



Luciane Ayres Peres

**Comportamento agonístico e deslocamento em ambiente natural de
anomuros de água doce (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Área de concentração: Biologia e Comportamento Animal

Orientador: Prof^a Dr^a Paula Beatriz de Araujo

Co-orientador: Prof. Dr. Sandro Santos

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2011

CIP - Catalogação na Publicação

Ayres Peres, Luciane
Comportamento agonístico e deslocamento em
ambiente natural de anomuros de água doce
(Crustacea, Decapoda, Aeglidae) / Luciane Ayres
Peres. -- 2011.
202 f.

Orientadora: Paula Beatriz de Araujo.
Coorientador: Sandro Santos.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de
Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, BR-RS,
2011.

1. Aeglidae. 2. Comportamento agressivo. 3. Níveis
de intensidade. 4. Rádio-telemetria. 5.
Deslocamento. I. Beatriz de Araujo, Paula, orient.
II. Santos, Sandro, coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

**Comportamento agonístico e deslocamento em ambiente natural de
anomuros de água doce (Crustacea, Decapoda, Aeglidae)**

Luciane Ayres Peres

Tese de doutorado aprovada em _____

Profª Drª Paula Beatriz de Araujo

Profª Drª Laura López Greco

Profª Drª Geogina Bond Backup

Dr. Mauricio Pereira Almerão

Essa tese é dedicada aos meus avós Eucares e Calmira (*in mem.*), que foram exemplos de dedicação e amor. Sem o incentivo deles nada teria acontecido.

Agradecimentos

Aos meus orientadores, Paula e Sandro.

Paula, muito obrigada pela coragem de entrar nesse ambiente de muita água e *Aegla* e me orientar, te agradeço pela oportunidade e confiança a mim dedicadas. Foram quatro anos de apoio, encorajamento, mesmo quando parecia que nada daria certo sempre houve uma palavra de incentivo! Obrigada por tudo!

Sandro, obrigada por abrir as portas de teu laboratório há mais de dez anos, e ao longo de todo esse tempo, me orientar, apoiar, sendo sempre orientador e amigo. Obrigada pelas muitas horas de conversas e discussões, sempre buscando o melhor trabalho possível. Obrigada por me entender, nos mais distintos momentos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFRGS, todos seus professores e funcionários, pelo auxílio sempre que necessário. A UFSM pelas facilidades proporcionadas para a realização dos experimentos. Ao CNPq, pela bolsa de doutorado concedida.

Aos colegas do Laboratório de Carcinologia da UFSM, pela ajuda nas coletas e tudo mais: Bianca Zimmermann, Marcelo Dalosto, Rodrigo Koning, Gláucia Cogo, Joele Baumart e Alberto Gonçalves, entre outros que passaram por lá.

A Cadidja Coutinho e Alexandre Palaoro, por toda ajuda e companheirismo, desde a coleta, a manutenção dos animais, as filmagens, e todos os momentos descontraídos, de “atualizações” musicais durante nossas filmagens “madrugada a fora”.

A Prof^a Marlise Bartholomei Santos, que sempre acompanhou e encorajou o desenvolvimento desse trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Carcinologia da UFRGS por todo estímulo durante a realização dessa tese, em especial à Carolina Sokolowicz, Aline Quadros, Mauricio Almerão, Daiana Castiglioni e Bianca Zimmermann.

A Dona Alexandrina Cavichioli Brutt por nos acolher em sua casa e todo o seu cuidado com toda a equipe durante a realização dos experimentos em São Pedro do Sul.

Ao Prof. Carlos Jara pela oportunidade da realização do estágio no Chile e por sua calorosa acolhida em Valdivia.

Ao diretor do Laboratorio Costero de Recursos Acuáticos “Calfuco”, Prof. Dr. Miguel Luis Pardo, por disponibilizar uma sala para realização dos experimentos no Chile, e ao Don León, por toda recepção afetuosa, e pela ajuda nos experimentos realizados em Calfuco.

Aos amigos que sempre apoiaram, tiveram paciência e estiveram ao meu lado: Tiago Gomes, Marcia Spies, Rafael Trevisan, Fernanda Grave, Renato Grando, Gisele Scapini, Lidiana Quiroga, Ana Luiza Paz, Aline Pereira e Eva Regina Coelho.

Aqueles amigos que tornaram as estadias em Porto Alegre sempre divertidas, com muita conversa, risada e algumas partidas de “Imagem e Ação”: Carol, Rafa, Rosaninha Morais e Perla Dorneles.

A grande amiga, colega, companheira, Carol. Por ser minha anfitriã, confidente, crítica dos meus trabalhos, por ser a pessoa especial que é, obrigada por tua amizade!

Ao Thiago, por ter feito desses últimos anos mais tranquilos e maravilhosos, por todo amor, companheirismo, compreensão e paciência.

Por fim, e em nada menos importante agradeço a minha família, por ser a base de tudo. Meus tios, Osvaldo e Lourdes, Fernando e Estela, Zelandi e Soniel e La-Hire (*in. mem.*) e Naide; e primos (Isa, Clara, Ana, Jeferson, Rodrigo e Cassiano), obrigada pelo apoio e parceria. Meus irmãos, Leandro e Cláudio, cada um, a sua maneira, me estimulando a seguir em frente.

Meus pais, Alberto e Marley, a confiança, a força, o apoio incondicional, em todas as decisões, em todos os momentos, tornaram dessa jornada um caminho mais fácil de ser percorrido!

Obrigada!!!

Sumário

Resumo	07
Abstract	09
Prefácio	11
Introdução Geral	13
Objetivos	30
Material e Métodos	32
Referências Bibliográficas	42
Capítulo I: “ <i>Description of the agonistic behavior of <u>Aegla longirostri</u> (Decapoda: Aeglidae)</i> ”.....	58
Capítulo II: “ <i>Aggression in Aeglidae (Crustacea, Anomura) from the Pacific and Atlantic Slopes</i> ”.....	94
Capítulo III: “ <i>As fêmeas de eglídeos (Crustacea, Anomura) são agressivas?</i> ”.....	125
Capítulo IV: “ <i>Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans</i> ”.....	156
Considerações finais	194
Anexo: “ <i>Normas dos periódicos</i> ”.....	202

Resumo

Os eglídeos (Anomura, Aeglidae) são um grupo de crustáceos endêmicos do sul da América do Sul e restritos ao ambiente de água doce. Muitos aspectos da biologia e ecologia desses animais são bem conhecidos, porém, pouco se sabe sobre seu comportamento, principalmente o comportamento agressivo e a atividade em ambiente natural. É sabido que entre os animais, os conflitos são resolvidos por comportamentos agonísticos, termo que abrange uma gama de comportamentos de escape, exibições (“displays”), até um extremo do combate físico. Em um contexto ecológico, informações sobre os movimentos e a atividade dos animais são importantes para uma compreensão das exigências de hábitat, padrões de utilização dos recursos e o potencial de interações interespecíficas. A presente tese teve como objetivos: padronizar uma metodologia para análise do comportamento agressivo de eglídeos em laboratório; descrever o comportamento agressivo de *Aegla longirostri*; avaliar o comportamento agonístico de espécies provenientes de vertentes do lado Pacífico (espécies basais) e Atlântico (espécies derivadas) da América do Sul; comparar os padrões agressivos de fêmeas de *A. longirostri* e *A. manuinflata*, e; examinar os padrões de deslocamento, de atividade diária e de ocupação dos diferentes substratos por *A. manuinflata* em ambiente natural. Para os estudos sobre comportamento agressivo, os animais coletados foram mantidos em aclimação por uma semana em aquários individuais, pareados para realização de interações intra-específicas e filmados durante 20 minutos, período que foi subdividido para realização das análises. A partir dos confrontos com *A. longirostri* foram descritos os atos comportamentais, com 16 atos agressivos, e foi estabelecida uma tabela de intensidade da agressividade, variando de -2 (fuga) a 5 (combate intenso). No estudo comparativo entre quatro espécies de *Aegla*, foi verificado que todas apresentaram comportamentos semelhantes, porém um indivíduo de *Aegla denticulata denticulata*, apresentou tanatose. O período de latência foi superior ao tempo investido em todos os encontros agressivos. *Aegla longirostri*, a espécie mais derivada (da vertente do Atlântico) foi a que apresentou maior intensidade agressiva média e a mais basal (da vertente do Pacífico), *A. d. denticulata* a menor intensidade. *Aegla abtao*, *A. longirostri* e *A. manuinflata* gastaram significativamente mais tempo lutando, prendendo ou agarrando o oponente do que os demais atos, enquanto *A. d. denticulata*

passou 18,2% do tempo sem deslocamento, e não apresentou confronto intenso. Em todas as espécies foi verificada reversão da dominância. Entre as fêmeas, o comportamento é semelhante àquele observado nos machos das mesmas espécies. O período de latência foi mais longo do que qualquer encontro, e o primeiro foi em média mais longo que os demais. Houve uma baixa frequência na reversão da dominância, o animal que venceu o primeiro encontro, conseqüentemente teve uma probabilidade maior de ser o vencedor final. Para ambas as espécies, o ato mais freqüente foi o de lutar e/ou prender e agarrar com o quelípodo, seguido pelo uso das antenas. A agressividade das fêmeas pode chegar a altos níveis, por vezes, superando a agressividade observada em machos. Para avaliar o deslocamento e a atividade de *A. manuinflata* em ambiente natural, machos adultos e em intermuda foram monitorados a cada três horas durante nove dias, através da técnica de rádio-telemetria. Os eglídeos apresentaram um deslocamento significativamente maior à montante e apresentaram maior atividade de deslocamento na fotofase escura; a atividade locomotora não foi constante, sendo verificado que os animais passaram um ou mais dias sem deslocamento. Os indivíduos apresentaram especificidade em relação à ocupação dos diferentes tipos de substrato. Esses estudos trazem informações inéditas relativas ao comportamento agressivo de eglídeos, o qual é semelhante ao observado em outros decápodos com quelípodos bem desenvolvidos, porém, muitas peculiaridades foram observadas. Além disso, os resultados do estudo de rádio-telemetria forneceram mais uma informação importante para estudos de conservação das espécies, demonstrando a importância da manutenção dos ambientes naturais para esses indivíduos.

Palavras-chave: Aeglidae, comportamento agressivo, níveis de intensidade, rádio-telemetria, atividade circadiana, deslocamento.

Abstract

The aeglids (Anomura, Aeglidae) are endemic crustaceans from south region of South America and restricted to freshwater environments. Although several biological and ecological aspects of these animals has already been studied little is known about their behavior, mainly its aggressive behavior and activity in the natural environment. It is known that among animals, conflicts are resolved through agonistic behavior, an expression of which embraces a range of fleeing behaviors, displays, up to the extreme of physical combat. In an ecological context, information on the movements and activity of animals is important for understanding their requirements of habitat, resource usage patterns and the potential of interspecific interactions. This thesis has the following goals: to standardize a method in order to analyze the aggressive behavior of aeglids in laboratory; to describe the aggressive acts of *Aegla longirostri*; to evaluate the agonistic behavior of species originated from slopes on the Pacific (basal species) and Atlantic (derived species) sides of South America; to compare aggressive pattern of *A. longirostri* and *A. manuinflata* females; and to examine the displacement pattern on daily activity and occupancy of substrates by *A. manuinflata* in natural environment. For the aggressive behavior studies the animals were kept for one week of acclimation in individual fishbowls, then paired for experiments of intraspecific interactions and videotaped for 20 minutes, period which were subdivided for analyzes. From combats with *A. longirostri* the behavioral acts were described, 16 were considered aggressive acts, and a table of aggression intensity was established, ranging from -2 (fleeing) to 5 (intense combat). Concerning the comparative study among four species of *Aegla* it was verified that all of them exhibited similar behaviors, but one individual of *Aegla denticulata denticulata* displayed thanatosis. The latency period was greater than the time invested in all aggressive encounters. *Aegla longirostri*, the most derived species (from Atlantic slope), was the species that displayed the highest average aggressive intensity and, the most basal species (from Pacific slope), *A. d. denticulata* the lowest intensity. *Aegla abtao*, *A. longirostri* and *A. manuinflata* spent significantly more time fighting, holding or catching the opponent than the other acts, while *A. d. denticulata* spent 18.2% of the time without any displacement and did not exhibit intense combat. Reversal of dominance was observed in all species. Female's behavior is similar to that

observed in conspecific males. The latency period was longest than any other encounter and the first one was in average the longest. There was a low reversal of dominance; the animal which won the first encounter consequently had a higher probability of being the final winner. For both species the most frequent act was fighting and/or holding and catching with the cheliped, following by the use of antennae. Female's aggressiveness can reach high levels, overcoming sometimes the aggressiveness observed in males. To evaluate the displacement and activity of *A. manuinflata* in natural environment adult males in intermolt stage were monitored at every three hours during nine days through radio-telemetry technique. The aeglids showed a significantly greater displacement toward upstream and had the highest displacement activity on dark photophase; the locomotor activity was not constant, it was observed that the animals spent one or more days without any displacement. Individuals showed specific occupation of different types of substrate. These studies bring novel information concerning aggressive behavior of aeglids which is similar to the behavior observed in other decapods with developed chelipeds, although several peculiarities were noticed. Besides, the results from the radio-telemetry study provided more important information for conservation studies of species, demonstrating the importance of maintenance of natural environment for these animals.

Key words: Aeglidae, aggressive behavior, intensity levels, radio-telemetry, circadian activity, displacement.

Prefácio

Os eglídeos (Anomura, Aeglidae) englobam cerca de 70 spp., o grupo tem sua biologia e ecologia relativamente bem conhecidos, porém, pouco se sabe a respeito do comportamento desses animais. A presente tese inicia com uma **Introdução geral**, apresentando os eglídeos e o conhecimento atual sobre estes animais, com o intuito de proporcionar um entendimento dos requerimentos populacionais, ecológicos e também da evolução do grupo. Além disso, é feita uma extensa revisão sobre o comportamento agressivo e também sobre o uso da técnica da rádio-telemetria. Na continuidade, a seção **Material e Métodos**, apresentando uma explanação geral sobre as espécies estudadas, manutenção dos animais em laboratório, realização das filmagens, análise dos vídeos e dos dados, para os capítulos de comportamento agonístico, além de detalhes da técnica de rádio-telemetria, acompanhamento dos animais em ambiente natural e análise dos dados.

A tese está organizada na forma de quatro capítulos, apresentados no formato de artigos científicos, cada um dos quais, redigidos de acordo com as normas dos periódicos em que foram publicados, submetidos ou a serem submetidos.

O **Capítulo I** define uma metodologia para a análise do comportamento agonístico de eglídeos, desde a aclimatação, a filmagem e a análise dos dados. Nesse capítulo é descrito o comportamento agonístico de *Aegla longirostri*, cujas informações geradas constituem a base para o desenvolvimento dos demais estudos dessa tese. No **Capítulo II**, são comparados os comportamentos agressivos de quatro espécies de eglídeos, com origens e posições filogenéticas distintas. Foi verificado que a espécie da vertente do Atlântico do sul da América do Sul, que é a mais derivada, *A. longirostri*,

foi a mais agressiva dentre todas as estudadas. No **Capítulo III**, foi avaliado o comportamento agressivo de fêmeas de eglídeos, com esse estudo, foi confirmado que fêmeas de crustáceos podem ser agressivas e também, que elas apresentam comportamento semelhante aos dos machos, porém com menor intensidade agressiva. Por fim, o **Capítulo IV**, traz uma inovação no estudo dos crustáceos no Brasil, a aplicação da técnica de rádio-telemetria para acompanhamento dos animais em ambiente natural, a partir da qual, foi observado que eglídeos apresentam movimentos ativos à montante e também que têm hábitos preferencialmente noturnos.

Como finalização da tese são apresentadas as **Considerações finais**, na qual são trazidos os principais resultados e conclusões obtidos, além de perspectivas de possíveis estudos futuros, nas áreas abordadas nessa tese.

Introdução Geral

Os eglídeos

A família Aeglidae é constituída de apenas um gênero atual, *Aegla* Leach, 1820, e duas espécies fósseis *Haumuriaegla glaessneri* Feldmann, 1984, encontrada em rochas marinhas do Cretáceo superior da Nova Zelândia (FELDMANN, 1984) e *Protaegla miniscula* Feldmann, Veja, Applegate & Bishop (1998), encontrada em rochas marinhas do Cretáceo inferior do México (FELDMANN *et al.*, 1998). As duas espécies fósseis são os únicos membros da família registrados fora da América do Sul onde, atualmente são conhecidas cerca de 70 espécies (SANTOS *et al.*, 2009; BOND-BUCKUP *et al.*, 2010).

