

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

**SELEÇÃO SEXUAL EM *AEGLA LONGIROSTRI*
(DECAPODA: ANOMURA): ESCOLHA DE PARCEIRO,
MEIOS DE COMUNICAÇÃO E EFEITOS NA
AGRESSIVIDADE**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Alexandre Varaschin Palaoro

Santa Maria, RS, Brasil.

2013

PPGBA/UFESM, RS

PALAORO, Alexandre Varaschin

Mestre

2013

**SELEÇÃO SEXUAL EM *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA:
ANOMURA): ESCOLHA DE PARCEIRO, MEIOS DE
COMUNICAÇÃO E EFEITOS NA AGRESSIVIDADE**

Alexandre Varaschin Palaoro

Dissertação apresentada ao curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria, RS, como requisito parcial para a obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas com ênfase em Biodiversidade Animal

Orientador: Dr. Sandro Santos

Santa Maria, RS, Brasil

2013

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

Palaoro, Alexandre Varaschin
Seleção sexual em AEGLA LONGIROSTRI (Decapoda:
Anomura): Escolha de parceiro, meios de comunicação e
efeitos na agressividade / Alexandre Varaschin Palaoro.-
2013.
70 p.; 30cm

Orientador: Sandro Santos
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2013

1. Ecologia comportamental 2. Aeglidae 3. Competição
por recurso I. Santos, Sandro II. Título.

© 2013

Todos os direitos autorais reservados a Alexandre Varaschin Palaoro. A reprodução das partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte.

Endereço: Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima, 1000, Bairro Camobi, Santa Maria, RS, Brasil. CEP 97105-900. E-mail: alexandre.palaoro@gmail.com

**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**

**SELEÇÃO SEXUAL EM *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA:
ANOMURA): ESCOLHA DE PARCEIRO, MEIOS DE COMUNICAÇÃO
E EFEITOS NA AGRESSIVIDADE**

elaborada por
Alexandre Varaschin Palaoro

Como requisito parcial para obtenção do grau de
Mestre em Ciências Biológicas com ênfase em Biodiversidade Animal

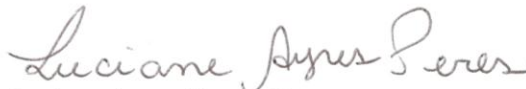
COMISSÃO EXAMINADORA:



Carla Bender Kotzian, Dra.
(Presidente)



Glauco Machado, Dr.
(USP – São Paulo, SP)



Luciane Ayres Peres, Dra.
(UFRGS – Porto Alegre, RS)

Santa Maria, 19 de fevereiro de 2013.

Agradecimentos:

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

Ao meu pai (Claudir Luiz Palaoro), minha mãe (Claudete Varaschin Palaoro) e meu irmão (Bruno Varaschin Palaoro), pela enorme paciência na minha criação, e porque sem eles, nada disso teria sentido.

Ao meu orientador, Dr. Sandro Santos, pela oportunidade e principalmente por ter acreditado em mim e me dado força quando nem eu mesmo acreditava.

Aos componentes da banca, Dra. Luciane Ayres Peres, Dr. Glauco Machado, Dra. Carla Bender Kotzian e Dra. Sonia Zanini Cechin pelo tempo cedido e valiosas sugestões.

À Gabriela Mezzomo Zemolin, por toda a força psicológica que é necessária para me aguentar em momentos nem sempre bons; por sempre me dar força, independente da situação e por estar sempre ao meu lado.

A todo pessoal do laboratório (Cris 1, Cris 2, Amanda, Marcelo 1, Marcelo 2, Aimée, Juliana, Gláucia, Diogo, Eduardo, Rodrigo, Beto e Jô) que de alguma maneira sempre me ajudaram, as vezes com uma simples risada, outras aguentando minhas piadas ruins e total falta de etiqueta social, e aquelas vezes em que simplesmente me aguentaram. Todos contribuíram significativamente para este longo e árduo trabalho, e saibam que meu agradecimento a vocês é enorme, pois proporcionar um ambiente de trabalho tão positivo, de amizade e de fácil convívio não é uma tarefa simples, e tenho certeza que sem vocês nada teria sido tão enriquecedor.

Ao casal, Beto e Joele, pelas longas conversas reflexivas (e às vezes nem tanto). Também agradeço por estarem sempre se preocupando comigo e sempre me auxiliando, até mesmo quando o carro apaga né Beto?

Ao grande amigo, companheiro de trabalho, e nôno oficial do laboratório: Marcelo Dalosto, pelos litros (ou kilos) de cafés tomados, conversas sobre experimentos e/ou artigos, sobre bobagens e muitas vezes pelas piadinhas igualmente infelizes, pelos quilogramas de gordura consumidos durante todo esse tempo (haja pastelão) que, de alguma maneira, não estão relacionadas ao nosso ganho de peso, pelas filmagens noturnas, incomensuráveis coletas, e, obviamente, pelo gigantesco número de livros emprestado. *Khef, ka, ka-tet.*

Não sou muito bom com palavras, mas espero que todos saibam que nunca serão esquecidos.

“Palavras são vento, e o vento sempre sopra na Muralha.”

- Jon Snow, 998º Senhor Comandante da Patrulha da Noite

RESUMO

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

SELEÇÃO SEXUAL EM *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA): ESCOLHA DE PARCEIRO, MEIOS DE COMUNICAÇÃO E EFEITOS NA AGRESSIVIDADE

Autor: Alexandre Varaschin Palaoro

Orientador: Dr. Sandro Santos

Data e local da defesa: Santa Maria, 19 de fevereiro de 2013

Este estudo envolveu dois experimentos que abordaram a escolha de parceiros, a competição por fêmeas maduras e os meios de comunicação utilizados pelos indivíduos de *Aegla longirostri*. No primeiro, machos desta espécie foram pareados conforme o tamanho corporal e dos quelípodos e, após uma semana de aclimação em laboratório, foram acomodados em lados opostos de um aquário dividido em três partes. No centro deste aquário foi inserido um recipiente que continha uma fêmea, conforme quatro tratamentos: Fimat, recipiente translúcido e perfurado que continha uma fêmea imatura (N = 10); FmatCV, igual ao anterior, porém com uma fêmea madura (N = 10); FmatV, recipiente sem perfurações, translúcido e com fêmea madura (N = 10); FmatC, recipiente perfurado, opaco e com fêmea madura (N = 10); NF = sem fêmea, recipiente vazio (N = 5). Então, os machos eram liberados e deixados para interagir por 20 min. Foram quantificados: o tempo dos três primeiros confrontos, tempo que os animais passaram em atos agressivos, tempo de latência, tempo que permaneceram próximos ao recipiente e o número de antenadas dividido pelo tempo de confronto. Com isso, foi observado que os machos possuem embates mais rápidos e menos intensos na presença de fêmeas maduras, independente do meio de comunicação. Porém, foram necessários ambos os estímulos para que o macho vencedor ficasse mais tempo próximo do recipiente, em um comportamento possivelmente de guarda. Logo, a fêmea pode estar controlando o estímulo que anuncia sua receptividade, liberando-o apenas quando o macho preferido está próximo, o que causa assimetria de informações entre os combatentes, fazendo com que o confronto termine mais cedo. Também foi demonstrada a importância de estímulos bimodais (químico + visual) para comportamentos reprodutivos, uma vez que na presença destes, o repertório apresentado foi mais complexo. Para verificar a escolha de parceiro pelos sexos de *A. longirostri*, foi utilizado outro design experimental que foi composto de três animais, sendo dois para serem escolhidos (“alvos”) e um para escolher (“discriminante”), dispostos em um aquário em Y, em quatro tratamentos: MD, macho adulto como animal discriminante e duas fêmeas, uma imatura e outra madura, como alvos (N = 8); FD, fêmea madura como discriminante e dois machos adultos, um grande e outro pequeno, como alvos (N = 7); Q, igual ao anterior, porém a fêmea poderia escolher baseada apenas em estímulos químicos dos alvos (N = 7); V, igual ao FD, porém a fêmea poderia escolher utilizando apenas os estímulos visuais dos alvos (N = 7). Os eglídeos eram aclimatados por 10 min e, após, o animal discriminante era liberado por 20 min; o tempo que este permanecia em cada corredor era quantificado e utilizado como índice de escolha. Os machos não realizaram escolha, porém houve muita variação de tempo permanecido no corredor que havia fêmea madura. Já as fêmeas só escolheram machos grandes quando este poderia liberar estímulos visuais e químicos concomitantemente. Portanto, a fêmea provavelmente controla a liberação dos químicos que indicam sua receptividade, por isso só alguns machos realizaram a escolha. Elas também necessitam de mais informações para escolher um parceiro, uma vez que só realizaram escolha quando havia dois estímulos presentes.

Palavras-chave: Dimorfismo sexual. Competição por recurso. Aeglidae.

ABSTRACT

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

SEXUAL SELECTION IN *AEGLA LONGIROSTRI* (DECAPODA: ANOMURA): MATE CHOICE, COMMUNICATION PATHWAYS AND EFFECTS ON AGGRESSIVENESS

Author: Alexandre Varaschin Palaoro

Advisor: Dr. Sandro Santos

Date and place of the defense: Santa Maria, February 19th 2013

This study involved two experiments that addressed mate choice, male competition for mature females and the communication pathways used by both sexes in *Aegla longirostri*. In the first experiment, males were paired according to body and cheliped size, and they were acclimated in the laboratory for a week. Next, they were accommodated in opposite sides of an aquarium that was divided in three parts. A container with a female inside was inserted in the center of the aquarium, according to four treatments: Fimat, perforated and translucent container holding an immature female (N = 10); FmatCV, the same container holding a mature female (N = 10); FmatV, translucent and non-perforated container holding a mature female, (N = 10); FmatC, perforated opaque container with a mature female (N = 10); NF = no female in the container. Afterwards, the males were released and left interacting for 20 min. The following variables were quantified: time of the first three bouts, time spent in aggressive acts, latency period, time that animals remained near the container and the number of antennal whips per bout second. Thus, we observed that males fight more quickly and less intensely in the presence of mature females, independently of the communication pathway used. However, both stimuli were needed to elicit a guarding behavior by the winner. Therefore, the female might be controlling the cues that advertise her receptivity, only releasing them when the preferred male is near. This causes information asymmetry between the males, which makes shorter fights. We also demonstrated the importance of bimodal stimuli (chemical + visual) for reproductive behaviors, since the behavioral repertory presented was more complex when both could be used. To assess mate choice in *A. longirostri*, we used a different experimental design. Animals were grouped in triads, two of them were used as choices (“targets”) and one as the choosing individual (“focal”). They were accommodated in a Y-maze in four different treatments: MD, adult male as focal animal and two females, one immature and one mature as targets (N = 8); FD, mature female as focal animal and two adult males, a large male and a smaller one as targets (N = 7); Q, like FD but the female could choose based only in chemical cues provided by the targets (N = 7); F, like FD but the female could choose based only in visual cues (N = 7). The eglids were acclimated for 10 min and then the focal animal was released for 20 min. We quantified the time spent in the corridor as an index of preference. Males did not choose between females, however the time spent in the mature female corridor was highly variable. On the other hand, the females only chose the large males when they could assess them through visual and chemical stimuli. Thus, females may control the release of cues that advertise her receptivity, and so, only preferred males could actually make the choice. The females may also need more information to choose between potential mates, since they only showed preference when two stimuli were present.

Keywords: Sexual dimorphism. Resource competition. Aeglidae.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Introdução Geral:

- Figura 01** – *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994 em vista dorsal: (a) macho; (b) fêmea 15
- Figura 02** – Sinalização química (em verde) entre macho e fêmea de *Pacifastacus leniusculus*, um lagostim de água-doce. Animais estão vendados com fita adesiva para que a cor verde não altere o comportamento reprodutivo. A fita adesiva no dorso impede que a hemolinfa se difunda no aquário. Foto retirada de BERRY & BREITHAUPT (2010)..... 19
- Artigo 01: Modulation of male aggressiveness through different communication pathways**
- Figura 01** – Schematic figure of the experimental setup. The males were accommodated in opposite extremities of the aquarium, separated by two removable opaque plastic dividers. The female was accommodated inside the central container (diameter: 6 cm; height: 7 cm). All animals were acclimated for 20 min, and then the dividers were lifted and left males interact for another 20 min, which were recorded. The central container that held the female varied according to the treatment (see Material & Methods) 43
- Figura 02** – Duration (s) (log+1) (mean \pm SD) of fights between males of *Aegla longirostri*. Different letters denote statistical difference by the post-hoc Tukey HSD test ($p < 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present) 44
- Figura 03** – Total time (s) (log+1) (mean \pm SD) that winners (white bars) and losers (gray bars) spent performing aggressive acts (levels 3, 4 and 5). Capital letters denote statistical differences between the winners, lowercase between losers. Post-hoc Tukey HSD test ($p < 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present) 44
- Figura 04** – Latency period (s) (time males took to initiate the first bout). A Kruskal-Wallis test was used but with no significant difference ($p > 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present) 45
- Figura 05** – Time (s) (mean \pm SD) that winners (white bars) and losers (gray bars) spent near the container in the center of the arena. Different letters denote statistical difference between winners with post-hoc Mann-Whitney test.

Asterisk (*) denotes difference between winners and losers with Wilcoxon Signed-Rank test ($p < 0.05$). There was no statistical difference between the losers. (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)..... 46

Artigo 02: Preferência sexual e meios de comunicação: evidências em crustáceos anomuros de água-doce

- Figura 01** – Desenho esquemático de *Aegla longirostri* em vista dorsal para demonstração do comprimento cefalotorácico (CC). Adaptado de BOND-BUCKUP (2003)..... 53
- Figura 02** – Esquema do aquário em Y com posições ilustrativas dos animais. Linhas pontilhadas indicam início da área de escolha (veja Materiais & Métodos). D = discriminante; A1 = alvo 1; A2 = alvo 2; CV = Corredor vazio..... 55
- Figura 03** – Tempo que os machos permaneceram em cada corredor. FM = Fêmea madura; FIm = Fêmea imatura; CV = Corredor vazio. Teste de Friedman não indicou diferença entre os corredores ($p > 0,05$)..... 56
- Figura 04** – Tempo de permanência em cada corredor (s) pelas fêmeas de *Aegla longirostri*. Linha horizontal indica média, caixa indica primeiro e terceiro quartil, barras verticais indicam valores máximos e mínimos. Letras diferentes (a, b) indicam diferenças entre os corredores. Asterisco (*) indica diferença do corredor de um tratamento com o mesmo corredor dos outros tratamentos 57

LISTA DE TABELAS

Artigo 01: Modulation of male aggressiveness through different communication pathways

Tabela 01 – Medians \pm SD of the antennals whips.s⁻¹ of winners and losers in each treatment. A Kruskal-Wallis test was used but with no significant difference ($p > 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present).....47

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	13
1.1	Biologia de Aeglidae	13
1.2	Comportamento Agonístico	15
1.3	Seleção Sexual	17
1.4	Comunicação	18
2	OBJETIVOS	21
2.1	Objetivos gerais	21
2.2	Objetivos específicos.....	21
3	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22
	ARTIGO 01	28
	Modulation of male aggressiveness through different communication pathways.....	28
	Abstract	28
	Introduction	29
	Material and Methods	31
	Results.....	35
	Discussion	36
	Acknowledgments.....	40
	Ethical Standards	40
	References.....	41
	Figures & Tables.....	45
	ARTIGO 02	50
	Preferência sexual e meios de comunicação: evidências em crustáceos anomuros de água-doce.....	50
	Resumo	50
	Abstract	51
	Introdução	51
	Material e Métodos.....	55
	Resultados	58
	Discussão	60
	Conclusão	63
	Agradecimentos	64
	Referências Bibliográficas	64
4	CONCLUSÕES	69

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Biologia de Aeglidae

A família Aeglidae é constituída de apenas um gênero atual, *Aegla*, e mais dois fósseis, *Hamuriaegla* e *Protoaegla*, sendo que atualmente a família possui 72 espécies descritas (SANTOS et al., 2012). Este gênero compreende o único da infraordem Anomura que habita exclusivamente águas continentais, sendo endêmico da região Sul da América do Sul (BOND-BUCKUP, 2003), ocorrendo desde o município de Claraval no sudoeste de Minas Gerais (limite norte) até a Ilha Duque de York no Chile (limite sul) (BOND-BUCKUP, 2003; OYANEDEL et al., 2011). 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 implica em riscos para a conservação das espécies, dado a rápida degradação dos ambientes límnicos do Sul da América do Sul (BUCKUP & BOND-BUCKUP, 1999; TREVISAN et al., 2009).

Os eglídeos ocultam-se debaixo de pedras, troncos submersos ou folhas depositadas sob o substrato de cursos d'água continentais (e.g., rios, riachos, lagos), sendo encontrados desde 320 m de profundidade em lagos chilenos, até 3.500 m de altitude na pré-cordilheira Argentina (BOND-BUCKUP, 2003). 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). Além disso, grande parte do conteúdo estomacal dos eglídeos contém perifíton e material vegetal (CASTRO-SOUZA & BOND-BUCKUP, 2004; SANTOS et al., 2008), sugerindo que os eglídeos participam do processamento de folhas alóctones nos riachos onde vivem (mas veja COLPO et al., 2012). Por isso, a manutenção da abundância e diversidade de espécies de *Aegla* torna-se tão importante.

A distribuição espacial de *Aegla* é afetada pelo uso da terra, principalmente em áreas urbanizadas e/ou agrícolas (TREVISAN et al., 2009) e por micro-hábitats com grandes quantidades de matéria orgânica particulada grossa (BÜCKER et al., 2008). Apesar deste último estudo não ter encontrado nenhuma relação da distribuição com variáveis abióticas, a disponibilidade de oxigênio dissolvido possui capacidade de regular a ocorrência de eglídeos

(DALOSTO & SANTOS, 2011). No estudo de TREVISAN et al. (2009), as áreas com menor oxigênio dissolvido foram aquelas com maiores ações antrópicas, o que, por sua vez, se relaciona com a baixa densidade de indivíduos encontrados.

