349, 1986.

RIECHERT, S.E.; HEDRICK, A.V. Levels of predation and genetically based anti-predator behaviour in the spider, *Agelenopsis aperta*. **Animal Behaviour**. 40: 679–687, 1990.

ROCHA, S.S.; SHIMIZU, R.M.; BUENO, S.L.S. Reproductive biology in females of *Aegla strinatii* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology**. 30(4): 589-596, 2010.

RYAN, M.J. **The Tungaru Frog: A Study in Sexual Selection and communication**. University of Chicago Press. 1985.

SANTOS et al. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Journal of Natural History**. 42 (13-14): 1027-1037, 2008.

SANTOS, S. et al. The Aeglidae of Uruguay (Decapoda, Anomura), with the description of a new species of *Aegla*. In: Yeo, Cumberlandidge, Klaus (Eds.), pp.195-205. *Advances in freshwater decapod systematics and biology*. Edition 19. Koninklijke Brill. 2014.

SCARRATT, AM; GODIN, JGJ. Foraging and antipredator decisions in the hermit crab *Pagurus acadianus* (Benedict). — *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 156: 225-238, 1992.

SCHMITT, WL. The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. **Proceedings of the United States National Museum**. 91: 431-524, 1942.

SHUSTER, S.M.; WADE, M.J. **Mating systems and strategies**. Princeton (NJ): Princeton University Press. 2003.

SIH, A. Forager uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. **American Naturalist**. 139: 1052–1069, 1992.

SIQUEIRA, A.F.; PALAORO, A.V.; SANTOS, S. Mate preference in the neotropical freshwater crab *Aegla longirostri* (Decapoda: Anomura): does the size matter? **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology**. 46 (4): 219–227, 2013.

SMITH, L.D.; PALMER, A. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. **Science**. 254: 710–712, 1994.

SNELL-ROOD, E. C. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. **Animal behaviour**. 85 (5): 1004–1011, 2013.

SOKOLOWICZ, C. C.; BOND-BUCKUP, G. & BUCKUP, L. Dynamics of gonadal development of *Aegla platensis* Schmitt (Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia**. 23 (4):1153-1158, 2006.

SOKOLOWICZ, C. C. et al. The gonads of *Aegla platensis* Schmitt (Decapoda, Anomura, Aeglidae): a macroscopic and histological perspective. **Acta Zoologica (Stockholm)**. 88: 71-79, 2007.

STAMPS, J.; GROOTHUIS, T. G. G. The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**. 85: 301–325, 2010.

TABORSKY, M.; OLIVEIRA, R. F.; BROCKMANN, H. J. **The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions**. In: *Alternative Reproductive Tactics*, ed. Rui F. Oliveira, Michael Taborsky, and H. Jane Brockmann. Published by Cambridge University Press. Cambridge University Press 2008.

TEODÓSIO, E. A. F. M. O; MASUNARI, S. Description of first two juvenile stages of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Anomura: Aeglidae). **Nauplius**. 12 (2): 73-80, 2007.

TREVISAN, A.; HEPP, L.U.; SANTOS, S. Abundância e distribuição de Aeglidae (Crustacea: Anomura) em função do uso da terra na bacia hidrográfica do Rio Jacutinga, Rio Grande do Sul, Brasil. **Zoologia**. 26 (3): 419-426, 2009.

TREVISAN, A.; MASUNARI, S. Geographical distribution of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Decapoda Anomura Aeglidae) and morphometric variations in male populations from Paraná State, Brazil. **Nauplius**, 18: 45-55, 2010.

TREVISAN, A.; SANTOS, S. Morphological sexual maturity, sexual dimorphism and heterochely in *Aegla manuinflata* (Anomura). **Journal of Crustacean Biology**. 32(4): 519-527, 2012.

TREVISAN, A. et al. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). **Nauplius**. 20(1): 75-86, 2012.

TRIVERS, R.L. **Parental investment and sexual selection**. In: Campbell B, editor. Sexual selection and the descent of man 1871–1971. Chicago (IL): Aldine; 136–179, 1972.

TUDGE, C. C. Endemic and enigmatic: the reproductive biology of *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) with observations on sperm structure. **Memoirs of Museum Victoria**. 60: 63-70, 2003.

TUMELERO, GW; FORNEL, R. Variação morfológica nas quelas de três espécies do gênero *Aegla* Leach 1820 do sul do Brasil. **Vivências: Revista Eletrônica de Extensão da URI**, ISSN 1809-1636, 2014.

VIAU, V.E.; LÓPEZ GRECO, L.S.; BOND-BUCKUP, G.; RODRÍGUEZ, E.M. Size at onset of sexual maturity in anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). **Acta Zoologica** (Stockholm) 87: 253-264, 2006.

WAINWRIGHT, P. C.; OSENBERG, C. W.; MITTELBAACH, G. G. Trophic polymorphism in the Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus* Linnaeus): effects of environment on ontogeny. **Functional Ecology**. 5: 40-55, 1991.

WARREN, I. et al. A general mechanism for conditional expression of exaggerated sexually-selected traits. **Bioessays**. 35: 889–99, 2013.

WEST-EBERHARDT, M. J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**. 20: 249-278, 1989.

WORTHINGTON, A.M.; BERNS, C.M.; SWALLOW, J.G. Size matters, but so does shape: quantifying complex shape changes in a sexually selected trait in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). **Biological Journal of the Linnean Society**. 106: 104–113, 2012.

YOUNG, R.L.; BADYAEV, A.V. Developmental plasticity links local adaptation and diversification in foraging morphology of shrews. **Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)**. 314B: 434-444, 2010.

ZUK, M.; KOLLURU, G.R. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. **The Quarterly Review of Biology**. 73: 415–438, 1998.