Sob o ponto de vista biogeográfico, esses crustáceos constituem um grupo endêmico do sul da América do Sul, restrito à região temperada e subtropical. Atualmente ocorrem nas bacias hidrográficas do sul do Brasil, Uruguai, Argentina, sul da Bolívia, Paraguai e centro e sul do Chile, desde o sudoeste de Minas Gerais (MG), na Bacia do Rio Grande, ao norte, até a Ilha Duque de York, Chile, ao sul (BOND-BUCKUP & BUCKUP, 1994; BOND-BUCKUP, 2003; OYANEDEL *et al.*, 2011). A maioria das espécies de *Aegla* não possui uma área de ocorrência muito ampla, vivendo em uma única bacia hidrográfica ou em bacias contíguas ou próximas (SWIECH-AYOUB & MASUNARI, 2001). Esses são os únicos membros da Infraordem Anomura (~1.500 spp.) que invadiram com sucesso o ambiente de água doce; exceção é registrada para o ermitão *Clibanarius fonticola* McLaughlin & Murray, 1990 que foi encontrado vivendo em ambiente de água doce, com a ressalva de que essa espécie não é totalmente independente da água salgada (MCLAUGHLIN & MURRAY, 1990).

Os eglídeos constituem um único grupo ecológico de decápodos anomuros que vive embaixo de pedras e de folhas do substrato dos cursos d'água continentais, como rios, riachos, lagos e cavernas. São encontrados desde 320 metros de profundidade, em lagos chilenos, até 3.500 metros de altitude, na pré-cordilheira Argentina (BOND-BUCKUP *et al.*, 2008). São elos importantes nas cadeias alimentares dos ambientes límnicos por fazerem parte da dieta de muitos animais como rãs, peixes, aves e lontras (ARENAS, 1974; CASSINI *et al.*, 2009) e por serem predadores de larvas de simuliídeos (borrachudos, Diptera) (MAGNI & PY-DANIEL, 1989) e consumidores de tecido vegetal (BUENO & BOND-BUCKUP, 2004; CASTRO-SOUZA & BOND-BUCKUP, 2004; SANTOS *et al.*, 2008).

Segundo PÉREZ-LOSADA *et al.* (2004), numerosas características fazem de Aeglidae um grupo interessante para o estudo evolutivo. Primeiro, esta é a única família de Anomura inteiramente restrita à ambientes de água doce e à América do Sul. Segundo, devido as suas peculiaridades, tanto moleculares, morfológicas, como ecológicas, foi criada a superfamília Aegloidea Dana, 1852, a qual pertence unicamente o gênero *Aegla* (MCLAUGHLIN *et al.*, 2010). Terceiro, diversas espécies conhecidas são ameaçadas de extinção (PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002; BOND-BUCKUP *et al.*, 2003; MAGRIS *et al.*, 2010) e, com isto, devem ser priorizados os esforços de conservação para esse grupo. Tantas características peculiares de Aeglidae despertam interesse em numerosos campos de pesquisa.

Nas últimas décadas muitos estudos têm sido realizados com eglídeos, como aqueles que abordaram a biologia populacional das seguintes espécies: *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (BUENO & BOND-BUCKUP, 2000), *A. castro* Schmitt, 1942 (SWIECH-AYOUB & MASUNARI, 2001), *A. leptodactyla* Backup & Rossi, 1977 (NORO & BUCKUP, 2002), *A. longirostri* Bond-Buckup & Backup, 1994 (COLPO *et al.*, 2005), *A.*

franciscana Buckup & Rossi, 1977 (GONÇALVES *et al.*, 2006), *A. franca* Schmitt, 1942 (BUENO *et al.*, 2007), *A. schmitti* Hobbs III, 1979 (TEODÓSIO & MASUNARI, 2009) e *A. paulensis* Schmitt, 1942 (COHEN *et al.*, 2011); e a biologia reprodutiva: *A. castro* (SWIECH-AYOUB & MASUNARI 2001a), *A. platensis* (SOKOLOWICZ *et al.*, 2006, 2007; CAHANSKY *et al.*, 2008), *A. uruguayana* Schmitt, 1942 (VIAU *et al.*, 2006; CASTIGLIONI *et al.*, 2009), *A. franca* (BUENO & SHIMIZU, 2008 e 2009) e *Aegla strinatii* Türkay, 1972 (ROCHA *et al.*, 2010).

Alguns estudos foram realizados avaliando o desenvolvimento ontogenético dos eglídeos, como: BOND-BUCKUP *et al.* (1996) com *A. prado* Schmitt, 1942, BUENO & BOND-BUCKUP (1996) que avaliaram os estágios iniciais de *A. violacea* Bond-Buckup & Buckup, 1994, e LIZARDO-DAUDT & BOND-BUCKUP (2003) que descreveram o desenvolvimento embrionário de *A. platensis*. Além destes, LÓPEZ-GRECO *et al.* (2004) analisaram a incubação e cuidado maternal em *A. uruguayana*.

O crescimento, avaliado através do modelo de von Bertalanffy, é bem conhecido para Aeglidae: *A. platensis* (BUENO *et al.*, 2000), *A. leptodactyla* (NORO & BUCKUP, 2003); *A. jarai* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (BOSS JR. *et al.*, 2006), *A. longirostri* (SILVA-CASTIGLIONI *et al.*, 2006) e *A. itacolomiensis* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (SILVA-GONÇALVES *et al.*, 2009).

Além dos estudos mencionados acima, outras áreas já foram investigadas, como a conservação das espécies (PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002; BOND-BUCKUP *et al.*, 2003; JARA *et al.*, 2006; MAGRIS *et al.*, 2010), morfologia do estômago de *A. platensis* (CASTRO & BOND-BUCKUP, 2003), estudo das glândulas tegumentares do quinto pereiópodo de *A. platensis* (ALMERÃO *et al.*, 2007), hábito alimentar e nicho trófico de *A. laevis* (Latreille, 1818) (BAHAMONDE & LOPEZ, 1961), *A. perobae* Hebling &

Rodrigues, 1977 (RODRIGUES & HEBLING, 1978), *A. camargoi* Buckup & Rossi, 1977 e *A. leptodactyla* (CASTRO-SOUZA & BOND-BUCKUP, 2004), *A. platensis* e *A. ligulata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (BUENO & BOND-BUCKUP, 2004), e *A. longirostri* (SANTOS *et al.*, 2008).

A distribuição dos eglídeos tem sido avaliada sob o ponto de vista biogeográfico e da relação com os fatores ambientais (BÜCKER *et al.*, 2008; TREVISAN *et al.*, 2009; TREVISAN & MASUNARI, 2010; VALDOVINOS *et al.*, 2010; COLLINS *et al.*, 2011; OYANEDEL *et al.*, 2011). Tais estudos demonstraram que a distribuição desses animais está relacionada a variáveis abióticas, e que os mesmos são capazes de selecionar locais com abundância de fragmentos de plantas, bem como, que a ocupação da terra nas regiões adjacentes aos rios influencia a abundância de eglídeos (BÜCKER *et al.*, 2008; TREVISAN *et al.*, 2009; TREVISAN & MASUNARI, 2010). Além disso, estudos avaliando aspectos biogeográficos, apresentaram que a distribuição de Aeglidae é fortemente influenciada por fenômenos históricos (inversão do fluxo de rios, glaciações, etc.) que atingiram o sul da América do Sul (VALDOVINOS *et al.*, 2010; COLLINS *et al.*, 2011; OYANEDEL *et al.*, 2011).

Estudos envolvendo a fisiologia de eglídeos, tem mostrado as variações no metabolismo de carboidrato em *A. ligulata* (OLIVEIRA *et al.*, 2003) e *A. platensis* (FERREIRA *et al.*, 2005; OLIVEIRA *et al.*, 2007). Os autores verificaram que dependente da espécie pode haver altos níveis de variação circadiana (*A. ligulata*), sazonal (*A. ligulata* e *A. platensis*) e entre os sexos (*A. ligulata* e *A. platensis*), sendo que as mudanças no metabolismo estariam relacionadas com o período reprodutivo. As variações morfológicas foram estudadas para espécies argentinas e chilenas (GIRI & LOY, 2008; BARRÍA *et al.*, 2011, respectivamente), demonstrando que mudanças na forma são reguladas primariamente por fatores intrínsecos, como a espécie e o sexo dos

indivíduos, e em alguns casos, a variação pode ocorrer em função do ambiente em que os animais vivem.

A origem marinha e o posterior estabelecimento e dispersão no hábitat de água doce da América do Sul dos eglídeos são amplamente aceitos e fundamentados tanto por evidências fósseis como pelas análises filogenéticas (MARTIN & ABELE, 1986; PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002a, 2002b).

Apesar do aparente sucesso de Aeglidae às condições do ambiente dulcícola, pouco se conhece sobre suas estratégias adaptativas frente a esta conquista, principalmente sobre o comportamento de seus membros. Recentemente alguns estudos vêm se dedicando a investigar os passos desta invasão à água doce, abordando aspectos biogeográficos (MORRONE & LOPRETTO, 1994; PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2004) e filogenéticos (MARTIN & ABELE, 1986; PÉREZ-LOSADA *et al.*, 2002, 2002a, 2002b, 2004). Porém, desvendar a forma como estes crustáceos se relacionam em nível intra-específico pode ajudar a elucidar algumas questões que cercam a conquista dos ambientes límnicos por estes anomuros tão peculiares por serem os únicos habitantes de águas continentais.

Quando se trata do comportamento de eglídeos, os únicos estudos desenvolvidos se referiram ao cuidado parental das fêmeas (LÓPEZ-GRECO *et al.*, 2004), ao período de atividade dos animais (SOKOLOWICZ *et al.*, 2007), ao comportamento reprodutivo (ALMERÃO *et al.*, 2010), e recentemente a avaliação da competição interespecífica (PARRA *et al.*, 2011), todos em condições laboratoriais.

Comportamento agonístico

Considera-se a Etologia (igualmente conhecida pelos nomes Comportamento Animal, Etologia Moderna, ou, ainda, Biologia do Comportamento) a ciência que estuda o comportamento dos animais (do grego *ethos* = comportamento), incluindo ainda a conduta humana, sob um prisma essencialmente biológico (DEL-CLARO, 2004; SOUTO, 2005). O comportamento pode ser entendido como tudo aquilo que um animal é capaz de fazer. Contudo, para essa definição ser mais completa, é necessário ressaltar que os animais podem exibir comportamentos nos quais deixam de realizar atividades que envolvem movimentações ou deslocamentos, parecendo que não estão “fazendo nada” (DEL-CLARO, 2004), o qual também é considerado um comportamento.

Para que um animal seja considerado como social é preciso que ele interaja com outros, e que esse contato tenha alguma permanência de tempo (SOUTO, 2005), ou mesmo, como definido por DEL-CLARO (2004), o comportamento social é qualquer interação direta entre indivíduos da mesma espécie, geralmente aparentados e vivendo em grupo. Os principais grupos sociais são os formados pelas mães e seus filhotes, pais e filhotes, um par que se une durante um período do ano ou por toda a vida, assim como grupos mistos, sendo eles, familiares ou não. Dentro desses grupos as condutas sociais mais comuns são a corte, o comportamento parental, o comportamento agonístico (aquele que envolve a agressão) e o comportamento de contato (SOUTO, 2005).

A sobrevivência em um mundo complexo exige que os organismos mantenham um rico repertório comportamental, que seja dependente do contexto, maleável e reconhecível. Para descrever esses comportamentos, são usados etogramas, os quais são descrições em palavras de todos os distintos padrões (módulos, componentes) que são

vistos quando os organismos se engajam em comportamentos como acasalamento, busca por alimento, ou lutas (NILSEN *et al.*, 2004).

Predições sobre o comportamento animal surgiram a partir dos modelos evolucionários de otimização, tais como a Teoria dos Jogos, que foi proposta por Maynard Smith, a qual apóia a suposição que fenótipos comportamentais evoluíram através da seleção para aqueles que maximizam a “aptidão” (“fitness”) do indivíduo. A rede de mudanças na “aptidão” devido a um padrão comportamental particular é vista como uma combinação de efeitos benéficos e prejudiciais, ou custos e benefícios (MAYNARD SMITH, 1982). A Teoria dos Jogos (MAYNARD SMITH, 1974) tem providenciado uma estrutura conceitual para as análises de conflitos animais e do comportamento agonístico.

Com este enfoque, os conflitos tornam-se um jogo de otimização, no qual o benefício potencial (alimento, abrigo, acesso ao acasalamento) é balanceado contra os custos potenciais (injúria ou morte, exposição a predadores, aumento da potência metabólica) do conflito. A Teoria dos Jogos prediz que se o combate é caro (dispendioso) então os conflitos podem ser resolvidos em um estágio precoce, baseados em alguns indicadores de habilidade para o combate (GLASS & HUNTINGFORD, 1988). Adicionalmente, interações agonísticas podem ir desde “exibição” (“display”); que segundo DEL-CLARO (2004) são ações estereotipadas usadas como um sinal de comunicação por indivíduos; que não causam injúrias até comportamentos que têm potencial de causar injúrias (HUNTINGFORD *et al.*, 1995).

Competições representam meios pelos quais os animais excluem os outros dos recursos (RIECHERT, 1998). Elas são geralmente aos pares, os quais são tomados como um ponto de partida para a Teoria dos Jogos em conflitos animais (MAYNARD SMITH &

PRICE, 1973; MAYNARD SMITH, 1982). Decisões para continuar ou abandonar uma competição são continuamente atualizadas, a partir da freqüente troca de informações sobre a habilidade de luta que ocorre durante os confrontos (SMALLENGANGE *et al.*, 2007).

O custo energético do comportamento pode ter conseqüências para a “aptidão” do indivíduo. A energia gasta com comportamento agonístico, por exemplo, não estará disponível para alimentação ou reprodução e, portanto representa uma redução na “aptidão”. Em adição, a redução das reservas de energia e acúmulo de certos metabólitos, tais como o ácido láctico, limitam o animal a suas atividades subseqüentes (ECKERT *et al.*, 1988). Dessa maneira, como referido, o comportamento de luta é metabolicamente caro e isto tem sido demonstrado para várias espécies de crustáceos, incluindo *Necora puber* (Linnaeus, 1767) (THORPE *et al.*, 1995), *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (SNEDDON *et al.*, 1999) e *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758) (BRIFFA & ELWOOD, 2004). Apesar de interações agonísticas poderem ser energeticamente custosas e possivelmente injuriosas, quando usadas para a aquisição de recursos, são consideradas inestimáveis por aumentar o crescimento e as oportunidades de acasalamento e diminuir o risco de predação (BERGMAN & MOORE, 2005). Portanto, o ato de investir em um combate propriamente dito tem que ser muito bem “calculado” pelo animal, para que, apesar das situações descritas acima, represente uma vantagem ao indivíduo.

Existem alguns mecanismos que possibilitam os animais a viverem em um mesmo grupo social, sem incorrerem em lutas desenfreadas. Um dos principais meios é a formação de hierarquias estáveis. Desde que haja um “respeito” às regras mostradas pelo dominante a agressividade é bem reduzida. Pode-se, ainda, citar a formação de territórios como uma maneira de reduzir a agressividade entre os membros de um grupo.

Os territórios possuem diversas funções (proteção, acasalamento, alimentação, criação de filhotes, ou uma mistura delas). Seja como for, o respeito a eles gera uma maior harmonia entre os indivíduos (SOUTO, 2005).

Além destes mecanismos, pode-se mencionar a percepção de assimetria em um encontro agonístico para ambos os rivais, pois mostraria qual deles é o mais apto a vencer, sem que houvesse a necessidade de uma luta verdadeira. É de se esperar que em tais encontros os participantes executem uma série de condutas que tornem a sua motivação e força claras. Esta agressão estaria no nível da ameaça e poderia envolver a luta ritualizada, uma forma de intimidação que teria evoluído exatamente para evitar danos desnecessários aos indivíduos (KREBS & DAVIES, 1996; SOUTO, 2005). Porém, quando as assimetrias entre os competidores fossem pequenas, elementos comportamentais de baixa intensidade seriam repetidos na primeira fase, seguido de uma fase com uma mistura de vários elementos comportamentais e, finalmente, uma fase de escalada intensa (ENQUIST *et al.*, 1990).