A densidade de eglídeos em áreas de nascentes geralmente é alta, variando de 2,9 ind/m² (BUENO et al., 2007) até 19 ind/m² (BUENO & BOND-BUCKUP, 2000). Suas populações normalmente possuem uma razão sexual de 1:1 (BUENO & BOND-BUCKUP, 2000; COLPO et al., 2005; TREVISAN & SANTOS, 2012). Quanto à reprodução, espécies de regiões de climas temperados 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, com apenas um período de recrutamento durante o ano (ROCHA et al., 2010). O período reprodutivo mais longo em climas temperados provavelmente se deve à origem do grupo em regiões de clima mais temperado do que subtropical, sendo que a abundância das populações dos eglídeos é geralmente maior durante o outono e inverno (COLPO et al., 2005). Outra característica que corrobora esse padrão é a maior riqueza de espécies de *Aegla* próximas do Trópico de Capricórnio (BOND-BUCKUP et al., 2008), demonstrando assim, a adaptação do grupo a ambientes temperados.

Diversas espécies apresentam dimorfismo sexual (Figura 1a,b), sugerindo que, apesar da razão sexual ser equivalente, há seleção sexual nestes indivíduos, com machos possuindo corpo e quelípodos maiores que as fêmeas (BOND-BUCKUP, 2003). Apesar disso, estudos sobre comportamento nesses animais são relativamente escassos. Apenas recentemente o comportamento reprodutivo de uma espécie foi descrito (ALMERÃO et al., 2010), demonstrando que eglídeos se acasalam durante o período de intermuda da fêmea, de maneira semelhante a lagostins, que são animais tidos como modelos comportamentais (BERRY & BREITHAUPT, 2010). Indivíduos de *Aegla* se confrontam prontamente em laboratório, mesmo na ausência de recursos óbvios, o que os tornam excelentes modelos para estudos de agressão e competição por recursos (AYRES-PERES et al., 2011). Além disso, PARRA et al. (2011) demonstraram que as hierarquias de dominância estabelecidas em laboratório refletiam a distribuição das espécies em ambiente natural, nas quais a espécie dominante era mais abundante do que aquelas submissas; outro ponto importante para a utilização desses animais como modelos.

1.2 Comportamento Agonístico

Disputas nas quais os indivíduos competem agressiva e diretamente um contra o outro são considerados comportamentos ubíquos no reino animal (BRIFFA & ELWOOD, 2009). Normalmente, recursos são a causa dessas disputas, pois a posse ou o acesso aos recursos aumentam a aptidão dos indivíduos que conseguem obtê-los. Portanto, espera-se que nesses casos, as disputas sejam longas e intensas (MAYNARD-SMITH, 1974).

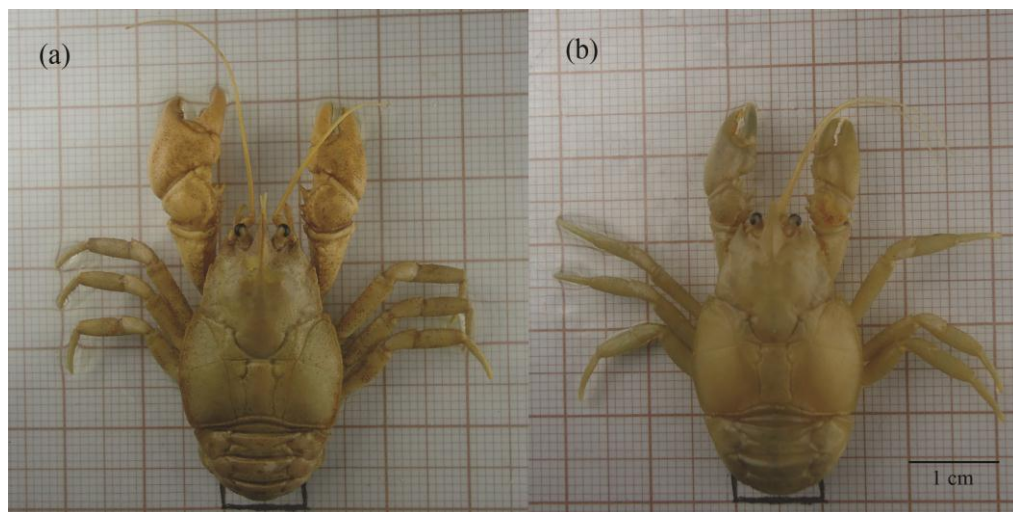


Figura 1 - *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994 em vista dorsal: (a) macho; (b) fêmea.

A teoria dos jogos prediz que quanto mais valioso o recurso mais os animais investirão em agressão (MAYNARD-SMITH, 1974; FLETCHER & HARDEGE, 2009). A avaliação do valor do recurso pode depender do estado interno do indivíduo. Por exemplo, conforme a fome de um indivíduo aumenta, maior será o valor de um recurso alimentar (MOORE, 2007). Informações sobre o recurso também podem alterar o valor do mesmo. Indivíduos que possuíam conhecimento prévio de um recurso demonstravam maior agressão quando competiam por este (WILLIAMS et al., 2006). Porém, confrontos agressivos são custosos para os combatentes, tanto energeticamente (SNEDDON et al., 1999) quanto no quesito exposição a predadores e possibilidade de injúrias (MARIAPPAN et al., 2000; SNEDDON et al., 2003). Logo, o valor do recurso não seria o único fator a determinar o tempo e a intensidade de uma interação agressiva.

Segundo a teoria da defesa de recursos, a agressão depende tanto da defensibilidade do recurso quanto da própria habilidade de luta do combatente (BROWN, 1964; EMLEN & ORING, 1977). A defensibilidade do recurso é regida pelo número de competidores

envolvidos, pela escassez e pela distribuição espaço-temporal do recurso (GRANT et al., 2000). Tanto no aumento do número de competidores quanto na escassez de um recurso, há um aumento na energia utilizada pelo indivíduo para excluir os competidores, atingindo um limite no qual a energia utilizada na exclusão do adversário é muito maior que os benefícios trazidos pelo recurso, o que torna a agressão não adaptativa (GRANT et al., 1995). Essa relação torna o uso da agressão uma relação quadrática, aonde a agressão é máxima (i.e., mais adaptativa) no ponto médio da curva (GRANT et al., 1995). Quanto à distribuição espaço-temporal dos recursos, eles são tidos como economicamente defensáveis quando são agregados no espaço, e/ou dispersos no tempo, e/ou previsíveis em ambos (DENNENMOSER & THIEL, 2007).

A habilidade de luta de um animal normalmente é medida por meio de um conjunto de características morfológicas, como tamanho corporal ou do armamento, coloração, e muitas vezes, através do conjunto dessas características (BRIFFA, 2008). Quanto menor a disparidade entre as características dos combatentes, mais longo se torna o confronto (MOORE, 2007). Geralmente, o indivíduo maior (ou com coloração mais conspícua) se torna dominante, porém, algumas vezes, a dominância também depende de posicionamento do indivíduo (ARNOTT & ELWOOD, 2009). No anfípodo *Gammarus pulex*, machos que estavam em guarda pré-cópula ganharam 84% dos confrontos (de 39 pares), apesar da diferença de peso (peso médio dos defensores: 45,5 mg; dos atacantes: 58,7 mg) (PRENTER et al., 2006). Portanto, há diversos fatores que modulam a agressividade dos indivíduos, desde o valor do recurso, passando pelo estado interno do animal e indo até a habilidade de luta.

Outro fator preponderante em confrontos agonísticos são as funções do sistema nervoso dos indivíduos, as quais são alteradas por neuromoduladores, em particular as aminas biogênicas como serotonina, octopamina e etc (MOORE, 2007). As aminas biogênicas estão ligadas ao comportamento agressivo de decápodos e outros invertebrados: caranguejos que possuem níveis circulantes mais altos de dopamina e octopamina têm maior probabilidade de se tornarem dominantes. Além disso, os níveis circulantes de dopamina e octopamina aumentavam após a dominância ser estabelecida (SNEDDON et al., 2000). Outra amina relacionada à agressividade é a serotonina: indivíduos que foram injetados com serotonina realizaram confrontos mais longos e mais agressivos do que indivíduos sem serotonina (HUBER et al., 1997). Contudo, estudos mais recentes demonstraram que a serotonina diminui a probabilidade dos indivíduos de recuar de um confronto, o que necessariamente pode não estar relacionado com os níveis agressivos do indivíduo, mas sim de sua coordenação motora (HUBER & DELAGO, 1998). A natureza exata da interação entre

neuromoduladores e a agressão é incerta na maioria dos *taxa*, mas sabe-se que eles afetam as hierarquias de dominância e a história social dos indivíduos. Logo, também modulam a agressividade dos animais.

1.3 Seleção Sexual

A seleção sexual é definida por DARWIN (1871) como “a vantagem que certos indivíduos têm sobre co-específicos do mesmo sexo com base na reprodução”. Apesar de ser apenas uma subcategoria da seleção natural, a discriminação dos dois processos é útil porque foca nas consequências seletivas das interações sexuais. Portanto, seleção sexual é uma das forças que podem alterar a evolução das espécies (SHUSTER & WADE, 2003), já que engloba diversos mecanismos como investimento parental, escolha de parceiro sexual e seleção intra- e intersexual (SHUSTER, 2009; REQUENA et al., 2012).

A evolução do papel dos sexos depende de vários fatores, tais como cuidado parental, seleção sexual, múltiplos acasalamentos e sua influência na paternidade esperada, a razão sexual operacional e a razão sexual de adultos (KOKKO & JENNIONS, 2008). Geralmente, o sexo que provê maior cuidado parental é o que realiza a escolha do parceiro, criando o padrão conhecido como machos ávidos e fêmeas relutantes (TRIVERS, 1972). Consequentemente, o grau de seletividade afeta diretamente a seleção sexual.

Modelos de co-evolução de seleção sexual podem ser classificados como aqueles em que as fêmeas são favorecidas indiretamente, e aqueles em que ela é favorecida diretamente (KOKKO & JENNIONS, 2008). Nos modelos indiretos, a preferência evolui porque ela é associada a genes que maximizam o sucesso reprodutivo e/ou alta viabilidade da prole (KOKKO et al., 2002). Nos modelos diretos, a preferência está ligada à seleção natural, pois os benefícios são recebidos pelas fêmeas diretamente dos machos com os quais elas acasalam (e.g., comida, cuidado parental, abrigo) (KOKKO et al., 2002).

A teoria da seleção sexual prediz que fêmeas tendem a minimizar os riscos e os gastos energéticos durante a corte, para investir mais na prole. Em contraste, os machos tendem a maximizar as oportunidades de acasalamento investindo muito na corte (traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais) (TRIVERS, 1972; ANDERSSON, 1994). As fêmeas tendem a escolher os machos dominantes por causa dos benefícios diretos, já que esses machos controlam os melhores recursos, incluindo comida e abrigo (QVARNSTRÖM &

FORSGREN, 1998). Muitas vezes, os dominantes também são os indivíduos com grande tamanho corporal, os quais também são escolhidos como parceiros de alta qualidade (HUBER, 1985; DÍAZ & THIEL, 2004; AQUILONI & GHERARDI, 2007). O tamanho também pode ser uma expressão de alta qualidade genética. Logo, acasalar com um indivíduo grande transmitiria essa qualidade para a prole (HUNT et al., 2005).

A preferência dos machos por fêmeas maiores pode aumentar a aptidão dos machos, visto que o tamanho e a fecundidade são positivamente correlacionados (BALDAUF et al., 2009). Entretanto, a preferência pode ser baseada em outros fatores, como visto no caranguejo-ermitão *Pagurus middendorffi* Brandt, 1851: machos pequenos demonstram prudência ao escolher fêmeas que estão próximas da desova, ao invés de escolherem fêmeas maiores, para evitar competição com machos maiores (WADA et al., 2011). A escolha também pode ser feita por meio da percepção do *status* de acasalamento das fêmeas: machos do lagostim *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) escolhem fêmeas virgens em detrimento de fêmeas já acasaladas para evitar competição de esperma (AQUILONI & GHERARDI, 2007). Portanto, se existe uma preferência por determinado fenótipo e/ou genótipo, os acasalamentos não são aleatórios. Assim, certos traços ou características diferentes podem ser fixados nos sexos, tornando-os dimórficos.

1.4 Comunicação

A comunicação é definida como a relação entre um sinal e uma resposta (WILSON, 1975), e ela faz parte de praticamente todas as interações entre dois indivíduos ou mais. As formas mais comuns de comunicação são: a táctil, a sonora, a visual e a química. A primeira não é muito conspícua, sendo muito difícil de aferir sua intensidade; porém, sua importância é grande, principalmente em interações que envolvem contato físico (HOFMANN & SCHILDBERGER, 2001). A segunda é muito utilizada no ambiente terrestre, pois em outros meios (e.g., ambientes de água salgada) há muito barulho ambiental (*sensu* CHRISTY & RITTSCHOF, 2011) que torna os sinais não adaptativos pela dificuldade de serem acessados/avaliados. Como exemplo, podemos utilizar o barulho mecânico provindo da correnteza. Este barulho faz com que a comunicação necessite de intensidades maiores para que consiga ser transportado e avaliado pelo receptor de forma satisfatória (ATEMA &

STEINBACH, 2007). Portanto, esta forma é mais difundida em animais terrestres ou semi-terrestres.

A forma de comunicação visual também é mais difundida em ambientes terrestres, pois a turbidez da água em alguns locais tornaria esse estímulo inviável (ATEMA & STEINBACH, 2007). Grande parte da literatura de sinalização visual em crustáceos vem dos braquiúros do gênero *Uca*, que são caranguejos semi-terrestres (veja CHRISTY, 2007). Porém, atualmente tem se verificado a utilização desse estímulo em ambientes aquáticos com maior frequência do que previamente suposto. Há exemplos de decápodos de água doce que utilizam a visão para reconhecer um co-específico (VAN DER VELDEN et al., 2008), e também decápodos marinhos, que utilizam desse tipo de estímulo para localização e atração de parceiros sexuais (DÍAZ & THIEL, 2004; KAMIO et al., 2008).

Por último, a comunicação química é tida como a mais importante no meio aquático e, principalmente, para crustáceos (THIEL & BREITHAUP, 2011). Ela é utilizada em todos os aspectos que envolvem interações, indo desde interações sociais até procura de conchas em caranguejos-ermitões (MOORE, 2007; TRICARICO et al., 2011). Já é bem estabelecido que estímulos químicos são vitais para a formação e manutenção de hierarquias de dominância em decápodos (Figura 2) (BREITHAUP & ATEMA, 2000). Comportamentos reprodutivos também estão vinculados aos estímulos químicos (ATEMA & STEINBACH, 2007). Em diversos *taxa* de crustáceos, a presença desses estímulos é crucial para a realização dos rituais de acasalamento (BAMBER & NAYLOR, 1996; DÍAZ & THIEL, 2004; ATEMA & STEINBACH, 2007; BERRY & BREITHAUP, 2010). Apesar de serem amplamente estudados, ainda não se sabe quais são os componentes responsáveis por evocar tais respostas nos indivíduos. Apenas um estímulo foi identificado quimicamente até hoje, a Uridina difosfato, que é um metabólito secundário do processo de muda. Quando fêmeas de caranguejos verdadeiros (infraordem Brachyura) realizam a muda para acasalar, os machos reconhecem seu estado reprodutivo e são atraídos até ela por meio desse metabólito (FLETCHER & HARDEGE, 2009).

Esses estímulos não precisam, necessariamente, serem utilizados isoladamente. Há diversos exemplos no reino animal de sinais bi- até trimodais (HEBETS & RUNDUS, 2011). A sinalização com mais de um estímulo é geralmente utilizada para diminuir a ambiguidade do sinal (i.e., informação imperfeita), tornando a detecção do sinal e rastreamento do sinalizador mais rápida e a informação mais precisa (PARTAN & MARLER, 2005). Os erros decorrentes da ambiguidade do sinal podem levar um indivíduo a subestimar um evento, o que pode levar à perda de uma oportunidade, ou a superestimar um evento, o que pode

acarretar em perda de tempo e energia (MUNOZ & BLUMSTEIN, 2012). Portanto, em ambientes que possuem ruído ambiental (e.g. correnteza) é esperada a utilização de mais de um tipo de estímulo para comunicação.



Figura 2 - Sinalização química (em verde) entre macho e fêmea de *Pacifastacus leniusculus*, um lagostim de água-doce. Animais estão vendados com fita adesiva para que a cor verde não altere o comportamento reprodutivo. A fita adesiva no dorso impede que a hemolinfa se difunda no aquário. Foto retirada de BERRY & BREITHAUPT (2010).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivos gerais

Avaliar os aspectos da seleção sexual que podem atuar em Aeglidae, tendo *Aegla longirostri* como espécie modelo, investigando a competição por parceiros, a preferência por determinados fenótipos e também os meios de comunicação utilizados.

2.2 Objetivos específicos

- Testar se há intensificação na agressividade dos machos na presença de fêmeas maduras;
- Determinar qual o sentido de percepção que está envolvido na detecção de potenciais parceiros sexuais;
- Testar se há preferência de machos e fêmeas por determinados fenótipos e estados reprodutivos do sexo oposto.

