



MODULARIDADE, INTEGRAÇÃO MORFOLÓGICA E A EVOLUÇÃO DOS QUELÍPODOS EM *UCA THAYERI* (OCYPODIDAE)

Ana C. Rorato

Marcio R. Pie

Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR
ana_rorato@hotmail.com

INTRODUÇÃO

Os conceitos de modularidade e integração morfológica estão relacionados à observação de que características fenotípicas não evoluem de forma independente de outras características, mas sim se influenciam mutuamente, em níveis diferentes, fazendo com que diferentes estruturas desenvolvam - se de forma apropriada (Olson & Miller, 1958; Cheverud, 1982). Apesar de despertar interesse da biologia comparada desde Cuvier e Buffon, somente recentemente foram desenvolvidas as técnicas analíticas e conceituais apropriadas para estudar esses fenômenos de forma mais rigorosa, principalmente no contexto de padrões covariância de fenotípica (Magwene 2001, Pie & Traniello 2006).

Características sexuais secundárias são excelentes modelos para o estudo da modularidade e integração morfológica, principalmente para elucidar as conseqüências da evolução de características exageradas nos machos (Andersson, 1994). Os caranguejos chama - maré do gênero *Uca* fornecem um dos mais extremos exemplos de dimorfismo sexual no reino animal e seu sistema de acasalamento envolve simultaneamente a concorrência entre machos e a escolha das fêmeas.

O quelípode maior dos machos é usado primeiramente em dois tipos de atividades: combates e de sinalização (Pope, 2005). O quelípode maior não parece reduzir a eficiência forrageadora masculina e não se sabe o que impede um maior aumento em seu tamanho. Ambos os machos e fêmeas defendem as suas tocas e a área circundante de intrusos, e o quelípode grande é uma arma muito eficaz nestas disputas (Pope, 2005).

Embora ambos os quelípodos possuam trajetórias de desenvolvimento alométrico, a forma do maior quelípodo não é uma simples extrapolação alométrica do menor. As mudanças na forma associadas com o desenvolvimento do maior quelípodo tem relevância funcional: elas conferem ao maior quelípodo a produzir mais força que o menor (Rosenberg, 1997). Grande parte da variação morfológica do maior quelípodo entre as espécies pode estar relacionada às diferenças nas técnicas de combate (Crane, 1975).

Compreender os padrões de variação morfológica e suas causas evolutivas

está entre os principais objetivos da ecologia funcional (Pie & Traniello, 2006). Assim, análises comparativas de variância e correlação fenotípica podem ser úteis para avaliar a estabilidade dos padrões de variâncias hereditárias e na tentativa de reconstruir o passado responsável pela seleção diferencial na diversidade morfológica no clado (Cheverud, 1989).

OBJETIVOS

Dessa forma, o objetivo do presente estudo é descrever os padrões de covariância morfológica associados às características sexuais secundárias de *Uca thayeri* utilizando ferramentas estatísticas baseadas em modelagem de grafos.

MATERIAL E MÉTODOS

Para caracterizar os padrões morfológicos de *Uca thayeri*, foram obtidas 15.600 medidas de estruturas do corpo de 100 machos e 100 fêmeas da espécie, coletados na região de Ubatuba, SP. As medidas usadas no trabalho representam as 26 principais estruturas externas dos animais, e foram obtidas através da medição com um paquímetro digital. Para precisar a coleta de dados, todos os caranguejos foram medidos pela mesma pessoa e o tamanho atribuído para cada caráter foi a média de três medições efetuadas. Dentre as estruturas consideradas estão: largura e comprimento da carapaça, comprimento de cada segmento dos pereópodos, largura e comprimento dos quelípodos e comprimento do dátilo do quelípodo.

As medidas obtidas foram utilizadas na geração de uma matriz de correlação parcial, a qual foi representada graficamente após eliminar os elementos da matriz que não diferiam significativamente de zero. Cada sexo foi avaliado separadamente. Os métodos empregados estão descritos detalhadamente em Magwene (2001) e Pie & Traniello (2006).

RESULTADOS

Os grafos obtidos das análises de correlação parcial mostraram mudanças substanciais associadas à morfologia exagerada de machos de *Uca thayeri* quando comparada às fêmeas da mesma espécie. Em particular, houve uma dissociação do padrão de covariância entre os quelípedes grandes e o resto do corpo nos machos. Esse aumento na modularidade parece ser necessário para que somente estes quelípedes sejam avantajados e não todo o seu corpo, como se poderia esperar se os machos mantivessem o padrão de covariação presente nas fêmeas.

Também se observa que nas fêmeas não existem valores significativos entre as medidas da carapaça e os quelípodos. Porém nos machos esses valores existem, o que se deve ao fato de uma profunda reorganização do corpo, em geral, para permitir o desenvolvimento e suporte desse grande quelípodo durante suas atividades de aceno e agonismos.

Estruturas exageradas associadas à seleção sexual envolvem um custo energético considerável (Knell *et al.*, 2004). Este custo é substancial no caso de chama - marés, já que a quela maior pode representar cerca de metade da massa corporal total em algumas espécies (Crane 1975).

CONCLUSÃO

Os dados do presente estudo mostram que a presença dos grandes quelípedes em *Uca thayeri* está associada a uma reorganização do programa de desenvolvimento em relação às fêmeas da mesma espécie. Estudos em andamento dos autores do presente estudo buscam avaliar a existência de padrões semelhantes com outras espécies para melhor compreender o que limita o grau de exagero presente do gênero *Uca*.

Nós gostaríamos de agradecer a Prof^ª Dra Maria Lucia Negreiros Fransozo por ceder os espécimes de *Uca thayeri* uti-

lizados no presente estudo, e ao CNPQ por financiar custos da pesquisa.

REFERÊNCIAS

- Alcock, J. (1993). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, Fifth Edition. Arizona State University.
- Allen, B.J. & Levinton, J.S. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. *Functional Ecology*, v. 21, p. 154–161, 2007.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Berg, R.L. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution*, v. 14, p. 171–180, 1960.
- Cheverud, J. A comparative analysis of morphological variation patterns in the papionins. *Evolution* .v. 43, p. 1737 - 1747, 1989.
- Cheverud, J., Wagner, G. & Dow, M.. Methods for the comparative analysis of variation patterns. *Systematic Zoology*, v. 38, p. 201–213, 1989.
- Crane, J. (1975). *Fiddler Crabs of the World (Ocypodiidae: Genus Uca)*. Princeton. CT : Princeton University Press.
- Knell, R.J. , Pomfret , J.C. & Tomkins, J.L. The limits of elaboration: curved allometries reveal the constraints on mandible size in stag beetles . *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* , v. 271, p. 523-528, 2004.
- Magwene, P.M. New tools for studying integration and modularity. *Evolution*, v. 55, p. 1734–1745, 2001.
- Masunari, S. & N. Dissenha. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 22, p. 984 - 990, 2005.
- Pie, M.R. ; Traniello, J.F.A. Morphological evolution in a hyperdiverse clade: the ant genus *Pheidole*. *Journal of Zoology*, v. 27, n. prelo, p. 99, 2006.