Atos de agressividade intra-específica, tais como ameaçar, atacar, submeter ou fugir são usualmente considerados interações agonísticas. Através desses tipos de interações são estabelecidas as hierarquias de dominância (HAZLETT, 1966; DAWS *et al.*, 2002). Um alto “status” social, obtido através de algumas vantagens (tamanho e/ou experiência prévia), aumenta a probabilidade de um animal ser hábil para defender recursos como alimento, abrigo e parceiros, enquanto reprime o sucesso dos subordinados (MAYNARD SMITH & PRINCE, 1973; CHASE *et al.*, 1994).

O “status” dominante tem sido considerado como um indicador confiável para a “aptidão” e tem sido observado em uma variedade de espécies como aumentando a “aptidão” em termos de crescimento e oportunidades de acasalamentos (BOVBJERG,

1953; FREY & MILLER, 1972; TILSON & HAMILTON, 1984). O “status” de hierarquia social entre membros de um grupo é importante para o sucesso reprodutivo e a definição territorial. As interações são usadas para estabelecer a dominância a qual algumas vezes pode levar a morte do mais fraco (BRUSKI & DUNHAM, 1987). Uma vez que uma hierarquia de dominância foi estabelecida nos crustáceos, ocorrem poucos encontros agressivos após a luta inicial, com os subordinados fugindo do indivíduo dominante (HUBER *et al.*, 1997). Ainda nesse sentido, segundo AHVENHARJU & RUOHONEN (2007), os crustáceos reduzem os custos de encontros agonísticos pelo estabelecimento de hierarquias sociais, como indicado no lagostim *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), no qual, interações agressivas foram significativamente mais curtas, embora mais freqüentes, em uma hierarquia estável.

Estudos com lagostins mostram que o “status” social relativo é uma condição transitória e revogável. A estabilidade das relações de dominância é facilmente perturbada por mudanças no ambiente social. Desde que os animais vivam num hábitat densamente povoado, subordinados podem experimentar oportunidades recorrentes de obter o “status” preferido e podem, portanto, ser menos pressionados a escalar em encontros sob condições naturais (GRAHAM & HERBERHOLZ, 2009). Esta noção é apoiada por recentes estudos de campo que mostram que lutas são muito menos intensas em ambientes naturais do que em laboratório (BERGMAN & MOORE, 2003; MARTIN & MOORE, 2008).

Muitos estudos foram realizados focando na descrição do comportamento agonístico em crustáceos, principalmente caranguejos, lagostas e lagostins (BOVBJERG, 1953; HAZLETT, 1966 e 1971; HECKENLIVELY, 1970; SCRIVENER, 1971; SWARTZ, 1976; GLASS & HUNTINGFORD, 1988; SMITH & TAYLOR, 1993; CROMARTY *et al.*, 1998; TIERNEY *et al.*, 2000; BERGMAN & MOORE, 2005; WILLIAMS *et al.*, 2006; HOCK &

HUBER, 2008; FLETCHER & HARDEGE, 2009; PEDETTA *et al.*, 2010, entre outros), sendo que nenhum deles foi desenvolvido no Brasil.

A respeito do comportamento desses animais, pode-se destacar que lagostas, *Homarus americanus* H. Milne-Edwards, 1837, são animais solitários (KARAVANICH & ATEMA, 1998) que lutarão se colocadas muito proximamente (ZEITLIN-HALE & SASTRY, 1978; ATEMA & VOIGT, 1995; HUBER & KRAVITZ, 1995). Tais lutas parecem caber nas predições gerais da Teoria dos Jogos, iniciando com uma “exibição” ameaçadora, progredindo para empurrar com os quelípodos, seguindo para um combate “não-comedido” (ATEMA & VOIGT, 1995), podendo, muitas vezes levar a comportamentos prejudiciais como bloqueio com o quelípodo, freqüentemente levando a perda de um membro e sangramento (ATEMA & STEINBACH, 2007).

A “exibição” de ameaça envolve posturas conspícuas com o quelípodo e é freqüentemente suficiente para resolver o conflito (ATEMA & VOIGT, 1995; KARAVANICH & ATEMA, 1998). Em laboratório, lagostas rapidamente estabelecem relações de dominante-subordinado, e encontros subseqüentes entre esses animais não envolvem combate, mas são resolvidos por atos como fugir ou evitar pelo subordinado, desse modo minimizando o risco de injúria para os combatentes (KARAVANICH & ATEMA, 1998; SPANIER *et al.*, 1998). Em geral, o tamanho é o fator determinante afetando o resultado de interações intra-específicas (WILLIAMS *et al.*, 2006).

Enquanto as lagostas fazem um uso extensivo de “exibições” e mostram uma escalada de agressão antes do combate verdadeiro, os caranguejos verdes (*C. maenas*) lutam sem apresentar “exibições” prévias e partem diretamente para a luta física intensa (SNEDDON *et al.*, 1997, 1997a). Machos de *C. maenas* lutam por recursos (alimento, espaço individual, fêmeas), com machos maiores sendo dominantes (BERRILL &

ARSENAULT, 1982). As lutas entre machos são significativamente mais intensas na presença de fêmeas (SNEDDON *et al.*, 2003) do que de alimento (FLETCHER & HARDEGE, 2009).

Os lagostins têm uma agressividade estereotipada e comportamentos de submissão (BRUSKI & DUNHAM, 1987), assim como observado em lagostas (HUBER & KRAVITZ, 1995). Interações combativas entre dois lagostins podem ser menos prováveis de ocorrer se um oponente é percebido precocemente, providenciando mais tempo para a fuga. Em lagostins que enxergam (que não são cegos como as formas troglóbias), a visão providencia essa habilidade sensorial (HAO LI *et al.*, 2000).

Entre os crustáceos, existem quatro grandes determinantes morfológicas e fisiológicas que afetam o comportamento agonístico e de escape: idade, tamanho, estágio de muda e sexo. Como observado em *H. americanus*, adultos grandes tem maior probabilidade de vencer em encontros agonísticos (SCRIVENER, 1971) e são dominantes sobre jovens pequenos (ATEMA & COBB, 1980). Animais em estágio de pré-muda (carapaça macia) vencem animais em estágio de pós-muda (também com carapaça macia) (TAMM & COBB, 1978).

Em muitas espécies, a experiência agonística tem efeitos de longa durabilidade em comportamentos subsequentes de animais vencedores e perdedores (HSU & WOLFF, 1999; BREITHAUPT *et al.*, 1999; ZULANDT SCHNEIDER *et al.*, 1999 e 2001). Experiência social de animais dominantes e de subordinados consiste de uma série de vitórias e derrotas que tem demonstrado aumentar a probabilidade que esses animais vencerão ou perderão interações agonísticas com oponentes ingênuos (que não tenham sido expostos a confrontos) (DAWS *et al.*, 2002). Além disso, sinais químicos de urina liberada são prováveis estimuladores da progressão e resultados de encontros agonísticos em

lagostins e lagostas. Quando os crustáceos são privados da habilidade para detectar esses sinais, por obstrução de quimiorreceptores ou prevenção da eliminação de urina, os encontros agonísticos aumentam em duração e intensidade, e a previsão de quem será o vencedor é alterada por não haver reconhecimento entre os indivíduos (BREITHAUPT *et al.*, 1999; ZULANDT SCHNEIDER *et al.*, 1999 e 2001; BERGMAN *et al.*, 2003). Esta descoberta indica que uma importante informação, considerando o “status”, é transmitida através de produtos químicos na urina e que estes agentes químicos têm um importante papel na determinação e na progressão de encontros agonísticos (BERGMAN & MOORE, 2005).

A comunicação química em crustáceos pode ser inestimável por expressar o “status” social enquanto os animais competem por recursos, e em reduzir o custo energético dos combates, especialmente em um hábitat com turbidez no qual uma hierarquia estabelecida subsiste e os animais têm repetidas interações com os mesmos indivíduos (KARNOFSKY *et al.*, 1989; BERGMAN & MOORE, 2003).

Estudos mais recentes têm centrado na habilidade de indivíduos que vivem em grupos sociais obterem informações sobre co-específicos observando suas interações agonísticas (ZULANDT *et al.*, 2008) e como a dominância pode alterar o comportamento de animais subordinados dentro de uma hierarquia social (DAVID *et al.*, 2007). Além disso, GHERARDI *et al.* (2010), estudando *H. americanus*, verificaram que os esses crustáceos dependem da visão durante interações agonísticas.

O comportamento agonístico é um aspecto fundamental das teorias ecológicas na aquisição de recursos e na seleção sexual e é assim um importante aspecto do comportamento e ecologia dos crustáceos (BERGMAN & MOORE, 2005). Ao examinar o comportamento agonístico nos crustáceos, deve-se ter em mente que uma miríade de

fatores extrínsecos e intrínsecos pode influenciar a agressão intra-específica e ambos devem sempre ser reconhecidos como influências significativas no comportamento agonístico (BOVBJERG, 1956).

De acordo com BERGMAN & MOORE (2003), experimentos de laboratório foram inestimáveis para esclarecer os fatores intrínsecos e extrínsecos que afetam as interações agonísticas. Fatores intrínsecos que são apresentados como afetando a agressão são: tamanho, sexo, estado reprodutivo, estado de fome e experiência social, enquanto os extrínsecos são: reconhecimento de “status” e individual, disponibilidade de recursos, residência anterior e presença de abrigo.

Rádio-telemetria

Em um contexto ecológico, informações sobre os movimentos dos animais e sua atividade são importantes para contribuir para a uma compreensão das exigências de hábitat, padrões de utilização dos recursos e o potencial de interações interespecíficas (SUTHERLAND, 1996). Ainda nesse sentido, PITTMAN & MCALPINE (2001) ressaltaram que o conhecimento sobre o movimento e o padrão de atividade das espécies pode ser uma informação útil relativa aos requerimentos do hábitat, e interações predatórias e competitivas com outras espécies da comunidade.

Ambientes nos quais os eglídeos vivem, como riachos, são sistemas dinâmicos e os locais de distribuição de invertebrados podem variar em resposta a mudanças em fatores, tais como: fluxo, temperatura e interações bióticas. Movimentos de pequena escala, em resposta a mudanças no fluxo, foram demonstrados para várias espécies de macroinvertebrados lóticos (LANCASTER, 1999). Para muitos invertebrados habitantes de riachos, deriva (“drift”) representa um importante método de transporte (ALLAN &

FEIFAREK, 1989; LANCASTER *et al.*, 1996), mas invertebrados grandes e móveis, como é reportado no caso dos lagostins (Decapoda, Astacidea), têm a capacidade de fazer movimentos ativos, incluindo distâncias substanciais contra o fluxo de água (ROBINSON *et al.*, 2000). Nos rios e riachos, a capacidade de fazer movimentos ativos à montante pode ser importante para recolonizar áreas que foram perturbadas e despovoadas (LUCAS *et al.*, 1998).

O entendimento dos padrões espaciais e temporais de movimentos e de atividades é relevante para prever a expansão e a capacidade de colonização das espécies. Investigações sobre o comportamento espacial de crustáceos, como os lagostins, têm sido predominantemente realizadas avaliando os movimentos durante os meses de verão, quando o crescimento e o acasalamento ocorrem. Vários estudos sobre esse grupo têm mostrado que a rádio-telemetria é uma técnica muito eficaz para estudar os movimentos em sistemas ribeirinhos (SCHÜTZE *et al.*, 1999; BOHL, 1999; GHERARDI & BARBARESI, 2000; ROBINSON *et al.*, 2000).

A telemetria é uma metodologia empregada desde o início da segunda metade do século XX, com o intuito de estudar o comportamento e a mobilidade de diversas espécies da fauna silvestre, em seu hábitat natural (GILES, 1971; KENWARD, 1987). Ela está baseada na detecção remota de um sinal, emitido através de transmissores colocados nos animais a monitorizar. Consiste em uma técnica muito útil quando se quer estimar a área de vida de determinada espécie, tem como vantagem a realização do monitoramento dos *taxa* no hábitat natural, a perturbação mínima desde que a captura e a posterior instalação dos transmissores seja efetuada corretamente. É uma técnica bastante adequada para situações de visibilidade fraca ou nula (animais com hábitos noturnos ou que ocorram preferencialmente em sistemas aquáticos profundos) e permite realizar estudos de grande amplitude, como por exemplo, no caso das migrações

transcontinentais. Por outro lado, a rádio-telemetria apresenta como principais desvantagens o elevado custo do material utilizado, sobretudo transmissores (“tags”) e receptores (“data logger”), e ainda a necessidade de marcar animais com alguma dimensão, relativamente ao tamanho dos transmissores (BEYERS & CARLSON, 1993).

Com a rádio-telemetria, um número muito grande de localizações de um indivíduo pode ser obtido, a grandes distâncias, num espaço de tempo relativamente curto, e sem a interferência no comportamento do animal causada por sucessivas capturas e recapturas (FERNANDEZ, 1995).

A rádio-telemetria não tem sido largamente usada em estudos do comportamento de invertebrados de água doce devido ao pequeno tamanho de numerosas espécies. Mas os transmissores são pequenos o suficiente para serem anexados a macroinvertebrados grandes (ROBINSON *et al.*, 2000). Os avanços na tecnologia, particularmente na miniaturização de componentes eletrônicos, tem permitido que estudos e pesquisas sejam realizados sem interferência no comportamento, atividade e movimento natural destes animais. De acordo com BUBB *et al.* (2002), a rádio-telemetria forneceu uma ferramenta útil para estudar o movimento de *P. leniusculus* no outono e inverno. Ela forneceu informações de fina escala sobre os movimentos de lagostins, comparado ao que pode ser conseguido através de técnicas de marcação e recaptura. Além disso, as dificuldades que são experimentadas em capturar números consideráveis de lagostins durante o final do outono e no inverno (ABRAHAMSSON, 1981; MATTHEWS & REYNOLDS, 1995; RIGGERT *et al.*, 1999) faz com que o uso da técnica de marcação e recaptura para descrever os movimentos no inverno sejam muito limitados (BUBB *et al.*, 2002).

Nos estudos de rádio-telemetria são utilizados transmissores que emitem em bandas compreendidas entre 20 e 180 MHz., e que possuem, como uma das principais vantagens, a maior facilidade com que as antenas receptoras detectam os seus sinais na água, podendo atingir distâncias relativamente longas, de até 2 km. Outro benefício relevante decorrente dessa metodologia, comparativamente com os outros sistemas de telemetria, é o fato de ser menos perturbada pelos ruídos existentes nos cursos de água, mesmo pelos produzidos nas centrais hidroelétricas (TRAVADE & LARINIER, 2002).

Muitos estudos têm sido desenvolvidos com crustáceos, utilizando diferentes formas de telemetria, no intuito de fornecer informações sobre a área de vida e padrões de migração desses animais (Palinura: SMITH *et al.*, 1998; WATSON III *et al.*, 1999; Astacidea: BUBB *et al.*, 2002a; Anomura: GONZÁLEZ-GURRIARÁN *et al.* 2002; JØRGENSEN *et al.*, 2007; Brachyura: CLARK *et al.*, 1999; TURNER *et al.*, 2003; GUERRA-CASTRO *et al.*, 2007; LYNCH & ROCHETTE, 2007).

Destacam-se, também, os estudos com a técnica de rádio-telemetria realizados por BARBARESI *et al.* (1997) estudando o caranguejo de água doce *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785); GHERARDI *et al.* (2000), avaliando o deslocamento de *Procambarus clarkii* (Girard, 1852); ROBINSON *et al.* (2000), examinando o padrão de movimentos e área de vida de *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet 1858); de BUBB *et al.* (2002), com a avaliação do movimento e atividade de *P. leniusculus* durante o final do outono e inverno e de BUBB *et al.* (2004) que estudaram o movimento e dispersão dessa espécie. Segundo os autores citados acima, os crustáceos são capazes de se deslocar ativamente através dos corpos d'água, realizando incursões tanto à montante como à jusante, e tais deslocamentos não parecem variar entre os sexos, porém, a temperatura parece ser um fator importante influenciando a duração e a extensão dos deslocamentos.

Objetivos

O desenvolvimento da presente tese teve como objetivo geral contribuir para o conhecimento sobre o comportamento dos eglídeos, destacando-se o comportamento agonístico, em laboratório, e a atividade circadiana e padrões de deslocamento, em ambiente natural.