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMERÃO, M.; BOND-BUCKUP, G.; MENDONÇA JR, M. S. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology**. 28: 87-94, 2010.
- ANDERSSON, M. B. **Sexual selection**. Princenton: Princeton University Press, 1994. 624 p.
- AQUILONI, L.; GHERARDI, F. Mutual mate choice in crayfish: large body size is selected by both sexes, virginity by males only. **Journal of Zoology**. 274: 171-179, 2007.
- ARENAS, J. La cordillera de la costa como refugio de la fauna dulcícola preglacial. **Archivos de Biología y Medicina Experimentales**. 10: 1-40, 1974.
- ARNOTT, G.; ELWOOD R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**. 77: 991-1004, 2009.
- ATEMA, J.; STEINBACH, M. A. Chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*, and other decapod Crustacea. In: J. E. DUFFY & M. THIEL (eds.), **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as model organisms**: 115-146. New York: Oxford University Press, 2007.
- 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.
- BALDAUF, S. A. et al. Sites of release of putative sex pheromone and sexual behaviour in female *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 44: 194-202, 2009.
- BAMBER, S. D.; NAYLOR, E. Chemical communication and behavioral interaction between sexually mature male and female shore crabs (*Carcinus maenas*). **Journal of Marine Biology Association UK**. 76: 691–699, 1996.
- BERRY, F. C.; BREITHAUPT, T. To signal or not to signal? Chemical communication by urine-borne signals mirrors sexual conflict in crayfish. **BMC Biology**. 8: 25, 2010.
- 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.

- BREITHAUPT, T.; ATEMA, J. The timing of chemical signaling with urine in dominance fights of male lobsters (*Homarus americanus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 49: 67-78, 2000.
- BRIFFA, M. Decisions during fights in the house cricket, *Acheta domesticus*: mutual or self assessment of energy, weapons and size? **Animal Behaviour**. 75: 1053-1062, 2008.
- BRIFFA, M.; ELWOOD, R. W. Difficulties remain in distinguishing between mutual and self-assessment in animal contests. **Animal Behaviour**. 77: 759-762, 2009.
- BROWN, J. L. The evolution of diversity in avian territorial systems. **Wilson Bulletin**. 76: 160-169, 1964.
- BUCKUP, L.; BOND-BUCKUP, G. Eds. **Os crustáceos do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Universidade/UFRGS, 1999. 503 p.
- 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.
- CASSINI, M. H. et al. Scale-dependent analysis of an otter-crustacean system in Argentinian Patagonia. **Naturwissenschaften**. 96: 593-599, 2009.
- CASTRO-SOUZA, T.; BOND-BUCKUP, G. O nicho trófico de duas espécies simpátricas de *Aegla* Leach (Crustacea, Aeglidae) no tributário da bacia hidrográfica do Rio Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 21 (4): 805-813, 2004.
- CHRISTY, J. H. Predation and the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*). In: J. E. DUFFY & M. THIEL (eds.), **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**: 211-231. New York: Oxford University Press, 2007.
- CHRISTY, J. H.; RITTSCHOF, D. Deception in visual and chemical communication in Crustaceans. In: T. BREITHAUPT & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 313-333. New York: Springer, 2011.
- 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.
- COLPO, K. D. et al. Feeding preference of the South American endemic anomuran *Aegla platensis* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Naturwissenschaften**. 99: 333-336, 2012.

- 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, A**. 160: 461-466, 2011.
- DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex**. London: John Murray, 1871. 528 p.
- DENNENMOSER, S.; THIEL, M. Competition for food and mates by dominant and subordinate male rock shrimp, *Rhynchocinetes typus*. **Behaviour**. 144:33-59, 2007.
- DÍAZ, E. R.; THIEL, M. Chemical and visual communication during mate searching in rock shrimp. **Biological Bulletin**. 206: 134-143, 2004.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**. 197: 215-223, 1977.
- FLETCHER, N.; HARDEGE, J. D. The cost of conflict: agonistic encounters influence responses to chemical signals in the European shore crab. **Animal Behaviour**. 77: 357-361, 2009.
- GRANT, J. W. A.; BRYANT, M. J.; SOOS, C. E. Operational sex ratio, mediated by synchrony of female arrival, alters the variance of male mating success in Japanese medaka. **Animal Behaviour**. 49: 367-375, 1995.
- GRANT, J. W. A.; GABOURY, C. L.; LEVITT, H. L. Competitor-to-resource ratio, a general formulation of operational sex ratio, as a predictor of competitive aggression in Japanese medaka (Pisces: Oryziidae). **Behavioral Ecology**. 11: 670-675, 2000.
- HEBETS, E. A.; RUNDUS, A. S. Chemical communication in a multimodal context. *In*: T. BREITHAUP & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 335-354. New York: Springer, 2011.
- HOFMANN, H. A.; SCHILDBERGER, K. Assessment of strength and willingness to fight during aggressive encounters in crickets. **Animal Behaviour**. 62: 337-348, 2001.
- HUBER, M. E. Nonrandom mating with respect to mate size in the crab *Trapezia* (Brachyura, Xanthidae). **Marine Behaviour and Physiology**. 12: 19-32, 1985.
- HUBER, R.; DELAGO, A. Serotonin alters decision to withdraw in fighting crayfish, *Astacus astacus*: the motivational concept revisited. **Journal of Comparative Physiology A**. 182: 573-583, 1998.
- HUBER, R. et al. Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: altering the decision to retreat. **Proceedings of the National Academy of Sciences, USA**. 94: 5939-5942, 1997.
- HUNT, J.; BROOKS, R.; JENNIONS, M. D. Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. **American Naturalist**. 166: 79-92, 2005.

KAMIO, M.; REIDENBACH, M. A.; DERBY, C. D. To paddle or not: context dependent courtship display by male blue crabs, *Callinectes sapidus*. **Journal of Experimental Biology**. 211: 1243-1248, 2008.

KOKKO, H.; JENNIONS, M. D. Parental investment, sexual selection and sex ratios. **Journal of Evolutionary Biology**. 21: 919-948, 2008.

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

MARIAPPAN, P.; BALASUNDARAM, C.; SCHMITZ, B. Decapod crustacean chelipeds: an overview. **Journal of Biosciences** 25 (3): 301-313, 2000.

MAYNARD-SMITH, J. The theory of games and the evolution of animal conflicts. **Journal of Theoretical Biology**. 47: 209-221, 1974.

MOORE, P. A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. *In*: DUFFY, J. E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**: 90-114. New York: Oxford University Press, 2007.

MUNOZ, N. E.; BLUMSTEIN, D. T. Multisensory perception in uncertain environments. **Behavioral Ecology**. 23: 457-462, 2012.

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.

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.

PARTAN, S.; MARLER, P. Issues in the classification of multimodal communication signals. **American Naturalist**. 166: 231-245, 2005.

PRENTER, J.; ELWOOD, R. W.; TAYLOR, P. W. Self-assessment by males during energetically costly contests over precopula females in amphipods. **Animal Behaviour**. 72: 861-868, 2006.

QVARNSTRÖM, A.; FORSGREN, E. Should females prefer dominant males? **Trends in Ecology & Evolution**, 13 (12): 498-501, 1998.

REQUENA, G. S. et al. Parental 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.

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.

SANTOS, S. 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.

SHUSTER, S. M. Sexual selection and mating systems. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. 106: 10009-10016, 2009.

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

SNEDDON, L. U.; TAYLOR, A. C.; HUNTINGFORD, F. A. Metabolic consequences of agonistic behavior: crab fights in declining oxygen tensions. **Animal Behaviour**. 57: 353-363, 1999.

SNEDDON, L. U. et al. Agonistic behavior and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. **Journal of Experimental Biology**. 203: 537-545, 2000.

SNEDDON, L. U. et al. Female sex pheromone-mediated effects on behavior and consequences of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*). **Journal of Chemical Ecology**. 29: 55-70, 2003.

THIEL, M.; BREITHAUP, T. Chemical communication in crustaceans: research challenges for the Twenty-First Century. *In*: T. BREITHAUP & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 3-23. New York: Springer, 2011.

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

TRICARICO, E.; BREITHAUP, T.; GHERARDI, F. Interpreting odours in hermit crabs: A comparative study. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 91 (2): 211-215, 2011.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. *In*: B. CAMPBELL (ed.), **Sexual selection and the descent of man: 1871-1971**: 136-179. Heinemann: Aldine Transaction, 1972.

VAN DER VELDEN, J. et al. Crayfish recognize the faces of fight opponents. **PLoS ONE**. 3 (2): e1695, 2008.

WADA, S. et al. Male mate choice in hermit crabs: prudence by inferior males and simple preference by superior males. **Behavioral Ecology**. 22: 114-119, 2010.

WILSON, E. O. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. 720p.

ARTIGO 01

Modulation of male aggressiveness through different communication pathways

Alexandre Varaschin Palaoro¹; Luciane Ayres-Peres² & Sandro Santos¹

1 – Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Roraima Avenue, 1000, Camobi, 97105-900 Santa Maria, RS, Brazil.

2 – Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Bento Gonçalves Avenue 9500, Prédio 43435, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

Este artigo está publicado na revista *Behavioral Ecology and Sociobiology* número 67, volume 2, páginas: 283-292, sob DOI n^o: 10.1007/s00265-012-1448-7. Portanto, o artigo segue as normas da revista.

Abstract

Communication plays a large role in resource competition, especially for potential mates, and is used by members of the competing sex to assess each other, and simultaneously to evaluate the other sex, which may be advertising its status. To assess the effects of female advertisement on male aggression, males of the decapod *Aegla* were paired according to body and armament size. Males were left to interact in five different treatments: with receptive females that could use both chemical and visual cues; non-receptive females that could use both types of cues; receptive females that could use only one cue; or no female in the aquarium. Fight duration, time spent in the most aggressive acts, latency period, number of antennal whips/fight duration, and time spent near the female were analyzed. The males had shorter and less intense confrontations when there was a receptive female that could signal with at least one modality. Winning males spent significantly more time near the receptive female only when both chemical and visual cues were present, when compared to the other treatments. The low level of aggression shown by the males may be related to information asymmetry due to the female's choice: only the preferred male would receive information from the female; or, males could compete for other resources that attract females. However, male aggression was modified by the presence of female chemical cues, whereas mate

guarding was initiated only when both chemical and visual cues were present. Hence, male aggression can be down-regulated by female receptivity.

Keywords: animal communication; sexual competition; aquatic environment; agonistic behavior; Aeglidae

Introduction

Strategies for searching and acquiring mates, as well as parental investment by each sex, play an important role in the evolution of social and mating systems (Dennenmoser and Thiel 2007; Kokko and Jennions 2008). According to Emlen and Oring (1977), in order for a resource to be monopolized economically, it must be: aggregated in space (example: Vahl et al. 2005), dispersed in time (example: Goldberg et al. 2001), or predictable in both dimensions, without considering the ability of an individual to exclude conspecifics from the resource, and/or the motivation for this exclusion (i.e., resource value) (Smallegange et al. 2007).

In Decapoda (Crustacea), females are theoretically a predictable resource in time, since in many species they become receptive and copulate soon after molting (but see Almerão et al. 2010; Berry and Breithaupt 2010; Pérez-Barros et al. 2011; Thiel et al. 2012 for exceptions), which facilitates monopolization by males (Asakura 2009). When this occurs, the use of aggression and the formation of dominance hierarchies among males is expected (Lott 1991). Within these hierarchies, individual males usually limit the access of other males to the resource, and as these limitations increase, sexual selection becomes stronger (Bro-Jørgensen 2007; Hunt et al. 2009).

Dominance hierarchies are normally established through fights that vary in intensity and duration according to the animals' resource-holding potential (*sensu* Parker 1974) and the resource value (Fletcher and Hardege 2009). As a resource becomes scarcer (both spatially and temporally), the aggression employed to obtain this resource reaches higher levels (Bergman and Moore 2003). However, direct competition for females is not the only form of competition for mates (Kokko and Jennions 2008). When a resource becomes less predictable (i.e., when the females do not molt before they copulate), other competitive strategies may appear, such as the resource defense polygyny. In other words, the males may monopolize a resource that attracts the females (Emlen and Oring 1977).

In order to compete for a receptive female, males must first recognize her physiological state. In crustaceans, such recognition is normally done through chemical cues

(Atema and Steinbach 2007). These cues are used in a variety of functions in decapods, including the establishment and maintenance of dominance hierarchies (Karavanich and Atema 1998; Skog et al. 2009), recognition of conspecifics (Gherardi 2002; Gherardi and Tricarico 2011) and search for and evaluation of mates (Bushman and Atema 2000; Aquiloni and Gherardi 2008, 2010).

Reproductive behaviors are crucial for the maintenance of viable populations, and therefore require an efficient system of information exchange between the sexes (Guilford and Dawkins 1991; Rowe and Guilford 1999). Composite stimuli are widely employed because the synchronized use of different senses provides more reliable information than does one sense alone (Partan and Marler 1999). This multimodality enhances the assessor's ability to detect and locate the sender, by both modulating its responses and reducing cue ambiguity (Partan and Marler 2005). The use of this type of stimuli has been reported for several terrestrial arthropods (Hölldobler 1999; Rowe and Guilford 1999; Takács et al. 2003; Schütz et al. 2011). In a recent review, Hebets and Rundus (2011) highlighted the importance of composite stimuli for mating and aggressive behaviors in Crustacea (mating: Kamio et al. 2008; Aquiloni and Gherardi 2010; Berry and Breithaupt 2008, 2010; aggressive: Hughes 1996; Karavanich and Atema 1998; Breithaupt and Eger 2002; Aquiloni et al. 2012), but also stated that several questions remain unanswered and that more crustacean examples are needed.

Freshwater decapods of the family Aegliidae live in high densities in well-oxygenated waterbodies (Bueno et al. 2007; Dalosto and Santos 2011). This, together with other traits such as sexual dimorphism, with the male having a larger body and armament (Colpo et al. 2005; Viau et al. 2006), aggression toward conspecifics (Ayres-Peres et al. 2011a), high rates of displacement and movement (Ayres-Peres et al. 2011b), being opportunistic omnivores, feeding on plant material, debris and macroinvertebrates (Santos et al. 2007), and high metabolic rates (Dalosto and Santos 2011), make this group of animals an interesting model for behavioral studies.

With that in mind, the objectives of this study were: (i) evaluate, in an aeglid model *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, the aggressive behavior of males regarding the competition for mature females by analyzing the modulation of aggression according to the reproductive status of the disputed female, and (ii) investigate the role of visual and chemical senses in perceiving the female, determining which senses are the most important. According to current knowledge of the subject, we formulated two hypotheses: (i) males would fight more intensely for mature females, since they would be a highly valued resource;

and (ii) the chemical sense would be more important, because, despite the widespread use of composite stimuli, chemical cues play a larger role than the other senses in aquatic environments (Atema and Steinbach 2007) and can be harder to counterfeit, since most chemical cues are metabolic byproducts (Christy and Rittschof 2011).

Material and Methods

Animals

Aegla longirostri individuals were caught during the periods of highest reproductive activity as reported by Colpo et al. (2005), from July through September and December through February of 2010 and 2011. The aeglids were caught in a tributary of the Vacacaí-Mirim River, Santa Maria Municipality (29°40'13''S; 53°45'44''W), and in a tributary of the Divisa stream, São João do Polêsine Municipality (29°38'33''S; 53°32'02''W); both in the Jacuí River basin, Rio Grande do Sul state, Brazil. The mean water temperature was 15 ± 3.8 °C and 13 ± 2.2 °C at the two sites, respectively, and the water depth ranged from 0.3 to 0.8 m at both sites.

Collections were made using baited traps and manual searching on the river banks. A total of 119 adult animals were used, 90 males and 29 females, all in the intermolt phase, with all appendages intact, and classified according to their reproductive status (Sokolowicz et al. 2007a). Females with red ovaries were considered sexually mature, and all other colorations were considered immature (Sokolowicz et al. 2007a). The ovaries were inspected through the transparent cuticle of the female's abdomen (see also Almerão et al. 2010). Males with a carapace length (CL) > 19 mm were considered adults and sexually mature because they reach gonadal maturity at approximately that size (Colpo et al. 2005; Sokolowicz et al. 2007a). A digital caliper (precision: 0.01 mm) was used for measuring CL (from the orbital spine to the posterior border of the cephalothorax) (males: 21.2 ± 1.8 mm; females: 17.0 ± 2.2 mm) and length of both chelipeds: the right (RC) and left (LC) (males RC: 12.7 ± 1.7 mm; LC: 14.6 ± 2.2 mm; females RC: 8.8 ± 1.6 mm; LC: 9.8 ± 1.8 mm). Male pairs were assembled with a maximum of 10% difference in CL, RC and LC between these two males to avoid biasing fights toward the larger animal (Moore 2007; Ayres-Peres et al. 2011a), and one of the males was marked on its dorsal side with non-toxic paint. Each male was used only once in this experiment. A female was randomly chosen for each pair according to the treatment (see below).

The animals were acclimated in individual aquaria (2L) for 7 to 14 days, in order to exclude the effects of any previous social experience (Gherardi and Atema 2005). They were fed ad libitum with senescent leaves, ceasing at least one day (24 h) before the experiments. The aeglids were kept under constant aeration; the aquaria contained a 1-cm layer of gravel and a rock to provide shelter; there was no running water, so the water was changed weekly. The animals were kept in conditions as similar as possible to the natural environment, i.e., a non-controlled photoperiod and room temperature between 10 °C and 17 °C.

Prior to their use in the experiments, the females were tested for receptivity. For this, they were placed in an aquarium (8 L) with a sexually mature male. If the male approached her and she did not attempt to escape, she was considered receptive (Almerão et al. 2010). The male was not reutilized with the same female in any of the treatments. This receptivity test was necessary because aeglid females copulate without molting (Almerão et al. 2010). The receptivity test was satisfactory. The females classified as receptive evoked different responses from the males than did the non-receptive females (see Results).

Experimental design

For the experiments, males were transferred to an aquarium (henceforth called arena) (31 x 19 x 21 cm) without aeration or substratum. The arena was divided into three equal parts by two opaque plastic dividers (Fig. 1). The males were placed in opposite ends of the arena, and a female was placed in the middle area. The aeglids were acclimated for 20 min and then the dividers were lifted, allowing the males to interact directly for 20 min, during which their behavior was recorded with a camcorder (Sony Handycam DCR-DVD 108) positioned centrally 26 cm above the arena. All experiments were filmed at night, since aeglids are more active in this period (Sokolowicz et al. 2007b; Ayres-Peres et al. 2011b). All recordings were made with red incandescent light bulbs (40W) due to the low sensitivity of crustaceans to this wavelength (Turra and Denadai 2003; Zimmermann et al. 2009).