Os objetivos específicos serão aqui apresentados conforme os capítulos em que foram estudados:

Capítulo I: Descrição do comportamento agonístico de *Aegla longirostri*

- ◆ Estabelecer um protocolo para observação dos atos comportamentais de eglídeos em laboratório;
- ◆ Descrever o comportamento agonístico de *A. longirostri*.

Capítulo II: Comportamento agonístico em Aeglidae das vertentes do Pacífico e do Atlântico

- ◆ Avaliar o comportamento agonístico de anomuros de água doce provenientes de vertentes do lado Pacífico (espécies basais) e Atlântico (espécies derivadas) da América do Sul. Nesse estudo avaliaram-se as diferenças e semelhanças no comportamento agressivo através de interações intra-específicas enfocando o papel da origem evolutiva das espécies.

Capítulo III: Comportamento agonístico em fêmeas de eglídeos

- ◆ Comparar os padrões agressivos de fêmeas de *A. longirostri* e *A. manuinflata*;
- ◆ Comparar a agressividade das fêmeas com o que foi descrito para machos das mesmas espécies.

Capítulo IV: Rádio-telemetria no estudo de anomuros de água doce

- ◆ Avaliar o padrão de deslocamento de *A. manuinflata* em ambiente natural através da técnica de rádio-telemetria;
- ◆ Verificar os ritmos de atividade em ambiente natural;
- ◆ Analisar o padrão de ocupação de diferentes substratos.

Material e Métodos

As espécies

Para realização da presente tese foram utilizadas quatro espécies de eglídeos: *Aegla abtao* Schmitt, 1942; *A. denticulata denticulata* Nicolet, 1849; *A. longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994 e *A. manuinflata* Bond-Buckup & Santos, 2009 (Figura 1). As duas primeiras espécies ocorrem no centro-sul e sul do Chile, enquanto as demais ocorrem principalmente na região central do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

As amostragens

Para os experimentos realizados no Brasil, as amostragens de *A. longirostri* ocorreram no município de Santa Maria/RS, em um tributário do Rio Vacacaí-Mirim, Bacia do Rio Jacuí (29°40'13"S; 53°45'44"W); e de *A. manuinflata*, no Arroio Passo da Taquara, tributário do Rio Ibicuí-Mirim, Bacia do Rio Uruguai, município de São Pedro do Sul/RS (29°36'01"S; 54°10'37"W). No Chile, as coletas foram realizadas no Rio Collilelfu, Bacia do Rio Valdivia, em Paillaco, sendo ambas as espécies amostradas no mesmo local (40°02'28"S; 72°54'34"W). As coletas foram realizadas manualmente, com uso de armadilhas ou puçá, conforme a necessidade, visto que, em muitas ocasiões não foi possível encontrar animais de tamanhos maiores (adultos grandes) com uso de puçá e coleta manual, portanto, foram deixadas armadilhas (contendo pedaços de fígado bovino como isca) durante a noite e retiradas pelo período da manhã para obtenção desses animais.

Não foi verificado o grau de maturação sexual dos machos e das fêmeas de eglídeos. Além disso, as amostragens foram realizadas em todas as estações do ano, porém, maiores esforços foram concentrados nos meses de outono e de inverno, visto que, após alguns experimentos foi verificado que a taxa de sobrevivência dos indivíduos foi maior naqueles amostrados nos meses de outono e de inverno (Observação pessoal).

Comportamento agonístico em laboratório

Após as coletas, os indivíduos foram levados ao laboratório (Laboratório de Carcinologia/UFSM – Brasil ou Laboratorio Costero de Recursos Acuáticos “Calfuco”/UACH – Chile), onde foram aclimatados por uma semana em aquários individuais (15 x10,5 x10 cm) sem contato físico, químico ou visual, para reduzir o efeito da experiência social prévia (GUIASU & DUNHAM, 1997; KARAVANICH & ATEMA, 1998; ZULANDT SCHNEIDER *et al.*, 2001), sendo a temperatura (aproximadamente 17 °C no Brasil e 13 °C no Chile) e o fotoperíodo controlados (12 h de luz e 12 h de escuro), e a aeração constante. Eglídeos foram alimentados a cada 48h, com pedaços de filé de peixe, sendo alimentados pela última vez 48h antes da realização dos experimentos.

Em todos os experimentos foram utilizados apenas indivíduos adultos, em estágio de intermuda e com os apêndices íntegros (antenas e pereiópodos). Todos os indivíduos foram utilizados apenas uma vez. Após cada experimento, os animais foram mantidos por uma semana em laboratório para se verificar o “status” da muda. Animais que sofreram muda nesse período foram descartados das análises, pois tem sido observado que a muda afeta o “status” da agressividade (THORPE *et al.*, 1994; ATEMA & VOIGT, 1995). Além disso, os animais que morreram nesse período também foram descartados das análises.

Os experimentos foram realizados na fotofase escura, cuja luminosidade foi proporcionada por lâmpadas vermelhas (TURRA & DENADAI 2003), já que os eglídeos apresentam hábitos preferencialmente noturnos (SOKOLOWICZ *et al.*, 2007). Foram realizadas medições do comprimento do cefalotórax (CC) (precisão 0,01 mm) de cada animal (Figura 2). Após a realização dos experimentos, todos os animais foram liberados no local de sua coleta.

Foram proporcionados confrontos intra-específicos para cada uma das espécies. Foram utilizados apenas machos de *A. abtao* e *A. d. denticulata*, e machos e fêmeas de *A. longirostri* e *A. manuinflata*. Foram selecionadas, em média, 10 duplas de cada espécie (20 quando machos e fêmeas), separados em pares do mesmo sexo, e com aproximadamente mesmo tamanho (variação máxima de 1,0 mm no comprimento do cefalotórax).

Após o período de aclimação, os animais foram transferidos para uma arena de vidro (20 x 12 x 13 cm), sem substrato e aeração, com duas divisórias opacas separando-a em três compartimentos de iguais dimensões. Nos compartimentos da direita e da esquerda foram colocados os animais da dupla, após serem diferenciados através de uma marca de tinta não-tóxica na carapaça e no quelípodo de um dos indivíduos. Após 20 minutos de aclimação na arena, as divisórias foram retiradas, e os eglídeos filmados durante os 20 minutos seguintes, para qualificar (descrever) e quantificar os atos agonísticos.

As interações foram filmadas com uma câmara de vídeo (Sony Handycam DCR-DVD108) suspensa centralmente, a uma distância de 26 cm, acima da arena. A iluminação da arena foi providenciada por quatro lâmpadas incandescentes vermelhas (40 W) equidistantes a 25 cm do aquário teste, que foi recoberto com papel vegetal, para

diminuir a incidência da luz na água e, além disso, um anteparo branco foi colocado atrás de cada lâmpada para rebater a luz em direção a arena (Figura 3). Todos esses cuidados foram tomados para melhorar as condições de filmagem e não permitir que os animais percebessem a presença do observador. Todas as réplicas foram filmadas e, a partir dos vídeos obtidos, os atos agonísticos foram descritos (qualificados), assim como a sua duração e a sua intensidade registradas.

Para qualificação dos atos, os 20 minutos de filmagem foram subdivididos em intervalos de 5 segundos, totalizando 240 intervalos (Capítulo I), e para quantificação dos atos (Capítulos II e III), as observações foram divididas em quatro períodos: “período de latência”, antes dos encontros agressivos, 1º, 2º e 3º encontro agressivo, que foram analisados, a cada segundo, através do Programa Etholog (OTTONI, 1999 e 2000).

Para reduzir possíveis “erros de observador” todos os dados coletados dos vídeos foram analisados por um mesmo investigador usando protocolos consistentes. Nas qualificações dos dados cada confronto foi verificado pelo menos duas vezes, o mesmo foi feito nas quantificações, com cada indivíduo da dupla sendo observado no mínimo duas vezes.

Para verificar se houve diferença na duração e na intensidade de cada ato agonístico, foram utilizados os testes de Mann-Whitney (Teste “U”), Kruskal-Wallis (Teste “H”), também sendo o utilizado o teste χ^2 para comparar a frequência, todos com $p < 0,05$.

Rádio-telemetria em ambiente natural

Para essa etapa do estudo, indivíduos de *A. manuinflata* foram avaliados em ambiente natural. O experimento foi conduzido no município de São Pedro do Sul/RS, no arroio Passo da Taquara (29°36'01"S 54°10'37"W) tributário da margem direita do Rio Ibicuí-Mirim.

Armadilhas foram utilizadas para capturar os eglídeos e foram avaliados quatro indivíduos, todos machos adultos e em estágio de intermuda. O número reduzido de animais justifica-se pelo fato de a técnica de rádio-telemetria apresentar altos custos financeiros. Número semelhante de animais já foi utilizado, satisfatoriamente, em outros estudos com crustáceos, em grandes áreas (CLARK *et al.*, 1999, n=5; JØRGENSEN *et al.*, 2007, n=7; LYNCH & ROCHETTE, 2007, n=6). Todos eglídeos foram mensurados quanto o CC (mm) e pesados (g), para que fossem utilizados apenas indivíduos com tamanho e peso aptos a comportar os transmissores. Como se tem observado em outros estudos, transmissores (“tags”) pesando até 10% do valor da massa do corpo do animal não interferem em sua atividade, comportamento e/ou sobrevivência (CLARK *et al.* 1999; ROBINSON *et al.* 2000; BUBB *et al.* 2002 e 2004; GUERRA-CASTRO *et al.* 2007).

Os animais tiveram sua umidade reduzida e depois os transmissores foram instalados, ou seja, colados no cefalotórax utilizando cianoacrilato adesivo (cola não tóxica) (Figura 4). Os transmissores, do modelo BD-2N, apresentaram uma vida útil de nove dias em campo. Cada transmissor pesava entre 0,30 e 0,40 g, com um alcance de 50 a 100 metros, e as frequências usadas ficaram na faixa de 148 a 151 MHz. Os sinais foram recebidos através de um receptor modelo TRX-16S - Rech, em conjunto, uma antena Yagi de três elementos da Wildlife Material International, Inc.

Os animais foram acompanhados por um período de nove dias, sendo observados em relação aos movimentos à montante e/ou à jusante em relação ao ponto de soltura, bem como avaliado o deslocamento nos períodos de dia e noite e também a utilização dos substratos.

Foi realizado um projeto piloto no qual, diferentes durações do período de monitoramento foram testadas, definindo-se realizar observações a cada três horas (03, 06, 09, 12, 15, 18, 21 e 24h). Através desse projeto piloto, realizado em laboratório e em campo, verificou-se que a presença dos transmissores não afetou a capacidade dos animais em se deslocar ou se abrigar embaixo das rochas.

Para verificar as informações obtidas foram utilizados os testes Kruskal-Wallis e “G” (para deslocamento), teste Z de Rayleigh e χ^2 (atividade circadiana) e o teste de Mantel (ocupação de espaço), todos com $p < 0,05$.

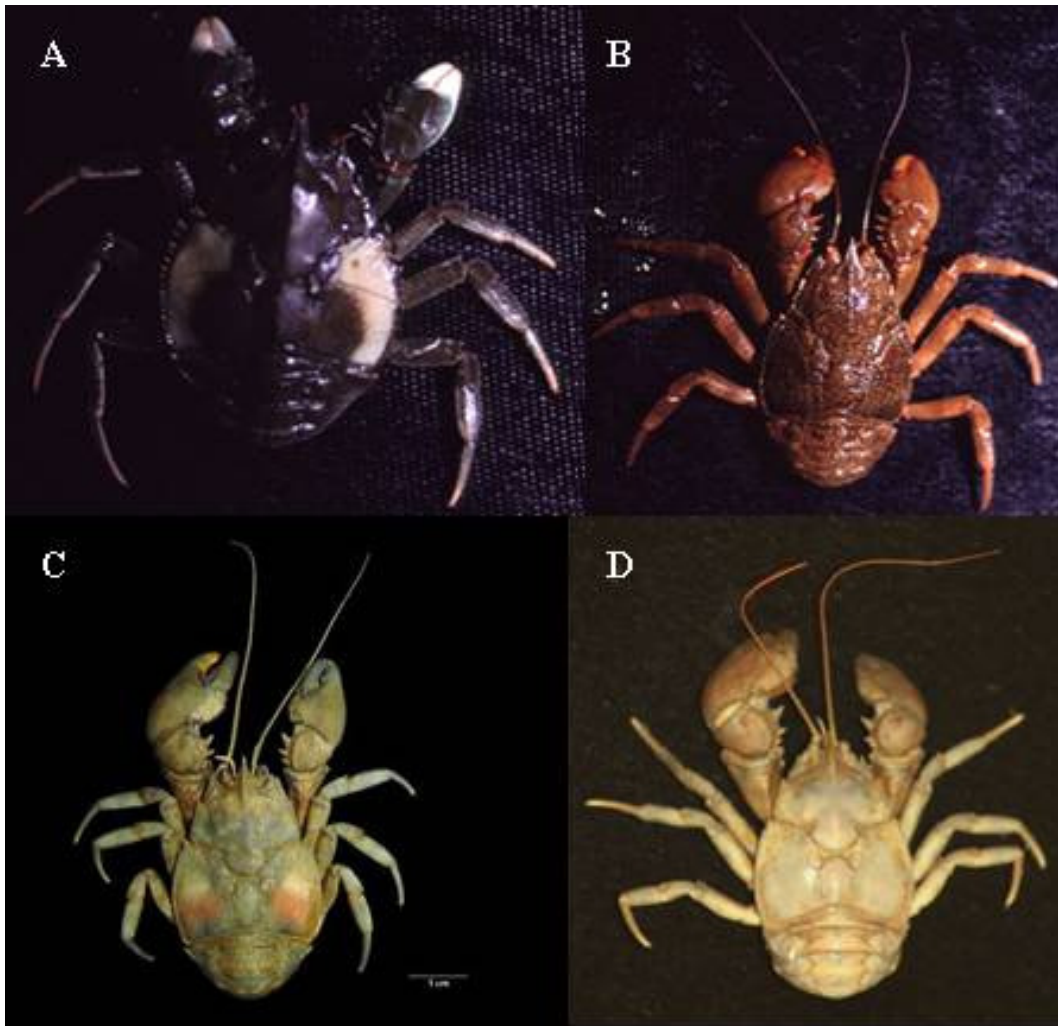


Figura 1. A – *Aegla denticulata denticulata*; B – *Aegla abtao*; C – *Aegla longirostri* e D – *Aegla manuinflata*. (*A. d. denticulata* e *A. abtao* – fotos de Keith A. Crandall, retiradas do site: <http://tolweb.org/Aegla>; *A. longirostri* e *A. manuinflata* – fotos cedidas por Sandro Santos. Todos os indivíduos são machos).

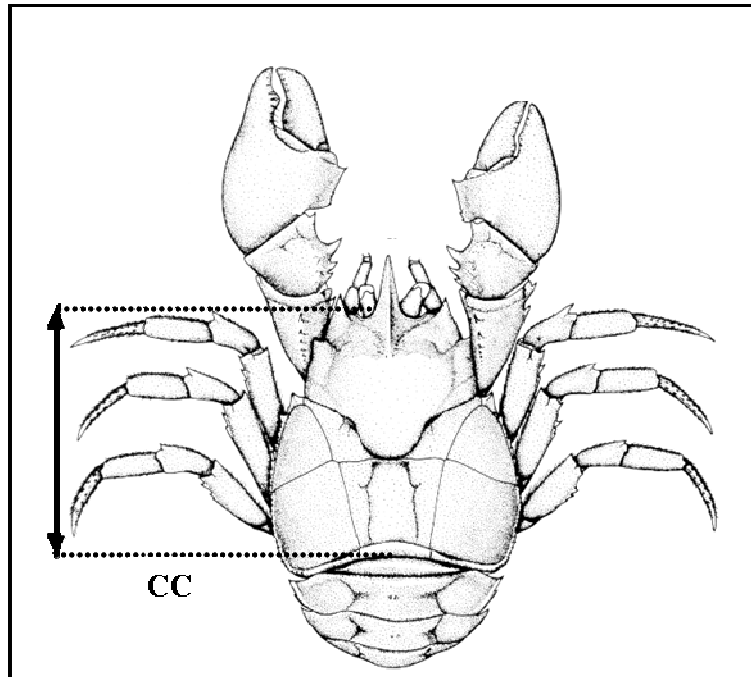


Figura 2. Espécime de *Aegla longirostri*, vista dorsal. CC = comprimento do cefalotórax (mm). Adaptado de BOND-BUCKUP (2003).

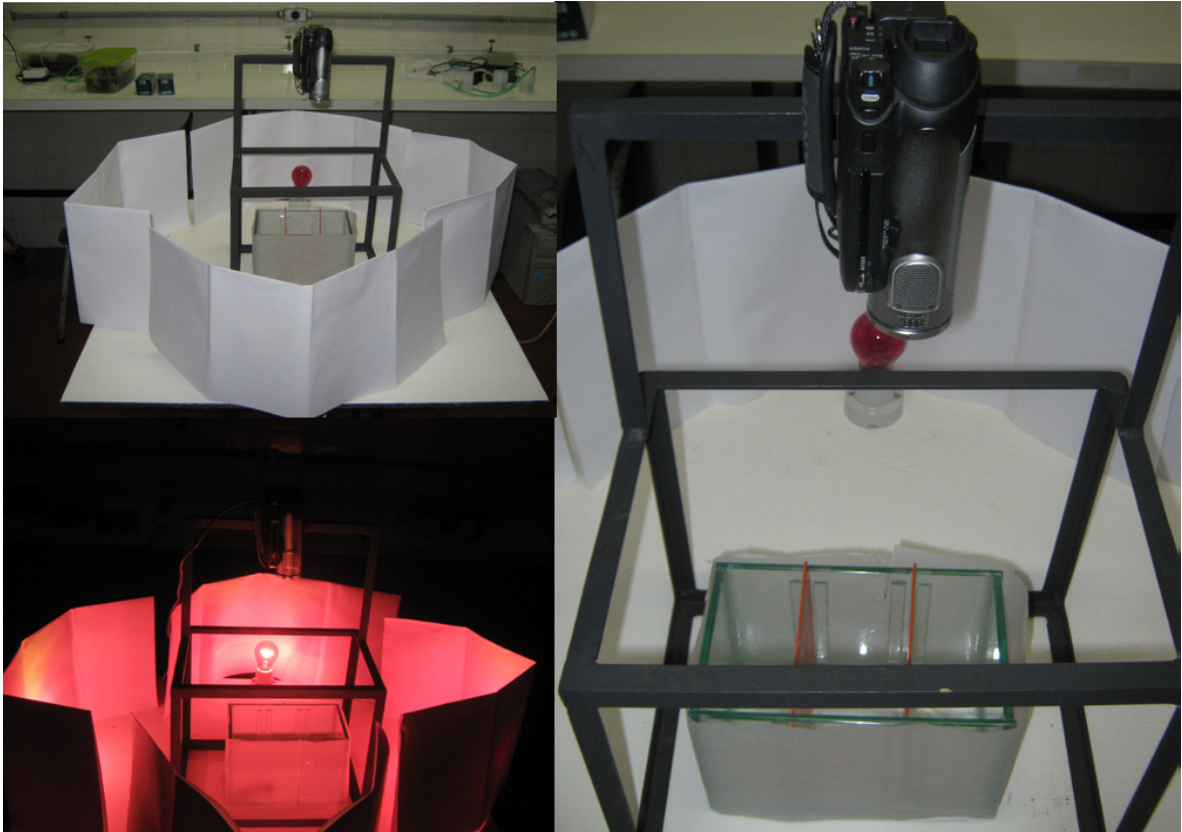


Figura 3. Estrutura utilizada nas filmagens dos confrontos realizados entre eglídeos.

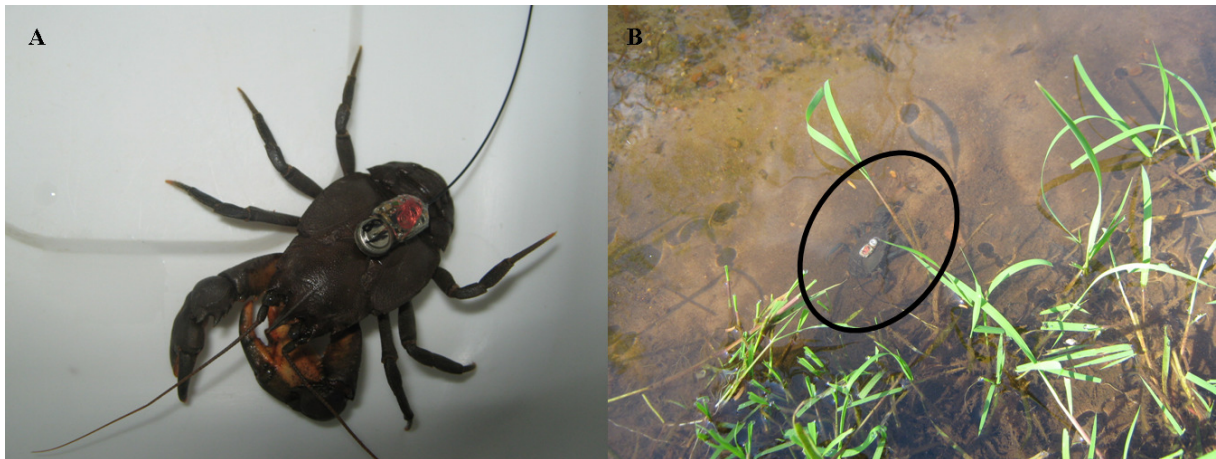


Figura 4. A – *Aegla manuinflata* com um transmissor colado em seu cefalotórax; B – Em destaque, eglídeo liberado em ambiente natural.

Referências Bibliográficas

- ABRAHAMSSON, S. 1981. Trappability, locomotion, and diel pattern of activity of the crayfish *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* Dana. **Freshwatater Crayfish 5**: 239-253.
- AHVENHARJU, T. & K. RUOHONEN. 2007. Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: effect of size heterogeneity on growth and food intake. **Aquaculture 271**: 307-318.
- ALLAN, J.D. & B.P. FEIFAREK. 1989. Distances travelled by drifting mayfly nymphs: factors influencing return to substratum. **Journal of the North American Benthological Society 8** (4): 3222-330.
- ALMERÃO, M.; M.C. FACCIONI-HEUSER & G. BOND-BUCKUP. 2007. An ultrastructural study of tegumental glands of the fifth pereopods of *Aegla platensis* (Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology 27** (4):529-533.
- ALMERÃO, M.; G. BOND-BUCKUP & M. DE S. MENDONÇA JR. 2010. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology 28** (1): 87-94.
- ARENAS, J. 1974. La cordillera de la costa como refugio de la fauna dulcícola preglacial. **Archivos de Biología y Medicina Experimentales 10**: 1-40.
- ATEMA, J. & J.S. COBB. 1980. Social behavior. In: J.S. COBB & B.F. PHILLIPS (Eds.). **The biology and management of lobsters**. New York, Academic Press, Pp. 409-450.
- ATEMA, J. & R. VOIGT. 1995. Behavior and sensory biology. In: J.R. FACTOR (Ed.). **Biology of the lobster, *Homarus americanus***. San Diego, Academic Press Inc, Pp. 313-348.
- ATEMA, J. & M.A. STEINBACH. 2007. Chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*, and other decapod Crustacea. In: DUFFY, J.E. & M. THIEL (Eds.). **Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms**. Oxford Univ. Press C., Oxford, Pp. 115-146.
- BAHAMONDE, N. & M.T. LOPEZ. 1961. Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de el Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Investigaciones Zoológicas Chilenas 7**: 19-58.

- BARBARESI, S.; F. GHERARDI & M. VANNINI. 1997. Movement patterns of river crabs (Decapoda, Potamoidea) in the field: predictable and unpredictable components. **Journal of Zoology** **242**: 247-259.
- BARRÍA, E.M.; R.D. SEPÚLVEDA & C.G. JARA. 2011. Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from Central-Southern Chile: Interspecific differences, sexual dimorphism and spatial segregation. **Journal of Crustacean Biology** **31** (2): 231-239.
- BERGMAN, D.A. & P.A. MOORE. 2003. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. **Biological Bulletin** **205**: 26-35.
- BERGMAN, D.A. & P.A. MOORE. 2005. Prolonged exposure to social odours alters subsequent social interactions in crayfish (*Orconectes rusticus*). **Animal Behaviour** **70** (2): 311-318.
- BERGMAN, D.A.; C.P. KOZLOWSKI; J.C. MCINTYRE; R. HUBER; A.G. DAWS & P.A. MOORE. 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. **Behaviour** **140**: 805-825.
- BERRILL, M. & M. ARSENAULT. 1982. Mating behaviour of the green shore crab *Carcinus maenas*. **Bulletin of Marine Science** **32**: 632-638.
- BEYERS, D.W. & C.A. CARLSON. 1993. Movement and habitat use of triploid grass carp in a Colorado irrigation canal. **North American Journal of Fisheries Management** **13**: 141-150.
- BOHL, E. 1999. Motion of individual noble crayfish *Astacus astacus* in different biological situations: in-situ studies using radio telemetry. **Freshwatater Crayfish** **12**: 677-687.
- BOND-BUCKUP, G. 2003. Família Aeglidae. In: G.A.S. MELO (Ed.). **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda de água doce do Brasil**. São Paulo, Editora Loyola, Pp. 21-116.
- BOND-BUCKUP, G. & L. BUCKUP. 1994. A família Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Arquivos de Zoologia** **32** (4): 159-346.
- BOND-BUCKUP, G.; A.A.P. BUENO & K.A. KEUNECKE. 1996. Primeiro estágio juvenil de *Aegla prado* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **13** (4): 1049-1061.

- BOND-BUCKUP, G.; L. BUCKUP & P.B. DE ARAUJO. 2003. Crustáceos. *In*: C.S. FONTANA; G.A. BENKE & R.E. REIS (Org.). **Livro Vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul**. 1 ed. Porto Alegre, Edipucrs, v. 1, Pp. 73-83.
- BOND-BUCKUP, G.; JARA, C.G.; PÉREZ-LOSADA, M.; BUCKUP, L. & CRANDALL, K.A. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. **Hydrobiologia** **595** (1): 267-273.
- BOND-BUCKUP, G.; C.G. JARA; L. BUCKUP; M. PÉREZ-LOSADA, A.A.P. BUENO; K.A. CRANDALL & S. SANTOS. 2010. New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic Forest in Southern Brazil (Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **30** (3): 495-502.
- BOSS JR., H.; D. SILVA-CASTIGLIONI; K. SCHACHT; L. BUCKUP & G. BOND-BUCKUP. 2006. Crescimento de *Aegla jarai* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **23** (2): 490-496.
- BOVBJERG, R.V. 1953. Dominance order in the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen). **Physiological Zoology** **26**: 173-178.
- BOVBJERG, R.V. 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. **Physiological Zoology** **29**: 127-136.
- BREITHAUP, T.; D.P. LINDSTROM & J. ATEMA. 1999. Urine release in freely moving catheterised lobsters (*Homarus americanus*) with reference to feeding and social activities. **Journal of Experimental Biology** **202**: 837-844.
- BRIFFA, M. & R.W. ELWOOD. 2004. Use of energy reserves in fighting hermit crabs. **Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences** **271**: 373-379.
- BRUSKI, C.A. & D.W. DUNHAM. 1987. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*, 1. An analysis of bout dynamics. **Behaviour** **63**: 83-107.
- BUBB, D.H.; M.C. LUCAS & T.J. THOM. 2002. Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. **Hydrobiologia** **483**: 111-119.
- BUBB, D.H.; M.C. LUCAS; T.J. THOM & P. RYCROFT. 2002a. The potential use of PIT telemetry for identifying and tracking crayfish in their natural environment. **Hydrobiologia** **483**: 225-230.

- BUBB, D.H.; T.J. THOM & M.C. LUCAS. 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. **Freshwater Biology** **49**: 357-368.
- BÜCKER, F.; R. GONÇALVES; G. BOND-BUCKUP & A.S. MELO. 2008. Effect of environmental variables on the distribution of two freshwater crabs (Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **28** (2): 248-251.
- BUENO, A.A.P. & G. BOND-BUCKUP. 1996. Os estágios iniciais de *Aegla violacea* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Nauplius** **4**: 39-47.
- BUENO, A.A.P. & G. BOND-BUCKUP. 2000. Dinâmica populacional de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **17** (1): 43-49.
- BUENO, A.A.P. & G. BOND-BUCKUP. 2004. Natural diet of *Aegla platensis* Schmitt and *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Decapoda, Anomura) from Brazil. **Acta Limnológica Brasileira** **16**: 155-127.
- BUENO, S.L.S. & R.M. SHIMIZU. 2008. Reproductive biology and functional maturity in females of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **28** (4): 652-662.
- BUENO, S.L.S. & R.M. SHIMIZU. 2009. Allometric growth, sexual maturity, and adult male chelae dimorphism in *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **29** (3): 317-328.
- BUENO, A.A.P.; G. BOND-BUCKUP & L. BUCKUP. 2000. Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **17** (1): 51-60.
- BUENO, S.L.S.; R.M. SHIMIZU & S.S. ROCHA. 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. **Journal of Crustacean Biology** **27** (4): 553-559.
- CAHANSKY, A.V.; B.K. DUTRA; D.S. CASTIGLIONI; G.T. OLIVEIRA; G. BOND-BUCKUP & E.M. RODRÍGUEZ. 2008. Induction of ovarian growth in *Aegla platensis* (Crustacea, Aeglidae) by means of neuroregulators incorporated to food. **Revista de Biología Tropical** **56** (3): 1201-1207.

- CASSINI, M.H.; L. FASOLA; C. CHEHÉBAR & D.W. MACDONALD. 2009. Scale-dependent analysis of an otter–crustacean system in Argentinean Patagonia. **Naturwissenschaften** **96**: 593-599.
- CASTIGLIONI, D.S.; A.V. CAHANSKY; E. RODRÍGUEZ; B.K. DUTRA; G.T. OLIVEIRA & G. BOND-BUCKUP. 2009. Indução do crescimento ovariano em *Aegla uruguayana* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) mediante a incorporação de neuroreguladores ao alimento. **Iheringia, Série Zoologia** **99** (3): 286-290.
- CASTRO, T.S. & G. BOND-BUCKUP. 2003. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Memoirs of Museum Victoria** **60** (1): 53-57.
- CASTRO-SOUZA, T. & G. BOND-BUCKUP. 2004. 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.
- CHASE, I.D.; C. BARTOLOMEO & L.A. DUGATKIN. 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? **Animal Behaviour** **48**: 393-400.
- CLARK, M.E.; T.G. WOLCOTT; D.L. WOLCOTT & A.H. HINES. 1999. Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **233**: 143-160.
- COHEN, F.P.A.; B.F. TAKANO; R.M. SHIMIZU & S.L.S. BUENO. 2011. Life cycle and population structure of *Aegla paulensis* (Decapoda: Anomura: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **31** (3):389-395.
- COLLINS, P.A.; F. GIRI & V. WILLINER. 2011. Biogeography of the freshwater decapods in the La Plata Basin, South America. **Journal of Crustacean Biology** **31** (1): 179-191.
- COLPO, K.D.; L.O. RIBEIRO & S. SANTOS. 2005. Population biology of the anomuran *Aegla longirostri* (Aeglidae) from south Brazilian streams. **Journal of Crustacean Biology** **25** (3): 495-499.
- CROMARTY, S.I.; J. MELLO & G. KASS-SIMON. 1998. Comparative analysis of escape behavior in male and gravid and non-gravid, female lobsters. **Biological Bulletin** **194**: 63-71.