The female was placed and held in four different manners in the arena, representing four different experimental conditions. The females were held in a container (diameter: 6 cm, height: 7 cm), which did not allow them to move significantly in any direction. This approach was taken to avoid biasing male perception of the female, since she could not move sideways, and thus, would always be at the same distance from the male pair in the surrounding arena. The females remained calm in this container showing no signs of being negatively affected by the limited space available to her during the comparatively short experiments. In the treatments where males were expected to receive chemical cues, the container with the female

had small perforations (0.8 mm diameter) at a density of 2.86 cm^{-2} , thus the perforations were small and spaced enough to ensure that no visual contact was allowed. The experimental conditions were as follows:

Fimat Treatment. Non-receptive female with visual and chemical contact (N=10 pairs): The sexually immature female was placed in the arena inside a translucent perforated container, in order to allow visual contact and the dispersal of possible chemical cues.

FmatCV Treatment. Receptive female with visual and chemical contact (N=10 pairs): Exactly like the Fimat treatment, but with a receptive female in the container, instead of the immature female.

FmatV Treatment. Receptive female with visual contact only (N=10 pairs): The female was placed in the arena in a translucent container without perforations, which allowed only visual contact. In order to verify that the container was hermetically sealed, dye tests were performed prior to the experiment. The container was filled with water and a few drops of dye. Then, it was placed in the arena, which was then filled with water, and observed for 10 min to check for any leak. This procedure was repeated for every three replicates.

FmatC Treatment. Receptive female with chemical contact only (N=10 pairs): The female was placed in the arena inside an opaque container with perforations, which allowed chemical cues, but blocked any visual contact.

NF Treatment. No females in the arena (N=05 pairs): Only a translucent perforated container was placed in the center of the arena, with no female inside it. This treatment was used to check for the possible influence of the container on the males' behavior.

After the fights, the animals were kept in individual aquaria for seven more days, in order to check for molt state, which can affect aggressiveness (Moore 2007). All animals that died or molted during these seven days were excluded from the analyses ($n = 3$ out of a total of 90 experimental males; no females died/molting during the experiment). At the end of the experiment, all surviving animals were returned to their natural habitat.

Behavioral Analyses

For the quantification of behavioral acts, the 20 min recording time was divided into 5-s intervals (a total of 240 intervals) and during each interval, an aggression level was assigned to each male. This aggression level was determined according to the score table for *A. longirostri* developed by Ayres-Peres et al. (2011a), in which each act is assigned a score ranging from -2 (submissive acts such as fleeing or tail-flip) to 5 (intense combat). Repeatedly, more than one aggressive acts could be detected within one interval, and

therefore a hierarchy level was established following the suggestions of Breithaupt and Eger (2002) and Ayres-Peres et al. (2011a). This hierarchy is based on the meaning of the score to the fight outcome (i.e., aggressive acts are more important to determine the winner/loser than non-aggressive acts), and proceeds as follows: the most aggressive acts 5, 4 and 3 outrank (>) all the other levels (2, 1, 0, -1, -2); and within the first three levels, $5 > 4 > 3$, according to aggression levels. Next, -2 outranks -1, and both of these outrank 0, 1 and 2, since -2 and -1 are submissive acts (e.g., tail-flip and fleeing, respectively), they have more importance for the outcome of the fight than the non-aggressive acts 0, 1 and 2 (e.g., immobility and walking around the arena).

For data analyses, only the first three bouts within the 20-min recording period were used. If all bouts had been analyzed, the time that animals allocate to this kind of activity could have been overestimated. This was done because it is widely known that animals tend to fight more in laboratory studies due to the limited space of the arenas (Bergman and Moore 2003).

Dependent variables measured

1. The duration of a fight (sum of the three bouts). A bout was initiated when one of the males approached and the other did not flee. It was deemed to be finished when the animals did not interact for 5 s after they backed away or fled (Goessmann et al. 2000).
2. The time that each male spent performing aggressive acts (scores: 3, 4 and 5) and submissive acts (scores: -2 and -1) was determined. The animal that spent more time performing aggressive acts was deemed the “winner” and the other the “loser” (Karavanich and Atema 1998; Ayres-Peres et al. 2011a).
3. Latency period: the time that the males took from the beginning of the recording until the first bout (Ayres-Peres et al. 2011a).
4. The total number of antennal whips that each male performed during the first three bouts. This number was divided by the time spent fighting, to calculate the number of antennal whips/second.
5. The total time that the males spent less than 0.5 BL away from the female’s container. This was noted after the end of the first bout. When another bout was initiated (see dependent variable 1), the counting stopped, and restarted only after the bout ended.

Statistics

In order to perform a one-way ANOVA with a Tukey HSD post-hoc test, all data were log-transformed ($\log(x+1)$) in order to fit the test's premises. When data were not normalized, a Kruskal-Wallis test with a Mann-Whitney post-hoc test was used. For tests among winners and losers in the same treatment (dependent variable 5), a Wilcoxon Signed-Rank test was adopted. The significance level used for all tests was 5%. All statistical tests were performed using the R software (R Development Core Team 2008).

Results

The duration of fights differed among the treatments (one-way ANOVA; $F_{4,40} = 8.949$, $p < 0.0001$) (Fig. 2; Table S1). Males fought for a longer period when there was no female in the arena, or when a sexually immature female was present (Fig. 2). However, there was no difference between the FmatV and the other treatments (Fig. 2). The same scenario was found for the time that winners and losers spent performing aggressive acts (one-way ANOVA; $F_{4,40} = 9.24$, $p < 0.0001$; $F_{4,40} = 6.674$, $p = 0.0005$, respectively) (Fig. 3; Table S2, S3). For submissive acts, there was no significant difference between the treatments, either for winners or for losers (Kruskal-Wallis; winners: $df = 4$, $\chi^2 = 8.3403$, $p > 0.05$; losers: $df = 4$, $\chi^2 = 4.5449$, $p > 0.05$). The latency period did not differ between treatments (Kruskal-Wallis; $df = 4$, $\chi^2 = 5.1501$, $p > 0.05$) (Fig. 4), and the number of antennal whips/second also did not differ (Kruskal-Wallis; winners: $df = 4$, $\chi^2 = 3.2431$, $p > 0.05$; losers: $df = 4$, $\chi^2 = 2.1315$, $p > 0.05$; Table 1).

The time that the winners spent near the female container differed between the treatments (Kruskal-Wallis; $df = 4$, $\chi^2 = 15.5707$, $p = 0.0037$). The winners in the FmatCV treatment spent significantly more time near the container than in all other treatments, with the exception of the treatment without a female (Fig. 5). However, a similar difference was not found among the losers (Kruskal-Wallis; $df = 4$, $\chi^2 = 6.9569$, $p > 0.05$). When the winners were compared with the losers, the only difference was in the FmatCV treatment (Wilcoxon Signed-Rank; $V = 1$, $p = 0.013$) (Fig. 5).

Discussion

Game-theory predicts that investment in aggression increases (i.e., time, intensity and energy) as resources get more valuable (Maynard-Smith 1974; Enquist and Leimar 1987; Gherardi 2002; Moore 2007). Females are regarded as a highly valuable resource for males in most animal species (Grant et al. 2000; Sneddon et al. 2003; Bro-Jørgensen 2007; Dennenmoser and Thiel 2007; Fletcher and Hardege 2009). Thus, we expected that males would fight longer and more intensely in the presence than in the absence of a female. Our results demonstrate that aeglid males invest less in aggression when a sexually mature female is present. This result refutes our initial hypothesis. There are three possible explanations for our results, which are not mutually exclusive. First, males may not be able to precisely assess female receptivity, lowering the subjective value of the resource. In brachyuran crabs (Crustacea), female receptivity is predictable since it is linked to a physical event, the molt (Asakura 2009). This scenario is seen, for example, in the brachyuran *Carcinus maenas* (Linnaeus 1758). Males fight for longer and more intensively for receptive females, both with only chemical cues and with the presence of the female in the arena (Sneddon et al. 2003). Thus, females in this species may be a predictable resource in time, since they cannot hide their reproductive status due to the molt event, which in turn makes them a defensible resource (Brown 1964; Grant et al. 2000).

In Aeglidae, female receptivity is not linked to any physical event (Almerão et al. 2010; Pérez-Barros et al. 2011), therefore, female status is not easily detected. Alternatively, females may be using this disconnection between physical event and receptivity to hide their receptive status, to allow them to choose between males (Jivoff and Hines 1998; Diaz and Thiel 2004; Thiel and Correa 2004). In both cases, females can benefit from this lower aggression by being less harassed by the males, lowering the risk of injury. As these animals live in high densities (Bueno and Bond-Buckup 2000; Bueno et al. 2007) this hypothesis seems plausible, since the encounter rate would theoretically be high. This process would make the receptive females an unpredictable resource in both space and time. Thus, males may fight for other resources that would allow access to females, for example, areas with coarse particulate organic matter, which are areas with a high proportion of food where aeglids tend to congregate (Bücker et al. 2008). Studies on intersexual communication in freshwater crayfish provide further evidences for this hypothesis. Blindfolded males of *Pacifastacus leniusculus* (Dana 1852) reduced aggression and aggressive signaling after receiving chemical cues from receptive females (Berry and Breithaupt 2010). Therefore, it is

plausible that this reduction in aggressive levels may impact the competition for mates. Hence, further studies are needed to elucidate how the differences in mating strategies (e.g. post-molt and intermolt mating) influence mate competition.

Secondly, differences in the evaluation of the value of the resource may occur, leading to differences in the perceived value between the combatants. Enquist and Leimar (1987) demonstrated through mathematical simulations that when combatants assign different values to a disputed resource, fights tend to be shorter as the difference in the perceived value increases. This may be happening in our case. Males may evaluate female receptivity differently due to informational asymmetry derived from female preference: the female might have a preference for one male and only release cues when this male is close to her, but not when the other male approaches. Therefore, males would differ in their evaluations because they receive different information concerning the female's reproductive state. These cues are released with the urine, and therefore may be under the control of the female (Atema and Steinbach 2007). Females can remain "chemically quiet" (Atema 1995) until the preferred male approaches to avoid harassment from less-preferred males, and thus cause information asymmetry between the males. A similar strategy is thought to occur in other crustaceans (lobster: Atema and Cowan 1986; rock shrimp: Díaz and Thiel 2004).

Lastly, males may be releasing cues with more emphasis in order to finish the fight without the need to expend excessive energy. Therefore, they would decrease the cost of obtaining information about the opponent, finishing the fight quickly (Enquist and Leimar 1987). Still, there was no difference in the number of antennal whips between the treatments (Table 1). This indicates that, although antennal whips are used by some arthropods during agonistic fights (Hofmann and Schildberger 2001), this type of cue was not responsible for decreasing the intensity of the fights. Visual information is more commonly utilized by semi-terrestrial or shallow-water species of crustaceans (Salmon 1983; Hughes 1996), but recently, more examples of its use have been discovered (male aggregations: Díaz and Thiel 2004; individual recognition: van der Velden et al. 2008). Hence, it could be expected that *A. longirostri* uses some kind of visual cue, since it is a shallow-water species. However, no stereotyped visual display was observed in agonistic fights in this study, or by Ayres-Peres et al. (2011a). Hence, it is unlikely that visual cues play an important role in the establishment of dominance in these crustaceans. On the other hand, the chemical medium is widely employed by crustaceans in agonistic bouts (Atema and Steinbach 2007). Chemical cues released with the urine (Breithaupt and Atema 2000) are involved in several processes related to dominance (Breithaupt 2011). It has been shown that strong aggressive intent increases the probability of

urine release; and aggressive acts only trigger responses when they are performed together with urine release (Breithaupt and Atema 2000; Breithaupt and Eger 2002). Thus, males could release more urine when sexually mature females were present, altering the social status of the loser sooner than when competing for other resources (Bergman and Moore 2005). The loser could, then, allocate the time saved to search for other receptive females away from the dominant male. However, this type of cue could not be quantified within our experimental design, and consequently this subject would require further study.

The difference in duration and aggressiveness of fights between treatments with mature females was smaller when males could receive chemical cues (Fig. 2 and 3), indicating the existence of a chemical cue released by the female that advertises her reproductive state. The utilization of cues (or chemical signals sensu Wyatt 2010) that demonstrates reproductive status has been reported for many species of fishes, terrestrial arthropods, and crustaceans (Thiel & Breithaupt 2011). The aquatic environment is more suitable for chemical cues than for other cues (Rohr et al. 2004), because it is more turbid than terrestrial environments, making the use of visual cues more difficult (Atema & Steinbach 2007). This relationship is seen in Figs. 2 and 3. When only chemical cues were used, the males had more similar fights than if they used both senses. When only visual cues were used, the males took longer to establish dominance, although not statistically different from any treatment. This indicates that chemical cues played a more important role than visual cues for these aeglids. This relative importance of cues differs from the rock shrimp *Rhynchocinetes typus* Milne Edwards 1837, where males also employ visual cues to locate receptive females (Díaz and Thiel 2004), but follows the pattern found for freshwater crayfishes (Aquiloni and Gherardi 2008, 2010).

Albeit there is no statistical difference in Fig. 4, there was a tendency for shorter latency periods in the FmatCV treatment. In this treatment, females can use composite stimuli (visual and chemical cues), but they can also receive those cues from the males. This might induce females to release more chemicals themselves, further accelerating the establishment of dominance between the males. This scenario is entirely feasible, since male crayfish presented reduced aggressiveness when female cues are present (Berry and Breithaupt 2010), which can thus leave to acceleration in the establishment of dominance. Atema and Steinbach (2007) stated that when groups of the American lobster, *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837, are introduced in a new tank, males stop fighting to mate with receptive females.

The fact that winners spent significantly more time near the container when the female used two types of cues (FmatCV) neither corroborates nor refutes our second hypothesis, that chemical cues would play a more important role, since there are also chemical cues in this treatment. However, this observation demonstrates that males need both cues to locate the female with precision. The female behaviors may have biased the results, since the container impeded her from approaching and/or moving away from either male. Their behavior can be important for mating, as shown for *P. leniusculus*, where, even with a female dummy releasing the chemical cues of a live receptive female, males would not complete the mating behavior sequence (Berry and Breithaupt 2008). However, the same study provided evidence that males did recognize female status; therefore, our results cannot be entirely discarded. Thus, another possible explanation for the results shown in Fig. 5 is that the container altered the traceability of the chemical cue. The urine is released in forward jets and loses its directionality with distance and time (Atema and Steinbach 2007; Weissburg 2011). The perforations of the container may have accelerated the loss of directionality. Even though we cannot rule out this hypothesis completely, there are two reasons why it may not be occurring: (i) there may not be any intended directionality, because females may not be able to retain the cues that reveal their reproductive status (Thiel and Hinojosa 2003); (ii) composite stimuli are widely used in reproductive behaviors in crustaceans (Berry and Breithaupt 2010; Hebets and Rundus 2011). Visual and chemical cues could be communicating different parts of the same information (Munoz and Blumstein 2012); however, since we do not know whether they are indeed signals, we can only conjecture about their meaning to the species (Hebets and Rundus 2011). In crustaceans, the use of these two cues to estimate the female's receptivity has been shown for several crayfish species (Acquistapace et al. 2002; Aquiloni and Gherardi 2008, 2010; Breithaupt 2011), which are ecologically similar to aeglids (Ayres-Peres et al. 2011a, 2011b). However, if they are indeed signals, then we can make assumptions about what is seen in Fig. 5. When there is only one stimulus, no difference arises (FmatC and FmatV), but when they are released together there is a difference (FmatCV). Therefore, males of *A. longirostri* could be using the chemical cue to assess the female's reproductive status, and the visual cue to locate her with precision. Many species utilize bimodality to decrease the uncertainty of a cue (Nonacs and Blumstein 2010). Imperfect information about an event can lead to costly errors for the animal, with the loss of opportunities or overestimation of the probability of an event, resulting in loss of time and energy (Munoz and Blumstein 2012). Therefore, it is expected that males employ composite stimuli to assess the female's reproductive status; the loss of an opportunity to mate may decrease the animal's fitness. The

variability of the aquatic medium may also favor the use of composite stimuli (Hebets and Rundus 2011). Since streams alter from riffles to pools, cues may propagate differently according to the flow and turbidity of these environments (Weissburg 2011). Thus, aeglids may have to use several cues to receive precise information, according to the micro-environment where they are located.

In conclusion, males perform shorter and less intense fights for receptive females, probably because these females are an unpredictable resource in space and time, and it is therefore more economical to defend other vital resources for females, or for their attraction. The chemical cue is important for demonstrating the reproductive status of the female, and it may be under her control, which could lead to information asymmetry between the males (i.e., the preferred male would receive information about her status and the other male would not). However, the visual cue also has some role in the evaluation/location of the female. Thus, because of the population biology and behavioral characteristics of aeglids, this group of crustaceans shows promise for the elucidation of questions related to sexual selection and aggression in animals that live in high densities in freshwater environments.

Acknowledgments

The authors are grateful to MSc. Marcelo Marchet Dalosto and Aimée Ferreira Siqueira for their help with the experiments and to MSc. Francisco Diogo Rocha Sousa for his help with the figures. They are also grateful to the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the scholarship to AVP, the doctoral scholarship to LAP and the productivity grant to SS; to an anonymous reviewer for his comments of the manuscript; and to Dr. Martin Thiel for his extensive comments, which helped to substantially improve the manuscript, and his help through the entire editorial process.

Ethical Standards

All animals were sampled, maintained and returned to the natural environment under license from IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente), number 14180-1, granted on December 4, 2007 and according to the applicable statutes (Law number 5197, of January 3, 1967; Resolutions: number 16 of March 4, 1994 and number 332 of March 13, 1990).

References

- Acquistapace P, Aquiloni L, Hazlett BA, Gherardi F (2002) Multimodal communication in crayfish: sex recognition during mate search by male *Austropotamobius pallipes*. *Can J Zool* 80:2041–2045
- Almerão M, Bond-Buckup G, Mendonça Jr MS (2010) Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. *J Ethol* 28:87-94
- Aquiloni L, Gherardi F (2008) Assessing mate size in the red swamp crayfish *Procambarus clarkii*: effects of visual versus chemical stimuli. *Freshwater Biol* 53:461-469
- Aquiloni L, Gherardi F (2010) Crayfish females eavesdrop on fighting males and use smell and sight to recognize the identity of the winner. *Anim Behav* 79:265-269
- Aquiloni L, Gonçalves V, Inghilesi AF, Gherardi F (2012) Who's what? Prompt recognition of social status in crayfish. *Behav Ecol Sociobiol* 66: 785-790
- Asakura A (2009) The evolution of mating systems in decapod crustaceans. In: Martin JW, Crandal KA, Felder DL (eds.) *Decapod Crustacean Phylogenetics*. CRC Press, Boca Raton, pp 121-183
- Atema J (1995) Chemical signals in the marine environment: dispersal, detection, and temporal signal analysis. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:62-66
- Atema J, Cowan DF (1986) Sex-identifying urine and molt signals in the lobster *Homarus americanus*. *J Chem Ecol* 12:2065-2080
- Atema J, Steinbach MA (2007) Chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*, and other decapod Crustacea. In: Duffy JE, Thiel M (eds.) *Evolutionary ecology of social and sexual systems - Crustaceans as model organisms*. Oxford University Press, New York, pp 115-147
- Ayres-Peres L, Araujo PB, Santos S (2011a) Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). *J Crustacean Biol* 31(3):379-388
- Ayres-Peres L, Coutinho C, Baumart JS, Gonçalves AS, Araujo PB, Santos S (2011b) Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans. *Nauplius* 19(1):41-54
- Bergman DA, Moore PA (2003) Field observations of intra-specific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *Biol Bull* 205:26-35
- Bergman DA, Moore PA (2005) Prolonged exposure to social odours alters subsequent social interactions in crayfish (*Orconectes rusticus*). *Anim Behav* 70:311-318
- Berry FC, Breithaupt T (2008) Development of behavioural and physiological assays to assess discrimination of male and female odours in crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Behaviour* 145:1427–1446
- Berry FC, Breithaupt T (2010) To signal or not to signal? Chemical communication by urine-borne signals mirrors sexual conflict in crayfish. *BMC Biol* 8:25
- Breithaupt T (2011) Chemical communication in crayfish. In: Breithaupt T, Thiel M (eds) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 257-276
- Breithaupt T, Atema J (2000) The timing of chemical signaling with urine in dominance fights of male lobsters (*Homarus americanus*). *Behav Ecol Sociobiol* 49:67–78
- Breithaupt T, Eger P (2002) Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. *J Exp Biol* 205:1221-1231

- Bro-Jørgensen J (2007) The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids. *Evolution* 61:1316–1326
- Brown JL (1964) The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull* 76:160-169
- Bücker F, Gonçalves R, Bond-Buckup G, Melo AS (2008) Effect of environmental variables on the distribution of two freshwater crabs (Anomura: Aeglidae). *J Crustacean Biol* 28(2):248-251
- Bueno AAP, Bond-Buckup G (2000) Dinâmica populacional de *Aegla platensis* (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). *Rev Bras Zool* 17(1):43-49
- Bueno SLS, Shimizu RM, Rocha SS (2007) 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. *J Crustacean Biol* 27(4):553-559
- Bushmann PJ, Atema J (2000) Chemically mediated mate location and evaluation in the lobster, *Homarus americanus*. *J Chem Ecol* 26:883–899
- Christy JH, Rittschof D (2011) Deception in visual and chemical communication in Crustaceans. In: Breithaupt T, Thiel M (eds.) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 313-333
- Colpo KD, Oliveira LR, Santos S (2005) Population biology of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) from Ibicuí-Mirim River, Itaáira, RS, Brazil. *J Crustacean Biol* 25:495-499
- Dalosto M, Santos S (2011) Differences in oxygen consumption and diel activity as adaptations related to microhabitat in Neotropical freshwater decapods (Crustacea). *Comp Biochem Phys A* 160:461-466
- Dennenmoser S, Thiel M (2007) Competition for food and mates by dominant and subordinate male rock shrimp, *Rhynchocinetes typus*. *Behaviour* 144:33-59
- Díaz ER, Thiel M (2004) Chemical and visual communication during mate searching in rock shrimp. *Biol Bull* 206:134-143
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223
- Enquist M, Leimar O (1987) Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *J Theor Biol* 127:187-205
- Fletcher N, Hardege JD (2009) The cost of conflict: agonistic encounters influence responses to chemical signals in the European shore crab. *Anim Behav* 77:357-361
- Gherardi F (2002) Behaviour. In: Holdich DM (ed.) *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science, Oxford, pp 258–290
- Gherardi F, Atema J (2005) Memory of social partners in hermit crab dominance. *Ethology* 111:271-285
- Gherardi F, Tricarico E (2011) Chemical Ecology and Social Behavior of Anomura. In: Breithaupt T, Thiel M (eds.) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 297-313
- Goessmann C, Hemelrijk C, Huber R (2000) The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behav Ecol Sociobiol* 48:418-428
- Goldberg JL, Grant JWA, Lefebvre L (2001) Effects of the temporal predictability and spatial clumping of food on the intensity of competitive aggression in the *Zenaida* dove. *Behav Ecol* 12:490-495
- Grant JWA, Gaboury CL, Levitt HL (2000) Competitor-to-resource ratio, a general formulation of operational sex ratio, as a predictor of competitive aggression in Japanese medaka (Pisces: Oryziidae). *Behav Ecol* 11:670-675

- Guilford T, Dawkins MS (1991) Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim Behav* 42:1–14
- Hebets EA, Rundus AS (2011) Chemical Communication in a Multimodal Context. In: Breithaupt T, Thiel M (eds.) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 335-354
- Hofmann HA, Schildberger K (2001) Assessment of strength and willingness to fight during aggressive encounters in crickets. *Anim Behav* 62:337-348
- Hölldobler B (1999) Multimodal signals in ant communication. *J Comp Physiol A* 184:129–141
- Hughes M (1996) The function of concurrent signals: visual and chemical communication in snapping shrimp. *Anim Behav* 52:247-257
- Hunt J, Breuker CJ, Sadowski JA, Moore AJ (2009) Male-male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. *J Evolution Biol* 22:13-26
- Jivoff P, Hines AH (1998) Effect of female molt stage and sex ratio on courtship behavior of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar Biol* 131:533-542
- Kamio M, Reidenbach MA, Derby CD (2008) To paddle or not: context dependent courtship display by male blue crabs, *Callinectes sapidus*. *J Exp Biol* 211:1243-1248
- Karavanich C, Atema J (1998) Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobster, *Homarus americanus*. *Behaviour* 135(6):719-730
- Kokko H, Jennions MD (2008) Parental investment, sexual selection and sex ratios. *J Evolution Biol* 21:919-948
- Lott, DF (1991) *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge
- Maynard Smith J (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J Theor Biol* 47:209-221
- Moore PA (2007) Agonistic behaviour in freshwater crayfish: The influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. In: Duffy JE, Thiel M (eds.) *Evolutionary ecology of social and sexual systems - Crustaceans as model organisms*. Oxford University Press, New York, pp 91-112
- Munoz NE, Blumstein DT (2012) Multisensory perception in uncertain environments. *Behav Ecol* 23:457-462
- Nonacs P, Blumstein DT (2010) Predation risk and behavioral life history. In: Westneat DF, Fox CW (eds.) *Evolutionary behavioral ecology*. Oxford University Press, New York, pp 207-221
- Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *J Theor Biol* 47:223-242
- Partan S, Marler P (1999) Communication goes multimodal. *Science* 283:1272–1273
- Partan S, Marler P (2005) Issues in the classification of multimodal communication signals. *Am Nat* 166:231–245
- Pérez-Barros P, Calcagno JA, Lovrich GA (2011) Absence of a prezygotic behavioural barrier to gene flow between the two sympatric morphs of the squat lobster *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) (Decapoda: Anomura: Galatheidae). *Helgol Mar Res* 65:513-523
- R Development Core Team (2008) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Rohr JR, Park D, Sullivan AM, McKenna M, Propper CR, Madison DM (2004) Operational sex ratio in newts: field responses and characterization of a constituent chemical cue. *Behav Ecol* 16:286-293
- Rowe C, Guilford T (1999) The evolution of multimodal warning displays. *Evol Ecol* 13:655–671
- Salmon M (1983) Courtship, mating systems; and sexual selection in decapods. In: Rebach S, Dunham D (eds) *Studies in Adaptation: The Behavior of Higher Crustaceans*. John Wiley & Sons, New York, pp 143-169

- Santos S, Ayres-Peres L, Cardoso RCF, Sokolowicz CC (2007) Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglididae). *J Nat Hist* 42:1027-1037
- Schütz D, Taborsky M (2011) Sexual selection in the water spider: female choice and male-male competition. *Ethology* 117:1101-1110
- Smallegange IM, Sabelis MW, van der Meer J (2007) Assessment games in shore crab fights. *J Exp Mar Biol Ecol* 351:255-266
- Skog M, Chandrapavan A, Hallberg E, Breithaupt T (2009) Maintenance of dominance is mediated by urinary chemical signals in male European lobsters, *Homarus gammarus*. *Mar Freshw Behav Phy* 42(2):119–133
- Sneddon LU, Huntingford FA, Taylor AC, Clare AS (2003) Female sex pheromone-mediated effects on behavior and consequence of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*). *J Chem Ecol* 29(1):55-70
- Sokolowicz CC, López-Greco LS, Gonçalves R, Bond-Buckup G (2007a) The gonads of *Aegla platensis* Schmitt (Decapoda, Anomura, Aeglididae): a macroscopic and histological perspective. *Acta Zool-Stockholm* 88:71-79
- Sokolowicz CC, Ayres-Peres L, Santos S (2007b) Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Iheringia Sér Zool* 97(3):235-238
- Takács S, Mistal C, Gries G (2003) Communication ecology of webbing clothes moth: attractiveness and characterization of male-produced sonic aggregation signals. *J Appl Entomol* 127: 127–133
- Thiel M, Breithaupt T (2011) Chemical Communication in Crustaceans: Research Challenges for the Twenty-First Century. In: Breithaupt T, Thiel M (eds.) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 3-23
- Thiel M, Correa C (2004) Female rock shrimp *Rhynchocinetes typus* mate in rapid succession up a male dominance hierarchy. *Behav Ecol Sociobiol* 57:62-68
- Thiel M, Espinoza-Fuenzalida NL, Acuña E, Rivadeneira MM (2012) Annual brood number and breeding productivity of squat lobsters (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the continental shelf of the SE Pacific – Implications for fisheries management. *Fish Res* 123-129:28-37
- Thiel M, Hinojosa I (2003) Mating behavior of female rock shrimp *Rhynchocinetes typus* (Decapoda: Caridea) indication for convenience polyandry and cryptic female choice. *Behav Ecol Sociobiol* 55:113-121
- Turra A, Denadai MR (2003) Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. *Braz J Biol* 63:537-544
- Vahl WK, Lok T, van der Meer J, Piersma T, Weissing FJ (2005) Spatial clumping of food and social dominance affect interference among ruddy turnstones. *Behav Ecol* 16:834-844
- Van der Velden J, Zheng Y, Patullo BW, Macmillan DL (2008) Crayfish recognize the faces of fight opponents. *PLoS ONE* 3(2): e1695. doi:10.1371/journal.pone.0001695
- Viau VE, Greco LSL, Bond-Buckup G, Rodríguez EM (2006) Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglididae). *Acta Zool-Stockholm* 87:253-264
- Weissburg MJ (2011) Waterborne Chemical Communication: Stimulus Dispersal Dynamics and Orientation Strategies in Crustaceans. In: Breithaupt T, Thiel M (eds.) *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York, pp 63-85

Wyatt TD (2010) Pheromones and signature mixtures: defining species-wide signals and variable cues for individuality in both invertebrates and vertebrates. *J Comp Physiol A* 196:685–700

Zimmermann BL, Aued AW, Machado S, Manfio D, Scarton LP, Santos S (2009) Behavioral repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. *Zoologia* 26(1):5-11

Figures & Tables

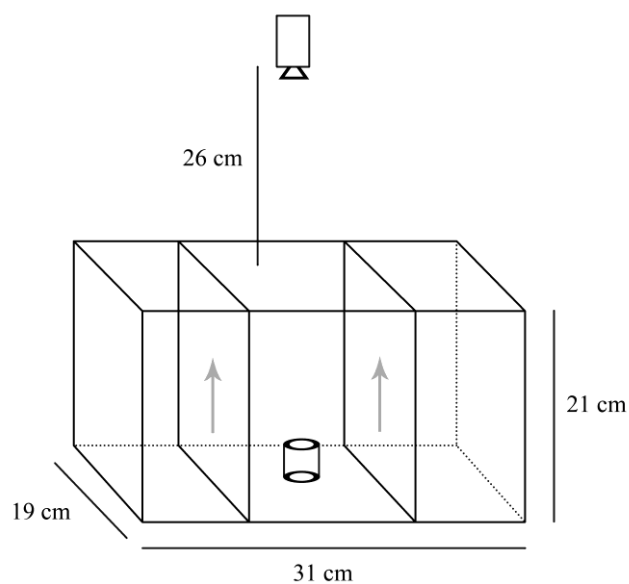


Fig. 1 Schematic figure of the experimental setup. The males were accommodated in opposite extremities of the aquarium, separated by two removable opaque plastic dividers. The female was accommodated inside the central container (diameter: 6 cm; height: 7 cm). All animals were acclimated for 20 min, and then the dividers were lifted and left males interact for another 20 min, which were recorded. The central container that held the female varied according to the treatment (see Material & Methods)

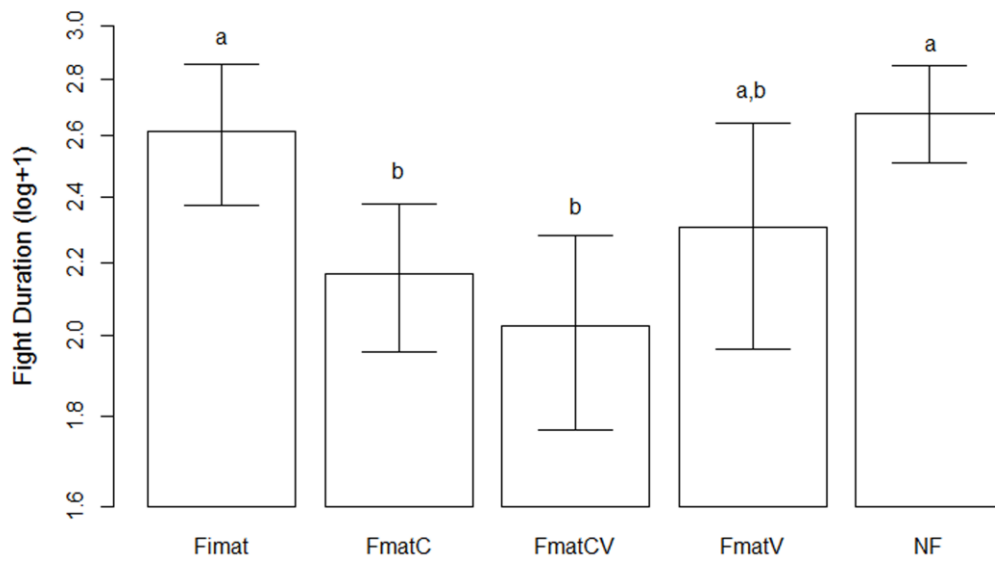


Fig. 2 Duration (s) (log+1) (mean \pm SD) of fights between males of *Aegla longirostri*. Different letters denote statistical difference by the post-hoc Tukey HSD test ($p < 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)

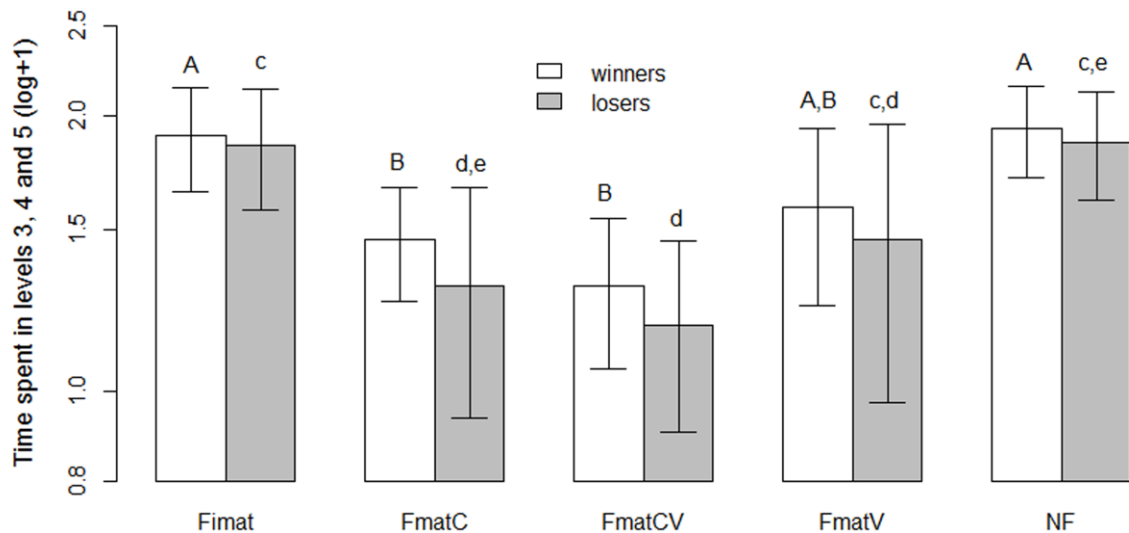


Fig. 3 Total time (s) (log+1) (mean \pm SD) that winners (white bars) and losers (gray bars) spent performing aggressive acts (levels 3, 4 and 5). Capital letters denote statistical differences between the winners, lowercase between losers. Post-hoc Tukey HSD test ($p < 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)