- DAVID, B.O.; G.P. CLOSS; S.K. CROW & E.A. HANSEN. 2007. Is diel activity determined by social rank in a drift-feeding stream fish dominance hierarchy? **Animal Behaviour** **74** (2): 259-263.
- DAWS, A.G.; J. GRILLS; K. KONZEN & P.A. MOORE. 2002. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** **35**: 139-148.
- DEL-CLARO, K. 2004. **Comportamento animal – uma introdução à ecologia comportamental**. Jundiaí/SP, Ed. Livraria Conceito, 132p.
- ECKERT, R.; D. RANDALL & G. AUGUSTINE. 1988. **Animal physiology. Mechanisms and adaptations**. 3 ed. New York, W. H. Freeman and Company, 683p.
- ENQUIST, M.; O. LEIMAR; T. LJUNGBERG; Y. MALLNER & N. SEGERDAHL. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. **Animal Behaviour** **40**: 1-14.
- FELDMANN, R.M. 1984. *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglididae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. **New Zealand Journal of Geology and Geophysics** **27**: 379-385.
- FELDMANN, R.M.; F.J. VEGA; S.P. APPLGATE & G.A. BISHOP. 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. **Journal of Paleontology** **72**: 79-90.
- FERNANDEZ, F.A.S. 1995. Métodos para estimativas de parâmetros populacionais por captura, marcação e recaptura. *In*: PERES-NETO, P.R.; J.L. VALENTIN & F.A.S. FERNANDEZ. **Oecologia Brasiliensis**. V.II: Tópicos em Tratamento de Dados Biológicos, Pp. 01-26.
- FERREIRA, B.D.P.; C. HACK; G.T. OLIVEIRA & G. BOND-BUCKUP. 2005. Perfil metabólico de *Aegla platensis* (Crustacea, Aeglididae, Anomura) submetida a dietas ricas em carboidratos ou proteínas. **Revista Brasileira de Zoologia** **22** (1): 161-168.
- FLETCHER, N. & J.D. HARDEGE. 2009. The cost of conflict: agonistic encounters influence responses to chemical signals in the European shore crab. **Animal Behaviour** **77**: 357-361.
- FREY, D.F. & R.J. MILLER. 1972. The establishment of dominance relationships in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pallas). **Behaviour** **42**: 8-62.

- GHERARDI, F. & S. BARBARESI. 2000. Invasive crayfish: activity patterns of *Procambarus clarkii* in the rice fields of the Lower Guadalquivir. **Archiv für Hydrobiologie** **150**: 153-168.
- GHERARDI, F.; S. BARBARESI & G. SALVI. 2000. Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. **Aquatic Sciences** **62**: 179-193.
- GHERARDI, F.; F. CENNI; G. PARISI & L. AQUILONI. 2010. Visual recognition of conspecifics in the American lobster, *Homarus americanus*. **Animal Behaviour** **80**: 713-719.
- GILES JR, R.H. 1971. **Wildlife management techniques**. 3rd Edition. Washington, The Wildlife Society.
- GIRI, F. & A. LOY. 2008. Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. **Journal of Crustacean Biology** **28** (1): 37-45.
- GLASS, C.W. & F.A. HUNTINGFORD. 1988. Initiation and resolution of fights between swimming crabs (*Liocarcinus depurator*). **Ethology** **77**: 237-249.
- GONÇALVES, R.S.; D.S. CASTIGLIONI & G. BOND-BUCKUP. 2006. Ecologia populacional de *Aegla franciscana* (Crustacea, Decapoda, Anomura) em São Francisco de Paula, RS, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** **96** (1): 109-114.
- GONZÁLEZ-GURRIARÁN, E.; J. FREIRE & C. BERNÁRDEZ. 2002. Migratory patterns of female spider crabs *Maja squinado* detected using electronic tags and telemetry. **Journal of Crustacean Biology** **22** (1): 91-97.
- GRAHAM, M.E. & J. HERBERHOLZ. 2009. Stability of dominance relationships in crayfish depends on social context. **Animal Behaviour** **77** (1): 195-199.
- GUERRA-CASTRO, E.; C.A. CARMONA-SUÁREZ & J.E. CONDE. 2007. Activity patterns and zonation of the swimming crabs *Araneus cribarius* and *Callinectes ornatus*. 2007. **Journal of Crustacean Biology** **27** (1): 49-58.
- GUIASU, R.C. & D.W. DUNHAM. 1997. Initiation and outcome of agonistic contests in male from *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana** **70**: 480-496.
- HAO LI, H.; L.R. LISTEMAN; D. DOSHI & R.L. COOPER. 2000. Heart rate measures in blind cave crayfish during environmental disturbances and social interactions. **Comparative Biochemistry and Physiology** **127A**: 55-70.

- HAZLETT, B.A. 1966. Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab *Calcinus tibicen*. **Zeitschrift für Tierpsychologie** **24**: 655-671.
- HAZLETT, B.A. 1971. Interspecific fighting in three species of Brachyuran crabs from Hawaii. **Crustaceana** **20**: 308-314.
- HECKENLIVELY, D.B. 1970. Intensity of aggression in the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen). **Nature** **225**: 180-181.
- HOCK, K. & R. HUBER. 2008. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. **Behaviour** **146**: 69-87.
- HSU, Y. & L.L. WOLF. 1999. The winner and loser effect: integrating multiple experiences. **Animal Behaviour** **57**: 903-910.
- HUBER, R. & E.A. KRAVITZ. 1995. A quantitative analysis of agonistic behavior in juvenile American lobsters (*Homarus americanus* L.). **Brain Behavior and Evolution** **46**: 72-83.
- HUBER, R.; M. ORZESZYNA; N. POKORNY & E.A. KRAVITZ. 1997. Biogenic amines and aggression: Experimental approaches in crustaceans. **Brain Behavior and Evolution** **50** (1): 60-68.
- HUNTINGFORD, F.A.; A.C. TAYLOR; I.P. SMITH & K.E. THORPE. 1995. Behavioural and physiological studies of aggression in swimming crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **193**: 21-39.
- JARA, C.G.; E.H. RUDOLPH & E.R. GONZÁLEZ. 2006. Estado de conocimiento de los malacostráceos dulceacuicolas de Chile. **Gayana** **70** (1): 40-49.
- JØRGENSEN, T.; S. LØKKEBORG; A. FERNÖ & M. HUFTHAMMER. 2007. Walking speed and area utilization of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea coastal ecosystem. **Hydrobiologia** **582**:17-24.
- KARAVANICH, C. & J. ATEMA. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. **Animal Behaviour** **56**: 1553-1560.
- KARNOFSKY, E.B.; J. ATEMA & R.H. ELGIN. 1989. Field observations of social behavior, shelter use, and foraging in the lobster, *Homarus americanus*. **Biological Bulletin** **176**: 239-246.
- KENWARD, R.E. 1987. **Wildlife radio tagging: Equipment, field techniques and data analysis**. London, Academic Press.
- KREBS, J.R. & N.B. DAVIES. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. São Paulo, Editora Atheneu, 420p.

- LANCASTER, J. 1999. Small-scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. **Freshwater Biology** **41**: 605-619.
- LANCASTER, J.; A.G. HILDREW & C. GJERLOV. 1996. Invertebrate drift and longitudinal transport process in streams. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **53**: 572-582.
- LIZARDO-DAUDT, H. & G. BOND-BUCKUP. 2003. Morphological aspects of the embryonic development of *Aegla* (Decapoda, Aeglidae). **Crustaceana** **76** (1): 13-25.
- LÓPEZ-GRECO, L.; V. VIAU; M. LAVOLPE; G. BOND-BUCKUP & E.M. RODRIGUEZ. 2004. Juvenile hatching and maternal care in *Aegla uruguayana* (Anomura, Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **24** (2): 309-313.
- LUCAS, M.C.; T. MERCER; E. BATLEY; P.A. FREAR; G. PEIRSON; A. DUNCAN & J. KUBECKA. 1998. Spatio-temporal variations in the distribution and abundance of fish in the Yorkshire Ouse system. **The science of the total environment** **210/211**: 437-455.
- LYNCH, B.R. & R. ROCHETTE. 2007. Circatidal rhythm of free-roaming sub-tidal green crabs, *Carcinus maenas*, revealed by radio-acoustic positional telemetry. **Crustaceana** **80** (3): 345-355.
- MAGNI, S.T. & V. PY-DANIEL. 1989. *Aegla platensis* Schmitt, 1942 (Decapoda: Anomura) um predador de imaturos de Simuliidae (Diptera: Culicomporpha). **Revista de Saúde Pública** **23** (3): 258-259.
- MAGRIS, R.A.; G. BOND-BUCKUP; C. MAGALHÃES; F.L. MANTELATTO; J.W. REID; L.M.A. ELMOOR-LOUREIRO; P.B. COELHO; W. SANTANA; L. BUCKUP; S.S. ROCHA; S.L.S. BUENO; M.A.A. PINHEIRO; F. D'INCAO; C.T.C. IVO; J.D. NETO; E.S. RODRIGUES; P.B. ARAUJO; H. BOOS JÚNIOR; L.F.A. DUARTE. 2010. Quantification of extinction risk for crustacean species: an overview of the National Red Listing process in Brazil. **Nauplius** **18** (2): 129-135.
- MARTIN, J.W. & L.G. ABELE. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny. **Journal of Crustacean Biology** **6**: 576-616.
- MARTIN, A.L. & P.A. MOORE. 2008. Field observations of agonism in the crayfish, *Orconectes rusticus*: shelter use in a natural environment. **Ethology** **113**: 1192-1201.

- MATTHEWS, M.A. & J.D. REYNOLDS. 1995. A population study of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) in an Irish reservoir. **Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy 95B**: 99-109.
- MAYNARD SMITH, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. **Journal of Theoretical Biology 47**: 209-221.
- MAYNARD SMITH, J. 1982. **Evolution and the Theory of the Games**. New York, Cambridge University Press, 224 p.
- MAYNARD SMITH, J. & G.R. PRINCE. 1973. The logic of the animal conflict. **Nature 246** (2): 15-18.
- MCLAUGHLIN, P.A. & T. MURRAY. 1990. *Clibanarius fonticola*, new species (Anomura: Paguridea: Diogenidae), from a fresh-water pool on Espiritu Santo, Vanuatu. **Journal of Crustacean Biology 10**: 695-702.
- MCLAUGHLIN, P.A.; LEMAITRE, R. & CRANDALL, K.A. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part III – Aegloidea. **The Raffles Bulletin of Zoology 23**: 131-137.
- MORRONE, J.J. & E.C. LOPPRETTO. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. **Journal of Biogeography 21**: 97-109.
- NILSEN, S.P.; Y.B. CHAN; R. HUBER & E.A. KRAVITZ. 2004. Gender-selective patterns of aggressive behavior in *Drosophila melanogaster*. **Proceedings of the National Academy of Sciences 101** (33): 12342-12347.
- NORO, C.K. & L. BUCKUP. 2002. Biologia reprodutiva e ecologia de *Aegla leptodactyla* Backup & Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia 19** (4): 1063-1074.
- NORO, C.K. & L. BUCKUP. 2003. O crescimento de *Aegla leptodactyla* Backup & Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia 20** (2): 191-198.
- OLIVEIRA, G.T.; F. FERNANDES; A.A.P. BUENO & G. BOND-BUCKUP. 2007. Seasonal variations in the intermediate metabolism of *Aegla platensis* (Crustacea, Aeglidae). **Comparative Biochemistry and Physiology 147A**: 600-606.
- OLIVEIRA, G.T.; F. FERNANDES; G. BOND-BUCKUP; A.A.P. BUENO & R.S.M. SILVA. 2003. Circadian and seasonal variations in the metabolism of carbohydrates in

- Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Crustacea: Anomura: Aeglidae). **Memoirs of Museum Victoria** **60** (1): 59-62.
- OTTONI, E.B. 1999. **EthoLog (Versão 2.25) [Software de computador]**. São Paulo, Brasil: University of São Paulo.
- OTTONI, E.B. 2000. EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions **Behavior Research Methods, Instruments, & Computers** **32** (3): 446-449.
- OYANEDEL, A.; C. VALDOVINOS; N. SANDOVAL; C. MOYA; G. KIESSLING; J. SALVO & V. OLMOS. 2011. 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.
- PARRA, C.A.; E.M. BARRÍA & C.G. JARA. 2011. 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.
- PEDETTA, S.; L. KACZER & H. MALDONADO. 2010. Individual aggressiveness in the crab *Chasmagnathus*: Influence in fight outcome and 2 modulation by serotonin and octopamine. **Physiology and Behavior** **101** (4): 438-445.
- PÉREZ-LOSADA, M.; C. JARA; G. BOND-BUCKUP & K.A. CRANDALL. 2002. Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura, Aeglidae): Assigning priorities for aquatic habitat protection. **Biological Conservation** **105**: 345-353.
- PÉREZ-LOSADA, M.; C. JARA; G. BOND-BUCKUP; M.L. PORTER & K.A. CRANDALL. 2002a. Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglidae. **Journal of Crustacean Biology** **22**: 670-676.
- PÉREZ-LOSADA, M.; C. JARA; G. BOND-BUCKUP & K.A. CRANDALL. 2002b. Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs from Chile. **Journal of Crustacean Biology** **22**: 304-313.
- PÉREZ-LOSADA, M.; G. BOND-BUCKUP; C.G. JARA & K.A. CRANDALL. 2004. Molecular systematics and biogeography of the Southern South American freshwater “crabs” *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) using multiple heuristic tree search approaches. **Systematic Biologist** **53** (5):767-780.

- PITTMAN, S.J. & C.A. MCALPINE. 2001. Movements of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application. **Advances in Marine Biology** **44**: 205-294.
- RIECHERT, S.E. 1998. Game theory and animal contests. *In*: DUGATKIN, L.E. & H.K. REEVE (Eds.), **Game Theory and Animal Behavior**. Oxford University Press, New York, Pp. 64-92.
- RIGGERT, C.M.; R.J. DISTEFANO & D.B. NOLTIE. 1999. Distributions and selected aspects of the life histories and habitat associations of the crayfishes *Orconectes peruncus* (Creaser, 1931) and *O. quadruncus* (Creaser, 1933) in Missouri. **The American Midland Naturalist** **142**: 348-362.
- ROBINSON, C.A.; T.J. THOM & M.C. LUCAS. 2000. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. **Freshwater Biology** **44**: 509-521.
- ROCHA, S.S.; R.M. SHIMIZU & S.L.S. BUENO. 2010. Reproductive biology in females of *Aegla strinatii* (Decapoda: Anomura: Aegliidae). **Journal of Crustacean Biology** **30** (4): 589-596.
- RODRIGUES, W. & N.J. HEBLING. 1978. Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling & Rodrigues, 1977 (Decapoda, Anomura). **Revista Brasileira de Zoologia** **38**: 383-390.
- SANTOS, S.; L. AYRES-PERES; R.C.F. CARDOSO & C.C. SOKOLOWICZ. 2008. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aegliidae). **Journal of Natural History** **42** (13-14): 1027-1037.
- SANTOS, S.; G. BOND-BUCKUP; M. PÉREZ-LOSADA; M.L. BARTHOLOMEI-SANTOS & L. BUCKUP. 2009. *Aegla manuinflata*, a new species of freshwater anomuran (Decapoda: Anomura: Aegliidae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters. **Zootaxa** **2088**: 31-40.
- SCHÜTZE, S.; H. STEIN & O. BORN. 1999. Radio telemetry observations on migration and activity patterns of restocked noble crayfish *Astacus astacus* (L.) in the small river Sempt, North-East of Munich, Germany. **Freshwater Crayfish** **12**: 688-695.
- SCRIVENER, J.C.E. 1971. Agonistic behavior of the American lobster, *Homarus americanus* (Milne-Edwards). **Fisheries Research Board Canada** **235**: 1-128.

- SILVA-CASTIGLIONI, D.; D.F. BARCELOS & S. SANTOS. 2006. Crescimento de *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **23** (2): 408-413.
- SILVA-GONÇALVES, R.; G. BOND-BUCKUP & L. BUCKUP. 2009. Crescimento de *Aegla itacolomiensis* (Crustacea, Decapoda) em um arroio da Mata Atlântica no sul do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** **99** (4): 397-402.
- SMALLENGANGE, I.M.; M.W. SABELIS & J. VAN DER MEER. 2007. Assessment games in shore crab fights. **Journal of Experimental Biology and Ecology** **351**: 255-266.
- SMITH, I.P. & A.C. TAYLOR. 1993. The energetic cost of agonistic behavior in the velvet swimming crab, *Necora* (= *Liocarcinus*) *puber* (L.). **Animal Behaviour** **45**: 375-391.
- SMITH, I.P.; K.J. COLLINS & A.C. JENSEN. 1998. Movement and activity patterns of the European lobster, *Homarus gammarus*, revealed by electromagnetic telemetry. **Marine Biology** **132**: 611-623.
- SNEDDON, L.; F.A. HUNTINGFORD & A.C. TAYLOR. 1997. Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **41**: 237-242.
- SNEDDON, L.; F.A. HUNTINGFORD & A.C. TAYLOR. 1997a. The influence of resource value on the agonistic behaviour of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** **30**: 225-237.
- SNEDDON, L.U.; A.C. TAYLOR & F.A. HUNTINGFORD. 1999. Metabolic consequences of agonistic behaviour: crab fights in declining oxygen tensions. **Animal Behaviour** **57**: 353-363.
- SNEDDON, L.U.; F.A. HUNTINGFORD; A.C. TAYLOR & A.S. CLARE. 2003. Female sex pheromone-mediated effects on behaviour and consequences of male competition in the shore crab (*Carcinus maenas*). **Journal of Chemical Ecology** **29**: 55-70.
- SOKOLOWICZ, C.C.; G. BOND-BUCKUP & L. BUCKUP. 2006. Dynamics of gonadal development of *Aegla platensis* Schmitt (Decapoda, Anomura, Aeglidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **23** (4): 1153-1158.
- SOKOLOWICZ, C.C.; L. AYRES-PERES & S. SANTOS. 2007. Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Iheringia, Série Zoologia** **97** (3): 235-238.