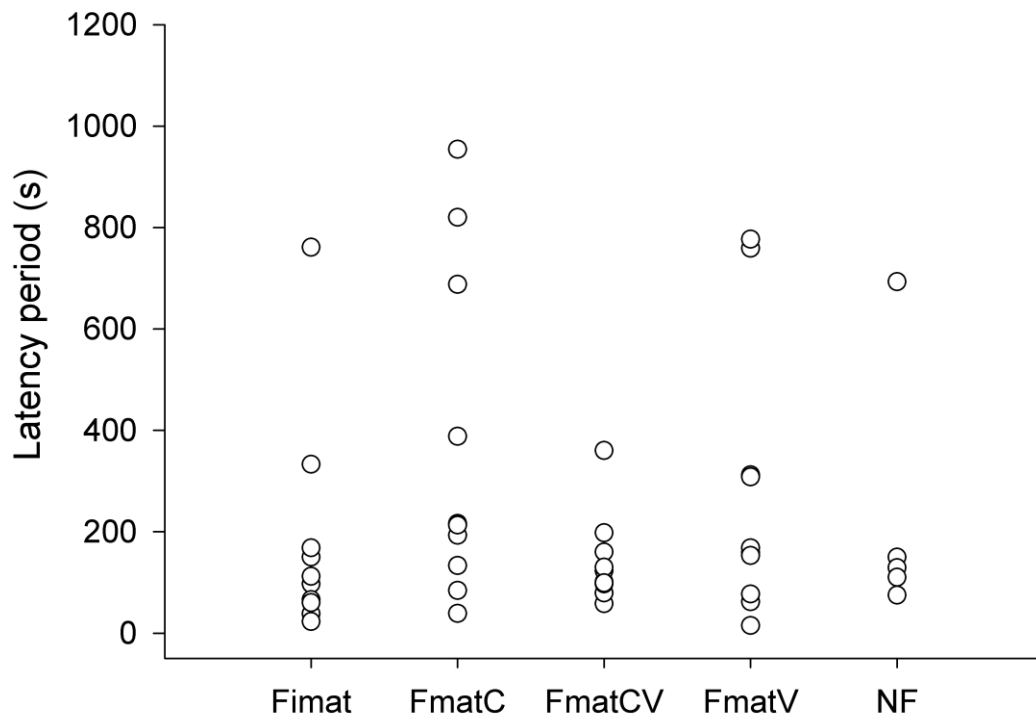


Fig. 4 Latency period (s) (time males took to initiate the first bout). A Kruskal-Wallis test was used but with no significant difference ($p > 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)

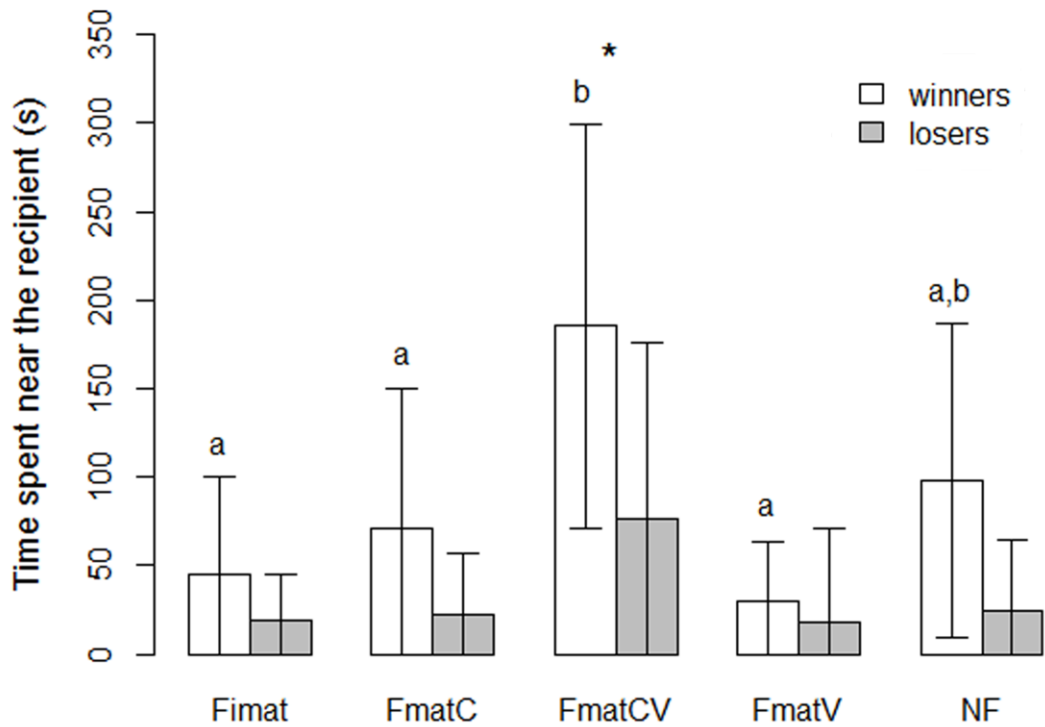


Fig. 5 Time (s) (mean \pm SD) that winners (white bars) and losers (gray bars) spent near the container in the center of the arena. Different letters denote statistical difference between winners with post-hoc Mann-Whitney test. Asterisk (*) denotes difference between winners and losers with Wilcoxon Signed-Rank test ($p < 0.05$). There was no statistical difference between the losers. (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)

Table 1 Medians \pm SD of the antennals whips. s^{-1} of winners and losers in each treatment. A Kruskal-Wallis test was used but with no significant difference ($p > 0.05$). (Fimat = Sexually immature female present; FmatC = Sexually mature female with chemical signal only; FmatCV = Sexually mature female with both chemical and visual signals; FmatV = Sexually mature female with visual signal only; NF = No female present)

Treatment	Winner Whips. s^{-1}	Loser Whips. s^{-1}
Fimat	0.16 \pm 0.09	0.16 \pm 0.09
FmatC	0.19 \pm 0.11	0.12 \pm 0.06
FmatCV	0.13 \pm 0.17	0.1 \pm 0.08
FmatV	0.18 \pm 0.08	0.1 \pm 0.11
NF	0.12 \pm 0.05	0.15 \pm 0.06

ARTIGO 02

Preferência sexual e meios de comunicação: evidências em crustáceos anomuros de água-doce

Alexandre Varaschin Palaoro¹; Aimée Ferreira Siqueira¹ & Sandro Santos¹

1 – Laboratório de Carcinologia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal. Universidade Federal de Santa Maria, Avenida Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, Brazil. CEP: 97105-900.

Resumo

O dimorfismo sexual pode evoluir através de diversos processos genéticos e ecológicos. Este estudo investigou se o dimorfismo sexual presente em *Aegla longirostri* pode ser explicado através da preferência de parceiros, e quais métodos de comunicação são utilizados para avaliar potenciais parceiros. Para isso, foi utilizado um aquário em Y, e os decápodos foram separados em grupos de três, de acordo com o tratamento, aonde um animal era utilizado como discriminador e os outros como alvos a serem escolhidos. Os machos adultos foram usados como discriminadores, com fêmeas maduras e imaturas sexualmente como alvos; as fêmeas maduras como discriminadoras e machos grandes e pequenos como alvos; similar ao arranjo anterior, porém alterando-se os estímulos que as fêmeas poderiam receber dos machos alvos: em um tratamento, eles poderiam emitir apenas estímulos visuais e, em outro tratamento, apenas estímulos químicos. Assim, verificou-se que machos não demonstraram preferência por fêmeas de nenhum tratamento. Contudo, houve uma grande variação no tempo que estes permaneceram no corredor com fêmeas maduras. As fêmeas demonstraram preferência por machos grandes, porém somente quando elas poderiam receber estímulos químicos e visuais concomitantemente. Com isto, machos podem não apresentar escolha por causa da preferência da própria fêmea: provavelmente ela só demonstra seu *status* quando o macho preferido está próximo; ou somente machos de alta qualidade conseguem perceber o *status* da fêmea, fazendo com que poucos consigam realizar a escolha. Por outro lado, a preferência da fêmea por machos maiores pode explicar o maior tamanho do armamento e do corpo dos machos, e a necessidade da fêmea em utilizar estímulos compostos para escolher pode ser uma consequência da sua própria preferência: ela necessita de muita informação para fazer a escolha.

Palavras-chave: estímulos bimodais; preferência fenotípica; Aeglididae

Abstract

Sexual dimorphism can evolve through several genetic and ecological processes. Here, we investigate if the sexual dimorphism presented in *Aegla longirostri* could be explained by mate preference, and what communication pathways are used to evaluate potential mates. Thus, we used a Y-maze and arranged the decapods in groups of three, according to the treatment, where one animal was used as the chooser and the others as targets. We used adult males as choosers with sexually immature and mature females as targets; mature females as choosers with large and small males as targets; in a similar arrangement of the second group, we altered the stimuli females could receive from the males: males could use only visual cues in one treatment and in the other males could only use chemical cues. Males did not show preference for mature or immature females, but they presented a high variance in the time spent with the mature female. Females showed preference for the large male, but only when she receives chemical and visual cues. Therefore, males may not be presenting preference due to female's own preference: she only advertises her status when a preferred male is around; or when only high quality males can perceive her status, making only a few of them able to choose. On the other hand, females' preference for large mates can explain the larger body and armament size of males, and her need to use composite stimuli may be a consequence of her own choosiness: she needs a lot of information to make the choice.

Keywords: bimodal stimuli; phenotypic preference; Aeglididae

Introdução

A seleção sexual é uma força seletiva que tem sido investigada intensamente nas últimas décadas. Sua forma e intensidade podem resultar nos ornamentos conspícuos que são vistos na natureza (ANDERSSON, 1994; COTTON et al., 2006). Há diversas formas de atuação da seleção sexual, porém, as duas mais clássicas são através de preferências sexuais e competição intrasexual (BISAZZA & MARIN, 1995). A preferência das fêmeas por um determinado fenótipo pode fazer com que as fêmeas se associem com machos que possuem apenas uma série determinada de características, preterindo as outras possíveis características demonstradas pelos machos (SNEAD & ALCOCK, 1985). Essa preferência das fêmeas é relacionada à qualidade do macho (BERGLUND et al., 1996). Ao acasalar com determinados

machos, as fêmeas podem se assegurar de que a qualidade dos machos será transmitida à prole, aumentando a aptidão de ambos os sexos (QVARNSTRÖM & FORSGREN, 1998). Com isso, gera-se um cenário de acasalamentos não aleatórios, aonde um determinado fenótipo de machos é mais bem-sucedido do que os outros (GHERARDI et al., 2006). Acasamentos não aleatórios podem influenciar a genética, a morfologia e até a demografia das populações de algumas espécies (PARKER & PARTRIDGE, 1998), podendo inclusive promover especiação (QVARNSTRÖM et al., 2006; VAN DOORN et al., 2009).

Outro processo que pode influenciar a seleção sexual é a competição intrasexual por parceiros. Apesar de existirem diversas formas de competição por fêmeas, a agressão é uma das formas mais conspícuas (HUNT et al., 2009). Nesse contexto, quanto maior a competição por fêmeas, maior tende a ser a agressão utilizada. Dessa forma, os armamentos e o tamanho corporal dos machos se tornam fundamentais na defesa e no acesso a parceiros sexuais de qualidade (EMLEN, 2008).

Em crustáceos, os machos geralmente possuem corpos e armamentos (i.e., quelípodos) maiores que as fêmeas. Esse padrão pode ter evoluído devido à necessidade de competir pelo acesso às fêmeas, uma vez que garantir este acesso leva ao acasalamento (SNEDDON et al., 2003; FLETCHER & HARDEGE, 2009). Porém, PALAORO et al. (2013) verificaram que em *Aegla longirostri*, um anomuro de água-doce, os machos lutam com menor intensidade e por menos tempo na presença de fêmeas maduras. Apesar de os quelípodos e o maior tamanho corporal serem utilizados em outros contextos (combates por abrigo: GHERARDI, 2002; por comida: WILLIAMS et al., 2006; *status* de dominância: DALOSTO et al., 2013), a competição direta pelas fêmeas não se faz presente e, assim, provavelmente não influenciou na manutenção do padrão dimórfico presente em eglídeos, uma vez que há menor investimento em agressão na presença de potenciais parceiras.

Neste contexto, o dimorfismo marcante presente em várias espécies de Aeglidae (COLPO et al., 2005; OLIVEIRA & SANTOS, 2011; TREVISAN & SANTOS, 2012) pode resultar da preferência das fêmeas por machos com corpos e quelípodos maiores. O maior tamanho dos machos normalmente é um indicador de seu *status* de dominância (THIEL & CORREA, 2003). Machos dominantes possuem melhores recursos ou melhores acessos a estes como, por exemplo, o melhor território e um bom abrigo (MOORE, 2007), o que pode torná-los mais atrativos às fêmeas (BUZZATO & MACHADO, 2008). Outro fator a ser considerado são os benefícios indiretos que as fêmeas recebem. Estes benefícios estão relacionados à qualidade genética do macho, a qual pode ser herdada pela prole. No caso, machos de melhor qualidade genética podem produzir um maior número de prole viável, ou

até prole com maior probabilidade de sobrevivência (WONG & CANDOLIN, 2005). Portanto, a preferência das fêmeas por machos de determinados fenótipos pode ter auxiliado na manutenção do padrão dimórfico das espécies de *Aegla*.

Contudo, as fêmeas de eglídeos apresentam o abdômen mais largo que os machos (VIAU et al., 2006), evidência que sugere a possível existência de seleção do sexo oposto por determinados fenótipos (mas veja EDWARD & CHAPMAN, 2011). De fato, a preferência de machos por fêmeas maiores é reportada para diversos *taxa* (CRESPI, 1989; HARARI et al., 1999), principalmente porque o tamanho é positivamente correlacionado com fecundidade (mas veja GHERARDI et al., 1997). Quando potenciais parceiros variam na sua qualidade, a preferência pelo fenótipo de maior qualidade é esperada (BALDAUF et al., 2009).

Dado que, na maioria dos decápodos límnicos as fêmeas incubam os ovos no abdômen (LÓPEZ-GRECO et al., 2004), um maior abdômen significaria mais espaço para carregar estes ovos. Com isso, os machos podem preferir fêmeas que possuem abdomens maiores. Porém, antes de exercer uma escolha, os machos necessitam reconhecer o *status* reprodutivo das fêmeas. PALAORO et al. (2013) demonstraram que os eglídeos machos reconhecem a maturidade sexual das fêmeas e lançaram algumas hipóteses sobre como isto pode alterar os níveis agressivos dos machos. Essas hipóteses se apoiam no controle da liberação de estímulos que indiquem o *status* reprodutivo das fêmeas. O aprofundamento das investigações sobre o controle das fêmeas pode elucidar as questões envolvendo possíveis preferências dos machos.

Para ocorrer o acasalamento com os fenótipos preferidos, os animais necessitariam primeiro localizar e depois avaliar os parceiros, para somente então realizar uma escolha (SATO & GOSHIMA, 2008). As informações sobre a qualidade dos parceiros podem ser transmitidas por diversos meios de comunicação. No ambiente aquático, os principais meios são o visual e o químico (ATEMA & STEINBACH, 2007). A comunicação visual ocorre principalmente em águas claras e pouco profundas, habitats preferenciais dos eglídeos (BUENO et al., 2007). Já a comunicação química é altamente difundida em todos os habitats aquáticos, e.g., lagoas, riachos, água salobra e salgada (THIEL & BREITHAUP, 2011). Especificamente em lagostins, estímulos químicos são utilizados em virtualmente todos os tipos de interação entre dois ou mais indivíduos, indo desde interações agressivas (BREITHAUP, 2011), interações sexuais (BERRY & BREITHAUP, 2010) até as interações mãe-prole (MATHEWS, 2011).

Em *A. longirostri*, PALAORO et al. (2013) demonstraram que machos necessitam de estímulos compostos (estímulos visuais e químicos) para apresentarem um repertório

comportamental mais complexo. Quando apenas uma forma de comunicação era utilizada a agressão também era reduzida, porém o repertório comportamental se tornava mais simples. Há estudos indicando que as fêmeas só exercem a escolha quando estímulos químicos e visuais se encontram presentes (AQUILONI & GHERARDI, 2008, 2010; BERRY & BREITHAUPT, 2010). O uso de mais de uma forma de comunicação é útil para reduzir a ambiguidade e facilitar a localização do emissor em todos os ambientes (PARTAN & MARLER, 2005). Se levarmos em conta a variabilidade do meio aquático ao longo do seu curso, no qual o fluxo do riacho e a turbidez da água variam constantemente, a necessidade do uso de mais de um tipo de estímulo pode ser maior do que em outros ambientes menos heterogêneos e mais constantes (HEBETS & RUNDUS, 2011). Uma vez que existem evidências sobre em relação aos estímulos utilizados por eglídeos machos (PALAORO et al., 2013), o estudo dos estímulos utilizados pelas fêmeas pode completar as informações para inferirmos, com maior segurança, sobre questões como a evolução de características morfológicas, ecológicas, comportamentais e seleção de parceiros sexuais.

Como muito pouco se sabe sobre a seleção sexual em crustáceos límnicos Neotropicais, foi investigada a escolha de parceiros sexuais por machos e fêmeas de *A. longirostri*, nosso modelo experimental, para determinar se o dimorfismo sexual presente entre os eglídeos é mantido nas populações com auxílio da preferência dos sexos por determinados parceiros. Também investigamos os estímulos necessários para que a escolha das fêmeas possa ser feita. Foram formuladas duas hipóteses: 1. Ambos os sexos demonstram preferência por determinados fenótipos ou *status* de maturidade, os machos demonstrariam escolha porque não faria sentido escolher fêmea imatura. Ademais, a escolha de machos é esperada quando há mais fêmeas disponíveis do que a capacidade do macho de acasalar e quando as fêmeas variam de qualidade (EDWARD & CHAPMAN, 2011). Em *A. longirostri* as fêmeas variam de qualidade, pois fêmeas maiores conseguem carregar mais ovos devido ao maior abdômen (COLPO et al., 2005). Já as fêmeas demonstrariam preferência por machos maiores devido a maior qualidade desses machos, o que resultaria em um aumento da aptidão da fêmea (AQUILONI & GHERARDI, 2008). 2. Às fêmeas necessitam tanto de estímulo visual quanto químico para realizar possíveis escolhas, pois o ambiente aquático é muito heterogêneo, o que tornaria os estímulos bimodais necessários para facilitar a comunicação entre os indivíduos. Além disso, eglídeos são encontrados com alta abundância em riachos rasos e de águas límpidas (BOND-BUCKUP et al., 2008), o que facilitaria a utilização dos estímulos visuais além dos químicos. Por último, como o sucesso reprodutivo da fêmea

normalmente depende da qualidade do macho (BATEMAN, 1948), elas utilizariam o máximo de informação possível antes de realizar a escolha.

Material e Métodos

Animais

Os indivíduos de *A. longirostri* (N = 55) foram coletados durante os picos reprodutivos conforme reportado por COLPO et al. (2005), de maio a julho de 2012. Os indivíduos foram capturados em um tributário do Rio Vacacaí-Mirim, no município de Santa Maria (29°40'13''S; 53°45'44''W) e também em um tributário do Arroio da Divisa, no município de São João do Polêsine (29°38'33''S; 53°32'02''W), ambos localizados na bacia do Rio Jacuí, Rio Grande do Sul, Brasil. Assim que coletados, os indivíduos foram mensurados conforme o comprimento cefalotorácico (CC) (Figura 1) com um paquímetro digital (precisão: 0,01 mm) e classificados conforme seu estágio reprodutivo. As fêmeas foram consideradas maduras ou imaturas de acordo com a descrição de SOKOLOWICZ et al. (2007), observando-se os ovários através da cutícula transparente do abdômen. Quando os ovários eram de coloração laranja, as fêmeas foram consideradas maduras, enquanto que outras colorações foram consideradas imaturas. Machos são considerados morfológicamente maduros quando apresentam tamanho acima de 13,9 mm, de acordo com COLPO et al. (2005). Contudo, sabe-se que a maturidade gonadal de eglídeos ocorre após a maturidade morfológica (SOKOLOWICZ et al., 2007). Como não há estudos sobre a maturidade gonadal de *A. longirostri*, nós utilizamos apenas machos acima de 19 mm, como margem de segurança (PALAORO et al., 2013). As duas formas distintas de classificar maturidade (i.e., coloração dos ovários para as fêmeas e o tamanho corporal para os machos) foram utilizadas porque as gônadas dos machos não podem ser visualizadas externamente. Assim, os indivíduos coletados para este estudo foram classificados em três categorias, fêmeas maduras (CC médio = $17 \pm 1,08$ mm; N = 14) fêmeas imaturas ($16,31 \pm 2,43$ mm; N = 5) e machos maduros ($21,03 \pm 3,4$ mm; N = 36). Tanto os machos quanto as fêmeas utilizados nos experimentos apresentavam todos os apêndices íntegros (e.g. antênulas, antenas, quelípodos).

Todas as fêmeas consideradas maduras foram previamente submetidas a um teste de receptividade (PALAORO et al., 2013), no qual eram acomodadas em um aquário com um macho adulto e, de acordo com os comportamentos do macho, eram classificadas como receptiva ou não (para descrição dos comportamentos reprodutivos em *Aegla*, veja

ALMERÃO et al., 2010). Os machos utilizados para este teste não foram reutilizados com a mesma fêmea posteriormente.

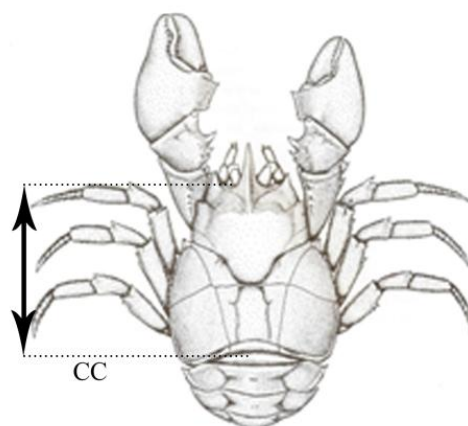


Figura 1 - Desenho esquemático de *Aegla longirostri* em vista dorsal para demonstração do comprimento cefalotorácico (CC). Adaptado de BOND-BUCKUP (2003).

Todos os indivíduos foram aclimatados em aquários individuais (2L) por um mínimo de sete dias e foram alimentados *ad libitum* com folhas senescentes trazidas dos locais de coleta. Os aquários possuíam aeração constante; 1 cm de cascalho e uma pedra para refúgio; sendo mantidos em condições as mais próximas do natural (i.e., fotoperíodo não controlado e temperatura ambiente entre 10 °C e 17 °C).

Design experimental

Para os experimentos, utilizou-se um aquário em Y em que cada corredor tinha 30 cm de comprimento, 15 cm de altura e 15 cm de largura (Figura 2). Os indivíduos foram agrupados em trios, dos quais dois foram inseridos em extremidades opostas para serem escolhidos (daqui em diante denominados “alvos”) dentro de recipientes (veja a seguir) e a terceira extremidade era deixada com um recipiente vazio. A posição dos indivíduos era aleatorizada em cada réplica, para evitar a preferência de posição do animal. O terceiro indivíduo do trio foi acomodado no centro do aquário para realizar a escolha entre os alvos (daqui em diante denominado “discriminante”). Os indivíduos foram aclimatados por 10 min no aquário e, após, o discriminante era liberado para realizar a escolha por 20 min, período durante o qual todos os seus atos foram gravados com uma filmadora Sony HDR-CX560 disposta verticalmente a 1 m do aquário. Os trios de animais (dois alvos e um discriminante) foram formados da seguinte maneira:

Tratamento MD. Um macho maduro para discriminar entre duas fêmeas: uma imatura e outra receptiva. Os recipientes utilizados para acomodar os alvos eram translúcidos, perfurados e

fixados no substrato, permitindo, assim, que os estímulos visuais e químicos fossem utilizados. Estes recipientes não permitiam que os animais se movessem dentro deles, para evitar que a distância entre o alvo e o discriminante afetasse a escolha. Porém, nenhum sinal de estresse foi verificado, pois os animais permaneciam parados e sem muita movimentação (N = 8).

Tratamento FD. Foi utilizada uma fêmea madura para discriminar entre dois machos maduros que diferiam em no mínimo 15% do CC. Os recipientes eram iguais ao do tratamento MD, portanto, permitiam a utilização de estímulos bimodais (i.e., químico e visual) (N = 7).

Tratamento Q. Semelhante ao tratamento FD, porém os recipientes não continham nenhum macho, apenas água dos aquários onde estes animais (alvos) foram condicionados. Os alvos eram aclimatados em aquários de 1-L com aeração e sem alimento dois dias antes do experimento. A água de seus aquários era então retirada na hora do experimento, e injetada, nas extremidades do aquário experimental, reservadas aos alvos, a uma taxa de $1 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$. O mesmo procedimento foi adotado para o recipiente vazio: um aquário contendo apenas água com aeração foi mantido pelo mesmo período de tempo, e a sua água foi injetada no recipiente que correspondia ao corredor vazio (N = 7).

Tratamento V. Semelhante ao tratamento FD, porém os recipientes não eram perfurados, apenas translúcidos, permitindo que apenas estímulos visuais fossem utilizados. Estes recipientes também não permitiam que os animais se movimentassem dentro deles, e nenhum sinal de estresse foi verificado neste tratamento também (N = 7).

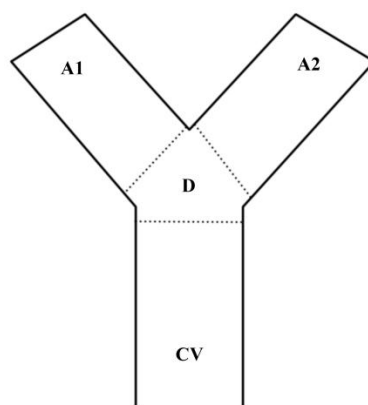


Figura 2 - Esquema do aquário em Y com posições ilustrativas dos animais. Linhas pontilhadas indicam início da área de escolha (veja Materiais & Métodos). D = discriminante; A1 = alvo 1; A2 = alvo 2; CV = Corredor vazio.

As réplicas dos tratamentos Q e V foram feitas com as mesmas fêmeas, sendo separadas por no máximo uma semana, para evitar que a receptividade da fêmea fosse alterada. Esse método foi utilizado para diminuir o número de fêmeas maduras retiradas de

seu hábitat natural, evitando prejudicar o período reprodutivo da população. Todos os discriminantes foram utilizados apenas uma vez, enquanto que os alvos foram utilizados até três vezes, porém nunca com o mesmo discriminante.

Após os experimentos, os animais foram deixados por mais sete dias no laboratório para verificar estado de muda e possível morte. A muda é um processo fisiológico custoso e estressante para crustáceos, alterando o comportamento do animal. A morte do animal pós-experimento poderia indicar que este estava com seu comportamento alterado na hora do experimento (MOORE, 2007). Portanto, para evitar o viés nos dados, devidos a esses fatores, os animais foram observados posteriormente. Como estes não ocorreram, nenhuma réplica foi retirada da análise. Após este período, todos os animais foram devolvidos aos respectivos locais de coleta, aproximadamente no final do período reprodutivo.

Análise de dados

O tempo que o discriminante permaneceu em cada corredor foi quantificado. O indivíduo era considerado no corredor quando seus quelípodos e rostro passavam de uma linha marcada no início do corredor (Figura 2). O mesmo critério foi utilizado quando o animal saía do corredor. Para analisar se houve diferença entre o tempo de permanência em cada corredor no tratamento MD, foi utilizado um teste de Friedman, dada à natureza heterocedástica dos dados. Já, para analisar a diferença entre o tempo de permanência em cada corredor e também a diferença entre os tratamentos com fêmeas, foi utilizado uma ANOVA de duas vias fatorial de modelos mistos (também conhecida como ANOVA de um fator dentro e um fator entre os sujeitos), com um teste *t* pareado como *post-hoc*. Para todas as análises foram feitos testes de Shapiro-Wilk para a normalidade, testes de Levene para verificar a homocedasticidade dos dados, e também um teste de esfericidade de Mauchly para os dados utilizados na ANOVA. Um valor de significância de 5% foi utilizado para todas as análises, que foram realizadas no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008).

Resultados

No tratamento MD, não houve diferença no tempo que os machos permaneceram em cada corredor (Friedman; $F_r = 1,94$; $gl = 2$; $p = 0,38$) (Figura 3). Já nas fêmeas, houve um efeito significativo na interação entre tratamentos e corredores (ANOVA; $F_{4,36} = 5,01$; $p = 0,003$). Porém, quando foram analisados separadamente, os tratamentos não demonstraram

diferença (ANOVA; $F_{2,18} = 0,13$; $p = 0,88$), nem os corredores (ANOVA; $F_{2,36} = 2,16$; $p = 0,13$).

Quando os tratamentos foram comparados por corredor, para controlar o efeito da interação, verificou-se que o tratamento FD diferiu dos tratamentos V e Q apenas no corredor que continha machos grandes (MG) como alvo (teste t pareado; FD x V, $p = 0,005$; FD x Q, $p = 0,04$; V x Q, $p = 0,37$). Nos outros corredores, não houve diferença (teste t pareado; $p > 0,05$). Após, foi comparado o efeito dos corredores no tratamento. Novamente, a única diferença encontrada foi no tratamento com dois estímulos (FD), no qual o corredor com MG diferiu significativamente dos outros corredores (i.e., com macho pequeno, MP, e corredor vazio, CV), sendo que MP e CV não diferiram entre si (teste t pareado; MG x MP, $p = 0,004$; MG x CV, $p = 0,01$; MP x CV, $p = 0,18$) (Figura 4).

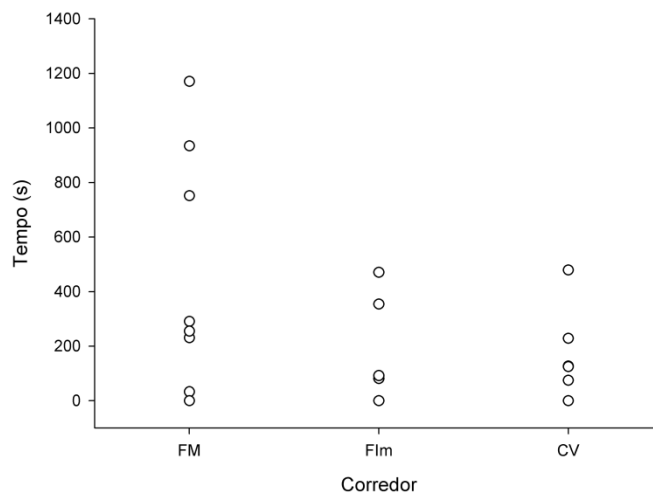


Figura 3 – Tempo que os machos de *Aegla longirostri* permaneceram em cada corredor. FM = Fêmea madura; FIm = Fêmea imatura; CV = Corredor vazio. Teste de Friedman não indicou diferença entre os corredores ($p > 0,05$).

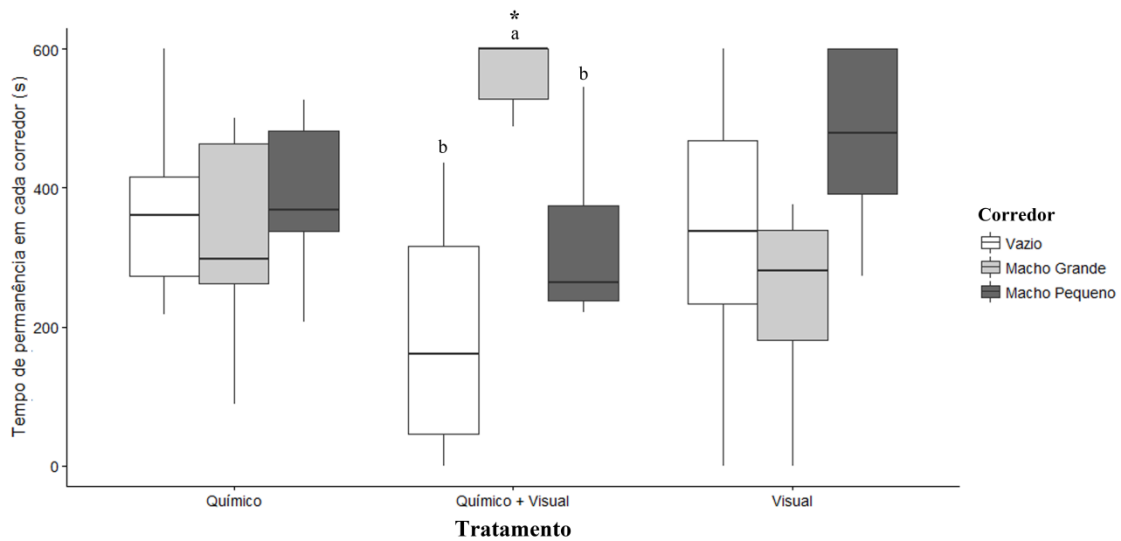


Figura 4 - Tempo de permanência em cada corredor pelas fêmeas de *Aegla longirostri*. Linha horizontal indica média, caixa indica primeiro e terceiro quartil, barras verticais indicam valores máximos e mínimos. Letras diferentes (a, b) indicam diferenças entre os corredores do mesmo tratamento. Asterisco (*) indica diferença do corredor de um tratamento com o mesmo corredor dos outros tratamentos.

Discussão

Em *A. longirostri* apenas as fêmeas demonstraram escolha, refutando nossa primeira hipótese de que ambos os sexos demonstrariam preferências. A aparente ausência de escolha dos machos pode ser explicada de três maneiras, as quais podem atuar concomitantemente. Primeiro, desde TRIVERS (1972) se pensa que o padrão mais comum na natureza é de “machos ávidos e fêmeas relutantes”, ou seja, os machos acasalarão com qualquer fêmea, enquanto que estas selecionarão os machos. Apesar de este padrão explicar nossos resultados, é pouco provável que a seleção ocorra dessa forma em *A. longirostri*. PALAORO et al. (2013) verificaram que machos conseguem discernir entre fêmeas maduras e imaturas, e que realizam guarda pré-copulatória da fêmea madura. Isso, aliado ao fato das fêmeas possuírem características sexuais secundárias marcantes, como abdômen mais amplo para carregar ovos (COLPO et al., 2005), tornam essa hipótese menos plausível. Fêmeas com abdômen maior normalmente são mais férteis (CRESPI, 1989; GHERARDI et al., 1997), portanto, machos que acasalam com fêmeas maiores gerariam uma prole maior, o que aumentaria o aptidão de ambos. Logo, quando há variação na qualidade dos potenciais

parceiros (e.g. número de ovos) espera-se que exista a preferência por determinados fenótipos (BALDAUF et al., 2009), e por isso, essa hipótese é a menos plausível.