- SOUTO, A. 2005. **Etologia – Princípios e reflexões**. 3 ed. Recife, Editora Universitária/UFPE, 350 p.
- SPANIER, E.; T.P. MCKENZIE; J.S. COBB & M. CLANCY. 1998. Behavior of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, under predation risk. **Marine Biology** **130**: 397-406.
- SUTHERLAND, W.J. 1996. **From individual behaviour to population ecology**. Oxford, University Press, 213p.
- SWARTZ, R.C. 1976. Agonistic and sexual behavior of the xanthid crab, *Neopanope sayi*. **Chesapeake Science** **17** (1): 24-34.
- SWIECH-AYOUB, B.P. & S. MASUNARI. 2001. Flutuações temporal e espacial de abundância e composição de tamanho de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **18** (3): 1003-1017.
- SWIECH-AYOUB, B.P. & S. MASUNARI. 2001a. Biologia reprodutiva de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **18** (3): 1019-1030.
- TAMM, G.R. & J.S. COBB. 1978. Behavior and the crustacean molt cycle: changes in aggression of *Homarus americanus*. **Science** **200**: 79-81.
- TEODÓSIO, E.A.O & S. MASUNARI. 2009. Estrutura populacional de *Aegla schmitti* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) nos reservatórios dos Mananciais da Serra, Piraquara, Paraná, Brasil. **Zoologia** **26** (1): 19-24.
- THORPE, K.E.; F.A. HUNTINGFORD & A.C. TAYLOR. 1994. Relative size and agonistic behaviour in the female velvet swimming crab, *Necora puber* (L.). **Behavioural Processes** **32**: 235-246.
- THORPE, K.E.; A.C. TAYLOR & F.A. HUNTINGFORD F.A. 1995. How costly is fighting? Physiological effects of sustained exercise and fighting in swimming crabs, *Necora puber* (L) (Brachyura, Portunidae). **Animal Behaviour** **50**: 1657-1666.
- TIERNEY, A.J.; M.S. GODLESKI & J.R. MASSANARI. 2000. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. **Journal of Crustacean Biology** **20**: 54-66.
- TILSON, R.L. & W.J. HAMILTON. 1984. Social dominance and feeding patterns of spotted hyaenas. **Animal Behaviour** **32**: 715-724.

- TRAVADE, F. & M. LARINIER. 1999. Monitoring techniques for fishways. **Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 353/354**: 166-180.
- TREVISAN, A. & S. MASUNARI. 2010. Geographical distribution of *Aegla schmitti* Hobbs III, 1979 (Decapoda Anomura Aeglidae) and morphometric variations in male populations from Paraná State, Brazil. **Nauplius 18** (1): 45-55.
- TREVISAN, A.; L.U. HEPP & S. SANTOS. 2009. 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.
- TUDGE, C.C. & D.M. SCHELTINGA. 2002. Spermatozoal morphology of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994 (Crustacea: Decapoda: Aeglidae) from South America. **Proceedings of the Biological Society of Washington 115**: 118-128.
- TURNER, H.V.; D.L. WOLCOTT; T.G. WOLCOTT & A.H. HINES. 2003. Post-mating behavior, intramolt growth, and onset of migration to Chesapeake Bay spawning grounds by adult female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 295**: 107-130.
- TURRA, A. & M.R. DENADAI. 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology 63** (3): 537-544.
- VALDOVINOS, C.; A. KIESSLING; M. MARDONES; C. MOYA; A. OYANEDEL; J. SALVO; V. OLMOS & Ó. PARRA. 2010. Distribución de macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia chilena: ¿Muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial? **Revista Chilena de Historia Natural 83**: 267-287.
- VIAU, V.E.; L.S. LÓPEZ GRECO; G. BOND-BUCKUP & E.M. RODRÍGUEZ. 2006. Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). **Acta Zoologica 87**: 253-264.
- WATSON III, W.H.; A. VETROVS & W.H. HOWELL. 1999. Lobster movements in an estuary. **Marine Biology 134**: 65-75.
- WILLIAMS, P.J; T.A. FLOYD & M.A. ROSSONG. 2006. 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.

- ZEITLIN-HALE, L. & A.N. SASTRY. 1978. Effects of environmental manipulation on the locomotor activity and agonistic behaviour of cultured juvenile American lobsters, *Homarus americanus*. **Marine Biology** **47**: 369-379.
- ZULANDT, T.; R.A. ZULANDT-SCHNEIDER & P.A. MOORE. 2008. Observing agonistic interactions alters subsequent fighting dynamics in the crayfish, *Orconectes rusticus*. **Animal Behaviour** **75**: 13-20.
- ZULANDT SCHNEIDER, R.A.; R.W.S. SCHNEIDER & P.A. MOORE. 1999. Recognition of dominance status by chemoreception in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. **Journal of Chemical Ecology** **25**: 781-794.
- ZULANDT SCHNEIDER, R.A., R. HUBER & P.A. MOORE. 2001. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: the effects of urine release on fight dynamics. **Behaviour** **138**: 137-153.

Capítulo I:

“Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae)”

Artigo publicado no Journal of Crustacean Biology.

Ayres-Peres, L.; P.B. Araujo and S. Santos. 2011. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** 31(3): 379-388.

AYRES-PERES ET AL.: AGONISTIC BEHAVIOR OF *AEGLA LONGIROSTRIS*

DESCRIPTION OF THE AGONISTIC BEHAVIOR OF *AEGLA LONGIROSTRIS*

(DECAPODA: AEGLIDAE)

Luciane Ayres-Peres, Paula B. Araujo and Sandro Santos

(LAP, PBA) PPG em Biologia Animal, Laboratório de Carcinologia, Instituto de Biociências/ Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Avenida Bento Gonçalves, 9500. Prédio 43435. Bairro Agronomia. CEP – 91501-970.

Porto Alegre, RS, Brazil;

(SS, correspondence, ssantos@smail.ufsm.br) PPG em Biodiversidade Animal, Laboratório de Carcinologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria. Avenida Roraima, 1000. Bairro Camobi. CEP – 97105-900. Santa Maria, RS, Brazil

ABSTRACT

Among animals, conflicts are resolved through agonistic behavior, an expression of which embraces a range of fleeing behaviors, displays, up to the extreme of physical combat. This study aims to establish an observation protocol and to describe the aggressive acts of *Aegla longirostri*. Aeglids were collected in the field and kept for one week of acclimation in individual fishbowls with no contact with other animals. A total of ten pairs of males were paired, the members of each pair differing by no more than 1 mm in cephalothorax length. The behavioral acts were described from the combats videotaped for 20 minutes with each pair, of which 16 were considered aggressive acts. The animals took an average of 198 seconds to start combat. A table of aggression intensity was established, ranging from -2 (fleeing) to 5 (intense combat). There was a significant difference between winners and losers in the time spent in the different levels of intensity and in the duration of the acts performed. *Aegla longirostri* showed very intense aggression with defined aggressive acts and continued to engage in agonistic behavior for the entire duration that was recorded. This is the first report of aggressive behavior in aeglids, it will be possible to carry out more profound studies on the behavior of these animals.

KEY WORDS: *Aegla longirostri* agonistic acts, aggression intensity, freshwater anomurans.

INTRODUCTION

Agonistic interactions are intraspecific aggressive encounters, distinct from the aggression between predator and prey or non-social interactions (Moore, 2007). Agonistic interaction comprises a spectrum of behavior ranging from fleeing to the extreme of a physical combat that may result in damage to or death of the fighters (Maynard Smith, 1974; Williams et al., 2006).

Success in agonistic interactions may occur due to the physical attributes of an organism and also the animal's past experience. A combination of factors usually determines an individual's capacity to fight and its dynamics during the combats (Zulandt Schneider et al., 2001). A high social status obtained through some advantages (size and/or previous experience) increases the animal's probability of being able to fight for resources such as food, shelter, and mates, while limiting the success of subordinates (Maynard Smith and Prince, 1973; Chase et al., 1994). In this context, agonistic behavior is a fundamental aspect of ecological theory, in acquiring resources and in sexual selection, and is an important aspect of the behavior and ecology of crustaceans (Bergman and Moore, 2005), including establishment of hierarchies, which from an ecological point of view, the formation of hierarchies seems to be a way to avoid serious damage caused by aggressive combat among conspecifics (Ahvenharju and Ruohonen, 2007).

Aeglids, the only freshwater anomurans, are restricted to the Neotropical region of South America (Bond-Buckup et al., 2008). Aeglididae have a marine origin, based on the fossil records described by Feldmann (1984) and Feldmann et al. (1998). The continental invasion occurred about 75 million years ago, through marine transgressions at the end of the Cretaceous (Pérez-Losada et al., 2004). Since then the group has diversified, and nowadays 66 species of Aeglididae are known (Santos et al., 2009), some

of which are highly threatened by environmental degradation (Pérez-Losada et al., 2002; Bond-Buckup et al., 2003).

In this context, knowledge about agonistic behavior of this group of crustaceans will make it possible to relate it with the extensive known literature about other crustaceans and hopefully we will be able to discover important ecological and evolutionary patterns related to that behavior. Although there is a vast literature about other crustaceans this is the first study about this theme using freshwater anomurans.

The aim of this study is to establish a protocol to observe aeglid behavioral acts in the laboratory, and to use this protocol to describe the agonistic behavior of *Aegla longirostri* Bond-Buckup and Buckup, 1994.

MATERIAL AND METHODS

Collection and Maintenance in Laboratory

All individuals of *A. longirostri* used in this study were collected in a tributary of the Vacacaí-Mirim River, in Santa Maria (29°40'13''S; 53°45'44''W), Brazil using traps, hand collecting, and a fishing net. Intermolt males were acclimated under temperature (17.75 ± 1.93 °C) and photoperiod (12L: 12D) controlled for one week in individual fishbowls (15 x 10.5 x 10 cm) with no physical, chemical, or visual contact with other aeglids, to minimize any effect of previous social experience (Guiasu and Dunham, 1997; Karavanich and Atema, 1998; Zulant Schneider et al., 2001). During this period the animals were kept under constant aeration and fed with fish fillets every 48 hours, with the last feeding 48 hours prior to the experiments.

It has been reported of some species that a higher period of isolation is necessary [the crayfish *Cherax destructor* Clark, 1936, which needs two weeks for eliminate its memory of previous confrontation (Hemsworth et al., 2007); the hermit crab *Pagurus*

longicarpus Say, 1817 a period of only four days is the limit time to remember a conspecific (Gherardi and Atema, 2005)]. Making use of reports in other species as *Cambarus* spp. (Guiasu and Dunham, 1997), *Homarus americanus* Milne-Edwards, 1837 (Karavanich and Atema, 1998), and *Orconectes rusticus* (Girard, 1852) (Zulandt Schneider et al., 2001), we chose to stipulate one week of isolation.

Each adult male (cephalothorax length ≥ 13.7 mm according to Colpo et al., 2005) with intact appendages (antennae and pereopods) was used only once. Measurements were taken using a digital vernier caliper (0.01 mm precision). After each experiment, the animals were isolated in their fishbowls for one week in order to verify their molt status. Animals that died and/or molted during this period were omitted from the analyses, since molting affects aggression (Thorpe et al., 1994; Atema and Voigt, 1995), and new experiments were carried out. All the aeglids were fed after the experiments.

The experiments were carried out during the dark photophase, using red light bulbs (Turra and Denadai, 2003), since aeglids are mainly nocturnal (Sokolowicz et al., 2007). All animals were released into their original habitat after the experiments.

Behavioral Repertory

A total of ten pairs of male *A. longirostris* of about the same size, with a maximum variation of 1.0 mm in carapace length (minimum = 14.27; maximum = 20.84; mean = 18.48 ± 1.76 mm), were used in the experiments. We did not use a larger number of animals in order to avoid unnecessary damage, considering that with ten pairs the behaviors presented were clear.

After the acclimation period, the animals were transferred to an arena of 20 x 12 x 13 cm, chosen to maximize the animals' contact, without a substrate or aeration. Two

opaque dividers separated the fishbowl into three compartments of equal dimensions. Inside the right and left compartments a pair of males was placed, after one of the individuals had been marked with non-toxic paint on the carapace and chelipeds. After 20 minutes, the separating walls were removed, and the aeglids were videotaped for the next 20 minutes with a camcorder (Sony Handycam DCR-DVD 108), elevated centrally, 26 cm above the arena. Illumination was provided by four red incandescent light bulbs (40 W) 25 cm equidistant from the fishbowl, which was covered with parchment to reduce the light shining into the water; in addition, a white barrier was placed behind each light bulb to reflect the beam of light directed to the arena. All these measures were taken to improve the conditions for video recording, and also to prevent the animals from perceiving the presence of observer.

The agonistic acts were described and their duration recorded. The "initiator" (Goessmann et al., 2000), the male that first approached the opponent, was identified, as was the male that won the combat (see below).

Analyses

In order to qualify and quantify the actions, the 20 minutes of video recording were divided into 5-second intervals, comprising 240 intervals. During each interval we defined for each male an "agonistic level" from the description of the acts, and determined the aggression intensity of each act. On several occasions, more than one agonistic level was detected within a time interval (5 s), and, in accordance with Breithaupt and Eger (2002) a general level for the interval was defined based on the following rank: agonistic levels 5, 4, and 3 are higher (>) than levels 2, 1, 0, -1, and -2; $5 > 4 > 3 > 2 > 1$; level -2 is higher than -1; and both -2 and -1 are higher than 2, 1, and 0. The overall agonistic level was calculated from the sum of each value of the intensity

levels recorded for the 240 intervals, aiming to define which would be the likely winners of the combats. Animals with a higher overall value of aggression intensity were considered the winners, according to Karavanich and Atema (1998), to whom a low agonistic value may indicate a crab that eventually lost a fight, while a very large agonistic value would imply a dominant animal.

To evaluate the duration of each act during the agonistic encounters, in each interval of 5 s the performance of only one action was included, although as mentioned previously the aeglids performed more than one act in each interval. The act that showed the highest intensity was adopted as the act performed in that interval. For standardization, when two actions with the same intensity value occurred, the act that involved a direct action of the animals was included; for instance, between fleeing (-2) and being hold (-2), the action of fleeing was recorded. Acts performed with antennae (whipping and touching) were not analyzed in relation to their duration, but in relation to the number of actions performed.

We also determined the duration of the first encounter. An encounter was considered as completed when one individual performed one of the following acts: walking away, fleeing, or tail flipping, all of which have negative intensity (-1 and -2); or when the animals paused for more than 5 seconds during the combat.

In order to reduce observer errors, the same investigator analyzed all the data collected from the videos using consistent protocols in qualifying data. Each combat was observed at least twice. Similarly, in quantifying the data, each individual of a pair was observed at least twice.

All the statistical analyses were accomplished using BioEstat (Ayres et al., 2007). The values of intensity between winners and losers were analyzed using χ^2 (with Yates Correction) ($p < 0.05$). The time spent in each act, and the time spent in each

stage of aggressive intensity were analyzed using the Mann-Whitney "U" test ($p < 0.05$).

RESULTS

Aegla longirostri showed an agonistic behavior that was strongly marked by the use of antennae and chelipeds. The combats were initiated by an approach, progressing from brief contacts with repeated movements of antennae during all recorded time to touching the carapace or the opponent's antennae, to the use of chelipeds to touch or hold the opponent. After these initial acts, on many occasions the individuals invested in a fight, going to the extreme of an intense combat in which they used all the structures of their bodies (antennae, pleon, chelipeds, and pereopods) and in attempting to attack the other animal (Table I), or, in some situations, the animal walks away from the opponent. Besides the acts that are well known for other species of crustaceans, such as the use of chelipeds to hit and hold, the aeglids showed some acts in low frequency which are not usually reported as being a dominant attitude, such as: push, climb and/or turn the opponent (Fig. 1).