Segundo, os machos podem não ter escolhido entre as fêmeas devido à escolha da própria fêmea. A fêmea madura pode conseguir controlar a emissão dos estímulos químicos que indicam a sua receptividade (fêmeas “quimicamente quietas” *sensu* ATEMA, 1995), os liberando apenas na presença de um macho preferido. Logo, o macho discriminante pode não ter percebido o *status* reprodutivo da fêmea porque ela não liberou tal sinal. Uma vez que esses estímulos são liberados na urina, esse cenário é plausível e se pensa que ocorra em outros *taxa* como lagostas e camarões (DÍAZ & THIEL, 2004). Essa explicação é corroborada quando observamos a Figura 3. Há uma grande variação no tempo que os machos permaneceram no corredor com fêmea madura, três machos permanecerem muito mais tempo neste que nos outros corredores. Apesar de não haver diferença significativa entre os corredores, é importante que isso seja ressaltado, pois corrobora com a ideia de que a preferência da fêmea pode modular a escolha dos machos. Seguindo na mesma linha de raciocínio, alguns machos podem não ter conseguido detectar a maturidade sexual das fêmeas porque isso faz parte do próprio processo seletivo das fêmeas. BERRY & BREITHAUPT (2010) demonstraram em *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), um lagostim de água-doce, que a liberação de estímulos que indicam o *status* reprodutivo das fêmeas ocorre em um contexto agressivo, no qual elas liberam urina da mesma forma quando estão competindo por recursos. Outro fator reportado no mesmo estudo é que de 17 pares formados de machos e fêmeas, apenas em sete ocorreram acasalamento, ou seja, não são todos os machos que conseguem detectar o *status* da fêmea. Logo, como os eglídeos são um grupo ecologicamente similar aos lagostins de água-doce (AYRES-PERES et al., 2011) o mesmo fenômeno pode estar ocorrendo.

Outra explicação, que deriva da ideia de a escolha das fêmeas alterar a escolha do macho, é de que as fêmeas com abdomens maiores escolhem melhor, ou conseguem controlar a liberação de estímulos de forma mais eficaz, escolhendo apenas machos de alta qualidade para acasalar. Dessa maneira, as características sexuais secundárias de ambos os sexos seriam selecionadas concomitantemente, com machos de corpo e armamento grandes acasalando fêmeas de abdomens grandes. Assim, um mecanismo de reforço e manutenção dessas características ocorreria de forma indireta. Contudo, a distinção entre essas ideias é tênue e necessitaria de mais estudos para identificar o mecanismo de ação exato.

Quanto às fêmeas, a escolha por machos maiores é amplamente reportada na literatura para diversos *taxa* (DÍAZ & THIEL, 2004; GHERARDI et al., 2006; AQUILONI &

GHERARDI, 2008; HUNT et al., 2009). Esse padrão está normalmente associado aos benefícios diretos e indiretos de acasalar com um macho maior. Machos maiores normalmente são animais dominantes que possuem melhores recursos e/ou melhores acesso a estes, já que, devido ao seu tamanho, vencem a grande maioria dos confrontos (MOORE, 2007). Logo, animais dominantes podem ser mais atrativos para as fêmeas (SAVAGE et al., 2004). Inclusive, as fêmeas podem utilizar esses benefícios mesmo quando o sistema de acasalamento não é baseado na aquisição de recursos. Elas podem escolher machos maiores, por exemplo, para diminuir os riscos de predação (COTHRAN et al., 2012). Assim, considerando-se que a competição intrasexual por fêmeas não é intensa em *A. longirostri* (PALAORO et al., 2013), estas podem escolher machos maiores devido aos benefícios diretos fornecidos por estes machos, o que explicaria a seleção do maior tamanho corporal e do armamento.

Outra hipótese é de que as fêmeas escolhem os machos pelos benefícios indiretos que eles fornecem. Eles podem se relacionar com a qualidade genética do macho escolhido (BATEMAN, 1948). Um macho de alta qualidade genética pode aumentar a sobrevivência e/ou atratividade e/ou viabilidade da prole, aumentando a aptidão da fêmea (WONG & CANDOLIN, 2005). Desse modo, a escolha da fêmea pode auxiliar na manutenção do dimorfismo sexual presente em *Aegla*, pois a preferência destas por indivíduos maiores pode ter induzido a acasalamentos não aleatórios. Porém, necessita-se de mais estudos relativos a este tópico para que se possa verificar com precisão a força dessa seleção.

A preferência das fêmeas maduras por machos maiores desapareceu quando estas puderam avaliar os machos com apenas um estímulo: a fêmea permaneceu significativamente mais tempo no corredor em que havia um MG apenas quando ela poderia utilizar dois tipos de estímulos para avaliar o parceiro, o que corrobora com a nossa segunda hipótese. O uso de estímulos compostos (i.e., estímulos visuais e químicos) é relatado em todo o reino animal e é utilizado por diversos Decapoda para avaliação de parceiros sexuais, desde lagostins (ACQUISTAPACE et al., 2002; AQUILONI & GHERARDI, 2008, 2010; BERRY & BREITHAUPT, 2010) e lagostas (ATEMA & STEINBACH, 2007) até caranguejos (KAMIO et al., 2008). Também já foi demonstrado que machos de *A. longirostri* necessitam dos dois estímulos para apresentar um repertório sexual mais elaborado (PALAORO et al., 2013). Portanto, era esperado que as fêmeas também necessitassem de ambos os estímulos para avaliar melhor seus parceiros, visto que, por serem mais seletivas, necessitam de mais informações que os machos para realizar escolha. Por ser muito variável, o ambiente aquático pode causar muito ruído em qualquer estímulo propagado, dificultando sua detecção e

avaliação (HEBETS & RUNDUS, 2011). Isto é particularmente verdadeiro para estímulos unimodais, assim, o uso de mais de uma via de comunicação pode aumentar a precisão e diminuir a ambiguidade do estímulo, fazendo com que os animais não percam nenhuma informação, evitando perdas por subestimação de eventos importantes como sinalizações sexuais (MUNOZ & BLUMSTEIN, 2012).

Conclusão

Machos de *Aegla longirostri* aparentemente não escolhem entre fêmeas, provavelmente devido à própria escolha das fêmeas: elas podem conseguir controlar a liberação das pistas que demonstram seu *status* reprodutivo, fazendo com que o macho não tenha acesso a essa informação e, portanto, não realize escolha. Já as fêmeas preferem machos maiores, porém apenas na presença de estímulos visuais e químicos. Quando algum destes é retirado, a escolha da fêmea não é diferente do acaso. A preferência por machos maiores provavelmente ocorre porque acasalar com machos maiores acarreta em um aumento na aptidão das fêmeas. Essa escolha provavelmente auxilia na manutenção do dimorfismo sexual nas espécies de *Aegla*, uma vez que acasalamentos não aleatórios entre fenótipos de maior aptidão podem manter o padrão fenotípico das espécies. A necessidade de dois estímulos pode se dar devido à heterogeneidade do ambiente aquático, o qual torna o ruído ambiental muito intenso, fazendo com que os animais necessitem de mais de um estímulo para conseguir diminuir a incerteza da informação e também para conseguir localizar o sinalizador mais facilmente.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida a AVP, bolsa de iniciação científica à AFS e bolsa de produtividade para SS, respectivamente. Ao Marcelo Marchet Dalosto pelas sugestões no manuscrito.

Referências Bibliográficas

- ACQUISTAPACE, P. et al. Multimodal communication in crayfish: sex recognition during mate search by male *Austropotamobius pallipes*. **Canadian Journal of Zoology**. 80: 2041-2045, 2002.
- ALMERÃO, M.; BOND-BUCKUP, G.; MENDONÇA JR, M. S. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology**. 28: 87-94, 2010.
- ANDERSSON, M. B. Ed. **Sexual selection**. Princenton: Princeton University Press, 1994. 624 p.
- 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.
- AQUILONI, L.; GHERARDI, F. Crayfish females eavesdrop on fighting males and use smell and sight to recognize the identity of the winner. **Animal Behaviour**. 79: 265-269, 2010.
- ATEMA, J. Chemical signals in the marine environment: dispersal, detection and temporal signal analysis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. 92: 62-66, 1995.
- ATEMA, J.; STEINBACH, M. A. Chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*, and other decapod Crustacea. In: J. E. DUFFY & M. THIEL (eds.), **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as model organisms**: 115-146. New York: Oxford University Press, 2007.
- 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.
- BALDAUF, S. A. et al. Sites of release of putative sex pheromone and sexual behaviour in female *Carcinus maenas* (Crustacea: Decapoda). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**. 44: 194-202, 2009.
- BATEMA, A. J. Intra-sexual selection in *Drosophila*. **Heredity**. 2: 349-368, 1948.

- BERGLUND, A.; BISAZZA, A.; PILASTRO, A. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. **Biological Journal of the Linnean Society**. 58 (4): 385-399, 1996.
- BERRY, F. C.; BREITHAUPT, T. To signal or not to signal? Chemical communication by urine-borne signals mirrors sexual conflict in crayfish. **BMC Biology**. 8: 25, 2010.
- BISAZZA, A.; MARIN, G. Sexual Selection and sexual size dimorphism in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Pisces Poeciliidae). **Ethology, Ecology & Evolution**. 7 (2): 169-183, 1995.
- 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.
- BREITHAUPT, T. Chemical communication in crayfish. *In*: T. BREITHAUPT & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 257-275. New York: Springer, 2011.
- 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.
- BUZZATO, B. A.; MACHADO, G. Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a Neotropical harvestman. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 63: 85-94, 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.
- COTHRAN, R. D. et al. "Cryptic" direct benefits of mate choice: choosy females experience reduced predation risk while in precopula. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 66: 905-913, 2012.
- COTTON, S.; SMALL, J.; POMIANKOWSKI, A. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. **Current Biology**. 16: R755-R764, 2006.
- CRESPI, B. J. Causes of assortative mating in arthropods. **Animal Behaviour**. 38: 980-1000, 1989.
- DALOSTO, M. M. et al. Aggression and life underground: the case of burrowing crayfish. **Behaviour**. 150 (1): 3-22, 2013.
- DÍAZ, E. R.; THIEL, M. Chemical and visual communication during mate searching in rock shrimp. **Biological Bulletin**. 206: 134-143, 2004.
- EDWARD, D. A.; CHAPMAN, T. The evolution and significance of male mate choice. **Trends in Ecology & Evolution**. 26 (12): 647-654, 2011.

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

FLETCHER, N.; HARDEGE, J. D. The cost of conflict: agonistic encounters influence responses to chemical signals in the European shore crab. **Animal Behaviour**. 77: 357-361, 2009.

GHERARDI, F. Behaviour. *In*: D. M. HOLDICH (ed.), **Biology of Freshwater Crayfish**: 258-290. Oxford: Blackwell Science, 2002.

GHERARDI, F.; VILLANELLI, F.; DARDI, P. Behavioral ecology of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*, in a Tuscan stream: preliminary results. **Freshwater Crayfish**. 11: 182-193, 1997.

GHERARDI, F. et al. Nonrandom mating, mate choice, and male-male competition in the crayfish *Austropotamobius italicus*, a threatened species. **Archiv für Hydrobiologie**. 165 (4): 577-576, 2006.

HARARI, A. R.; HANDLER, A. M.; LANDOLT, P. J. Size-assortative mating, male choice and female choice in the curculionid beetle *Diaprepes abbreviatus*. **Animal Behaviour**. 58: 1191-1120, 1999.

HEBETS, E. A.; RUNDUS, A. S. Chemical communication in a multimodal context. *In*: T. BREITHAUPT & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 335-354. New York: Springer, 2011.

HUNT, J. et al. Male-male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. **Journal of Evolutionary Biology**. 22: 13-26, 2009.

KAMIO, M.; REIDENBACH, M. A.; DERBY, C. D. To paddle or not: context dependent courtship display by male blue crabs, *Callinectes sapidus*. **Journal of Experimental Biology**. 211: 1243-1248, 2008.

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

MATHEWS, L. M. Mother-offspring recognition and kin-preferential behaviour in the crayfish *Orconectes limosus*. **Behaviour**. 148: 71-87, 2011.

MOORE, P. A. Agonistic behavior in freshwater crayfish: the influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance. *In*: DUFFY, J.E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems – Crustaceans as Model Organisms**: 90-114. New York: Oxford University Press, 2007.

MUNOZ, N. E.; BLUMSTEIN, D. T. Multisensory perception in uncertain environments. **Behavioral Ecology**. 23: 457-462, 2012.

- OLIVEIRA, D.; SANTOS, S. Maturidade sexual morfológica de *Aegla platensis* (Crustacea, Decapoda, Anomura) no Lajeado Bonito, norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoológica**. 101 (1-2): 127-130, 2011.
- QVARNSTRÖM, A.; FORSGREN, E. Should females prefer dominant males? **Trends in Ecology and Evolution**. 13: 498-501, 1998.
- QVARNSTRÖM, A. et al. Song similarity predicts hybridization in flycatchers. **Journal of Evolutionary Biology**. 19: 1202–1209, 2006.
- 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.
- PARTAN, S.; MARLER, P. Issues in the classification of multimodal communication signals. **American Naturalist**. 166: 231–245, 2005.
- PARKER, G. A.; PARTRIDGE, L. Sexual conflict and speciation. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**. 353: 261-274, 1998.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2008
- SATO, T.; GOSHIMA, S. Female choice in response to risk of sperm limitation by the stone crab, *Haplogaster dentata*. **Animal Behaviour**. 73: 331-338, 2008.
- SAVAGE, K. E. et al. Male attractiveness covaries with fighting ability but not with prior fight outcome in house crickets. **Behavioral Ecology**. 16: 196-200, 2004.
- SNEAD, J. S.; ALCOCK, J. Aggregation formation and assortative mating in two meloid beetles. **Evolution**. 39: 1123-1131, 1985.
- SNEDDON, L. U. et al. Female sex pheromone-mediated effects on behavior and consequences of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*). **Journal of Chemical Ecology**. 29: 55-70, 2003.
- SOKOŁOWICZ, 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.
- THIEL, M.; BREITHAUPT, T. Chemical communication in crustaceans: research challenges for the twenty-first century. In: T. BREITHAUPT & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 3-23. New York: Springer, 2011.
- THIEL, M.; CORREA, C. Female rock shrimp *Rhynchocinetes typus* mate in rapid succession up a male dominance hierarchy. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 57: 62-68, 2003.
- TREVISAN, A.; SANTOS, S. Crescimento de *Aegla manuinflata* (Decapoda, Anomura, Aeglidae) em ambiente natural. **Iheringia, Série Zoológica**. 101 (4): 336-342, 2012.

TRIVERS, R. L. Parental investment and sexual selection. *In*: B. CAMPBELL (ed.), **Sexual selection and the descent of man: 1871-1971**: 136-179. Heinemann: Aldine Transaction, 1972.

VAN DOORN, G. S.; EDELAAR, P.; WEISSING, F. J. On the origin of species by natural and sexual selection. **Science**. 326: 1704–1707, 2009.

VIAU, V. E. et al. Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglididae). **Acta Zoologica (Stockholm)**. 87: 253-264, 2006.

WEISSBURG, M. J. Waterborne chemical communication: stimulus dispersal dynamics and orientation strategies. *In*: T. BREITHAUPT & M. THIEL (eds.), **Chemical Communication in Crustaceans**: 62-83. New York: Springer, 2011.

WILLIAMS, P. J.; FLOYD, T. A.; ROSSONG, M. A. Agonistic interactions between invasive green crabs, *Carcinus maenas* (Linnaeus), and sub-adult American lobsters, *Homarus americanus* (Milne Edwards). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**. 329: 66-74, 2006.

WONG, B. B. M.; CANDOLIN, U. How is female mate choice affected by male competition? **Biological Reviews**. 80 (4): 559–571, 2005.

4 CONCLUSÕES

Este é o primeiro estudo em termos de seleção sexual e competição por recursos em decápodos de água-doce Neotropicais, porque usa uma abordagem experimental enquanto a maioria dos estudos prévios sobre comportamento reprodutivo realizados com este grupo são puramente descritivos. Este é também um dos primeiros estudos a utilizá-los como modelos para questões ecológicas. Nesse sentido, verificamos que os confrontos de machos na presença de fêmeas maduras são curtos e menos intensos do que confrontos com fêmeas imatura presentes, provavelmente porque a fêmea consegue controlar os estímulos que demonstram seu *status* reprodutivo, fazendo com que apenas os machos preferidos consigam detectar sua maturidade e, com isso, perceber o verdadeiro valor do recurso. Isto também demonstra que a competição intrasexual por acesso direto a fêmea, provavelmente não influencia no padrão dimórfico de *Aegla*. Além disso, verificamos que as fêmeas têm preferência por machos grandes, o que provavelmente está relacionado aos benefícios diretos (e.g. abrigo) e/ou indiretos (e.g. qualidade genética) que estes animais fornecem a elas e/ou a prole. A ausência de reconhecimento do estado de maturidade das fêmeas pelos machos no segundo experimento pode estar vinculada à preferência da fêmea, ou seja, a fêmea necessita primeiramente avaliar o macho e decidir se ele é um bom parceiro, para somente então liberar os estímulos. Assim, o macho só consegue avaliar a parceira em potencial após a liberação dos estímulos (i.e., após a fêmea ter realizado a avaliação). Outra explicação é que nem todos os machos conseguem detectar o *status* reprodutivo da fêmea. O baixo nível de detecção pode fazer parte do processo de seleção dos machos aptos, como é visto em lagostins de água-doce. Contudo, esse assunto necessita de maior investigação.

Apesar dos contextos serem diferenciados, os sexos utilizaram estímulos diferentes para avaliar o parceiro. Os machos necessitaram apenas do meio químico ou visual para detectar a receptividade da fêmea, enquanto que as fêmeas necessitaram de dois estímulos para exercer a preferência por determinado fenótipo. Esse padrão pode estar relacionado à seletividade de cada sexo. Os machos podem ser menos seletivos, necessitando de menos informações para detectar a presença das fêmeas. Já estas, em contrapartida, necessitam de mais informações para avaliar um macho.

Por último, os eglídeos apresentaram respostas comportamentais de fácil detecção e quantificação. Além disso, as características ecológicas da família Aeglidae se assemelham

àquelas dos lagostins de água-doce do hemisfério Norte, os quais são utilizados como modelos comportamentais há várias décadas. Esses fatores somados tornam estes anomuros bons modelos de estudos comportamentais, já que a comparação com o grupo melhor estudado torna-se mais rápida e fácil, dada a semelhança ecológica.