In all trials, the agonistic encounters occurred each time that one animal approached, made physical contact, and this contact provoked a response in the opponent. The aeglids took about 198 seconds (minimum = 25 and maximum = 475, mean \pm standard error = 192.5 ± 46.3 s) to start the combats. In five of ten contests, the winner was the individual that started the combat.

Of the 26 kinds of behavioral acts described (Table I) and quantified (Table II), 16 are classified as aggressive acts, and the remainder are related to activities such as: remaining still (WD1 and WD2), walking and climbing the arena; receiving stimuli from the opponent: being touched, pulled, or held (caught) with the chelipeds; being

pushed/moved by the opponent's body; and being turned and climbed on by the opponent.

For winners and losers, the most frequently observed acts were: keeping still, but with activity (31.75% of the time), keeping still and without activity (14.73%), walking (12.83%), fighting (9.52%), holding (5.63%), and hitting with chelipeds (4.23%) (Table II). The intensity values (Table III) in eight of ten trials showed significant differences ($p < 0.05$) among the values for the sum of intensities obtained from combats between winners and losers (Fig. 2). Acts with a negative score were those in which the animal avoided fighting, walked away (-1) or fleeing (-2), or when it was "attacked" by the opponent. Scores 0 and 1 were reserved for encounters in which there was no physical contact, with or without movement of an individual. A score of 2 refers to opponents approaching to initiate combat. Scores 3 to 5 indicate interaction with physical contact between opponents (Table III). The most aggressive individuals were those of the smallest pair (Fig. 2).

There was a statistically significant difference between the time spent by winners and losers with negative (-1 and -2) and null (0) scores (Fig. 3), where the losing animals performed these acts with more frequency than the winners. On the other hand, the winners spent significantly more time in activities such as walking and climbing the arena (score 1), approaching (2), and chasing, and/or use antennae, and/or hitting with chelipeds (3) than did the losers, with no significant difference in the highest levels of intensity (4 and 5) (Fig. 3).

The most aggressive acts were performed by the winning individuals, even considering that at the beginning of fights, both animals showed a low intensity level of aggressiveness, which increased during the course of an experiment. At the end of the

observation period (between 1020 and 1200 s), there was a clear separation between the level of aggressiveness of the winners and losers (Fig. 4).

The mean time (\pm standard deviation) of the first encounter was 28 ± 32.59 s (minimum = 10 and maximum = 110). Individuals that won combats used their antennae more frequently than did the losers ($\chi^2 = 97.53$; $p < 0.0001$). The mean number (\pm standard deviation) of contacts with antennae by winners was 37.8 ± 26.2 (minimum = 11 and maximum = 95); whereas the mean number of contacts by losers was 25.6 ± 20 (minimum = 0 and maximum = 56). Whipping with the antennae did not differ significantly between the groups, with a mean (\pm s. d.) of 1.7 ± 2.7 (minimum = 0 and maximum = 7) in winners and 4.1 ± 7.6 (minimum = 0 and maximum = 24) in losers.

Significant differences in the frequency of aggressiveness of both winners and losers were observed in the following acts: walking away, approaching, hitting with chelipeds, walking, fleeing, chasing, with no movement from place to place (and no activity), and being touched by the opponent (Fig. 5).

DISCUSSION

Animals facing a potential fight make a succession of decisions as the encounter progresses. First, they must decide whether to enter into overt fighting. This decision, in the first instance, will be taken by the initiating competitor in the form of a challenge or attack, but the non-initiator may be able to mediate the decision if it is possible to flee. Second, once the fight has been initiated, each contestant may have to decide whether to escalate the contest by employing increasingly intensive or dangerous activities. Third, one contestant will decide to end the contest by giving up. Thus, fights are resolved by a series of decisions that may differ between the two contestants (Briffa and Elwood, 2004).

Molenock (1976) observed in the porcellanid *Petrolisthes* that the first crab frequently started an interaction by "approaching" and "slapping with antennae", because approaching was necessary to start the combat, and slapping with antennae could be done when the animals were at a distance of two body lengths. A similar pattern to the anomuran porcellanid was observed in *A. longirostri*, with combats initiated by approaching an opponent. The approach was then followed by different behaviors, such as walking away from the opponent, or both males investing in more aggressive contacts (with chelipeds), always with the use of antennae. On the other hand, Antonsen and Paul (1997) observed no consistent movements of the antennae at any time during agonistic interactions in the galatheid *Munida quadrispina* (Benedict, 1902).

Freshwater crayfish frequently take part in fights for resources such as shelter and food, and factors that determine the result of these fights include size, sex, previous experience, and also which individual initiates the combat (Bovbjerg, 1956; Scrivener, 1971; Rubenstein and Hazlett, 1974; Guiasu and Dunham, 1997; Issa et al., 1999), whereas hermit crabs usually fight over the possession of an adequate shell (Briffa and Elwood, 2004; Gherardi, 2006; Tricarico et al., 2008). Hermit crabs interact in pairs in apparently agonistic encounters, at the end of which there may be an exchange of shells. During the encounter, the initiating crab or attacker hits its shell, in a series of bouts, against that of the non-initiator or defender (shell rapping). These bouts of rapping are interspersed with pauses, during which the initiator pulls at the chelipeds of the non-initiator and the latter may then evacuate its shell. These encounters are unusual in involving two resources and there is the possibility that both crabs could gain shells more suited for their size (Briffa et al., 1998; Briffa and Elwood, 2004).

In the combats between aeglids, size, sex, previous experience were controlled, and the initiator factor apparently did not have any importance in deciding the winner, since the proportion of initiators that won and lost was the same. Ahvenharju and Ruohonen (2007) recorded for the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) that the initiator won most of the encounters, even when there was no difference in size between opponents. Possibly in the case of aeglids, the approach behavior may not be a good indicator of the capacity of a male for supremacy; other factors, such as endogenous ones (hormone levels) may contribute to determining the outcome of combat.

The males of *A. longirostri* performed a variety of acts, many with exploratory characteristics (such as walking and climbing the arena), some defined as "received by the animal", acts in response to the opponent's actions, while most of them were aggressive practices against the opponent. In marine anomurans, Molenock (1976) reported that the agonistic behavior observed in *Petrolisthes* spp. has a "social bonding" function and an exploring function, similar to what was observed for *A. longirostri*. Otherwise, Antonsen and Paul (1997) stated that individuals of *M. quadrispina* were rarely aggressive with con-specifics and that bigger individuals usually used its chelae closed to block competitors that are looking for food.

According to Hazlett (1968), the hermit crab *Pagurus bernhardus* (Linnaeus, 1758) uses its cheliped as a display (cheliped presentation, cheliped extension), although the majority of interactions consist only by changes in displays attitude and some interactions are solved without any displays or physical contact. Finally, in some encounters both chelipeds get in contact with considerable strength (pushing one animal back), one animal was hit by an unstereotyped striking movement of a cheliped or

ambulatory leg, or one crab pushed rapidly into another and the latter ducked into its shells (Hazlett, 1968).

Studying *M. quadrispina*, Antonsen and Paul (1997) observed that no consistent movements or actions preceded the onset of aggressive displays. The animals showed their bodies raised up from the substrate while the pleon stayed slightly flexed. The first behavior, which occurred while the animals were some distance apart, consisted of holding the claws in front, and, intermittently, shaking them horizontally and rapidly in what appeared to be a warning display. The second form of aggressive behavior, the raised-claws behavior, occurred when the animals were close or in contact. Grasping rarely and the aggressive behaviors ended when one animal retreated or clearly showed itself to be submissive, or when both lost interest. No animal at any other time was found consistently to be particularly aggressive or submissive. Pushing never became violent, and transitions between pushing and any aggressive behavior were rarely seen; an individual whose space was repeatably infringed upon usually moved away.

The patterns of aggressive acts described in this study are similar to those observed in other crustaceans, such as freshwater crayfishes, lobsters, galatheid and porcellanid crabs, which use their chelipeds to grab, attack, pull, and hold (because the well-developed chelipeds are important structures in the aggressive repertory of these animals); in addition to acts including avoiding combat, hitting with the pleon, fleeing, approaching, and chasing, and contacts using antennae, such as whipping and touching (Molenock, 1976; Pavey and Fielder, 1996; Antonsen and Paul, 1997; Karavanich and Atema, 1998; Tierney et al., 2000; Baeza et al., 2002). There is also a record of a crab climbing onto its opponent (Sneddon et al., 1997), as observed for *A. longirostris*.

Apparently the progression of fights between aeglids are more similar to those between crayfishes than with related anomurans like galatheids, pagurids, and

porcellanids, since between the latter the confrontation are not so aggressive and so not show a clear escalate. Still according with Antonsen and Paul (1997), the social structure of *M. quadrispina* populations differs substantially from that of crayfish: aggressive acts are rare and dominance hierarchies do not exist, whereas in populations of crayfish and American lobster, aggression and fights are common and used to establish dominance hierarchies (Scrivener, 1970; Bruski and Dunham, 1987; Huber and Kravitz, 1995, Bergman and Moore, 2003). Aeglids and crayfishes share the feature of living in similar environments with correlated ecological matters whereas the other Anomura all live in marine environments, which have different selective pressures acting on them. The environmental factor, possibly more than phylogenetic relationship, acts on definition of aggressiveness between the animals.

Although among animals of approximately similar size it is more difficult to establish a dominance hierarchy, in this study, using scores, dominance occurred in eight of ten trials analyzed, with significant differences. The use of these scores to define the intensity of combats is a customary and practical way to define the possible winners (Atema and Voigt, 1995; Karavanich and Atema, 1998).

Bergman and Moore (2003) mentioned that matching animals for size increases the likelihood of longer and more intense fights than those observed in the field, where combative pairs are usually of different sizes. In the study of Ahvenharju and Ruohonen (2007), the duration of agonistic encounters had the tendency to be long when the difference in size was small. The authors also mentioned that in these cases the size of the animal is not a determining factor in establishing hierarchy, but with greater differences size has a larger function in determining hierarchic conditions.

Under experimental conditions, the first encounter of aeglids lasted in average 28 s. Bergman and Moore (2003) noted that confining may have some effect on the

duration of fights in fishbowl, which are longer than combats observed in the natural environment. However, the values found for *A. longirostri* were not so high, when compared to crabs and freshwater crayfish that in the laboratory the duration may vary from an average of 11 to 452 s (Bruski and Dunham, 1987; Sneddon et al., 2000; Zulandt Schneider et al., 2001; Bergman et al., 2003). Nevertheless, a final hierarchy was not completely established, with the animals continued to engage in agonistic behavior for the entire duration that was recorded, as was also observed for individuals of *M. quadispina* (Antonsen and Paul, 1997).

According to Goessmann et al. (2000), an encounter between two freshwater crayfish or lobsters of similar size leads, in most cases, to agonistic interactions, which increase progressively in intensity until one of the opponents moves aside. Likewise, in a study of juveniles *H. americanus*, Huber and Kravitz (1995) demonstrated that fighting in juvenile lobsters proceeds according to strict rules of conduct, with an increase in intensity during confrontations. The typical scenario of an encounter begins with extensive threat displays upon first contact, continues with periods of ritualized aggression and restrained use of the claws, and terminates in a brief session of unrestrained combat. This pattern was observed in *A. longirostri*: their combats started at low intensity from the initial recognition and then escalated to higher intensities, and at the end of the period of observation a winner and a loser were generally evident.

In this study, the animals engaged in consecutive encounters, that is, several aggressive encounters occurring in sequence (Fig. 4). Huber et al. (1997) related that after the recognition of dominance, crustaceans invest in few aggressive interactions and generally the subordinate flees. However, the experimental conditions added an extrinsic factor to the combats: the incapacity to escape from an opponent, due to the limits of the arena, which may cause changes in duration, in evacuation behavior, and in

the levels of intensity reached in fights (Peeke et al., 2000). This extrinsic factor may have encouraged the aeglids to invest continuously in new encounters. It is possible that in the natural environment these encounters are not repeated so often between the same pair.

The benefits of fights are generally in acquiring resources, but as many animals fight even in the absence of any obvious resource, such as food or mates, an increase in the probability of winning may represent the resource itself (Hock and Huber, 2008). This factor may motivate aeglids to fight even in the absence of any resource, as occurred in this study.

Although the encounters between aeglids are very intense, including acts which are not similar to those of other crustaceans, such as turning the opponent, facilitated probably by the animal's body shape (dorsoventrally flattened carapace), no appendages were lost during any combats. In species of *Petrolisthes*, no loss of appendices was observed either, although in this species the agonistic interactions involved gentle physical contact (Molenock, 1976). This differs from observations by Baeza et al. (2002) who reported loss of appendices in *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837). Slight damage such as the loss of pereopods is common in nature, and does not seem to influence agonistic behavior (Pavey and Fielder, 1996).

According to Bergman et al. (2005), dominant animals do not flee or tail-flip when retreat from opponents, while subordinate freshwater crayfish consistently retreat and occasionally tail-flip, retreating from the dominant freshwater crayfish. In the present study, defeated animals performed significantly more acts with negative scores. They more frequently performed acts such as walking away, tail-flip, and fleeing. Defeated animals were also attacked by opponents (touched, held, turned, or climbed by the opponent), thus showing the characteristics of submissive animals. Furthermore,

they were less active than the winners, which walked and attempted to climb the walls of arena, possibly as a strategy to exhibit dominance in the territory.

The winning aeglids performed more aggressive acts, such as approaching, chasing, and touching the opponent more frequently, in spite of the brief duration of these acts. At the levels of higher aggression, winners and losers engaged each other in the same way. During these phases it was common for the animals to hold each other, as well as in intense combat, each member of the pair dedicated to attempting to catch the opponent, turn it, or climb it; although both acts occur in low frequency, they are typical of *A. longirostris*.

Generally, aeglids remain with no displacement most of the time, but with some activity, that is, moving their antennules, maxillipeds, and pereopods. Even with no movement to another place, during agonistic interactions they use their antennules, which are crustaceans' chemosensory organs (Rutherford et al., 1996; Smith and Dunham, 1996). The antennules are involved in emitting a mechanical signal and in the reception of chemical signals during combats (Rutherford et al., 1996). In addition to the antennules, forward projections are generated using jaws and nephropores as a means to send signals to the primary olfactory appendices (Rutherford et al., 1996, Breithaupt and Ayers, 1998; Bergman, et al., 2003).

The currents generated by beating the cephalic appendices move urine from one animal to another. Freshwater crayfish seem to recognize the status of the opponent in agonistic interactions, and apparently this recognition is measured by urine, which would play an important role in reducing aggression and the duration of fights (Zulandt Schneider et al., 2001).

Touching with antennae was a behavior closely related to winners. According to Tierney et al. (2000), the antennae of decapods are long structures with sensory and

emitting functions, and in many species they are used in agonistic behavior. Possibly, the aeglids use touching with antennae to signal their aggressive intentions to the opponent, as one more indication of their propensity for combat.

Through this study, we defined an appropriate technique to keep and observe aeglids to carry out behavioral studies. The results showed that *A. longirostris* presents a series of highly defined acts. Many of these acts are similar to those described for chelate decapods. However, some peculiarities were recorded, such as when during the combats the aeglids were able to turn and climb onto the opponent. These acts may occur because of their body shape, which would make possible such behaviors. However, porcellanids also have dorsoventrally flattened bodies, and similar climbing behavior has not been recorded in this group (Molenock, 1976). The behavior of climbing the opponent has been recorded in the crab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) (Sneddon et al., 1997).

There is little information about the behavioral aspects of freshwater crustaceans in South America. This study is the first, not only in evaluating freshwater crustaceans, but mainly aeglids, a highly endemic group in this region. Many questions about the behavior of aeglids remain unanswered.

This study presents the first information about aggressive behavior in aeglids, and opens the way to broader questions regarding the freshwater invasion and the possible aspects of the animals' biology related to their aggression.

ACKNOWLEDGEMENTS

To CNPQ for a scholarship granted to LAP, and productivity fellowships granted to PBA and SS. To our colleagues of the Carcinology Laboratory of the UFSM for their

help in the fieldwork, and to the undergraduate students Cadidja Coutinho and Alexandre V. Palaoro for their help with the experiments.

REFERENCES

- Ahvenharju, T., and K. Ruohonen. 2007. Agonistic behaviour of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in different social environments: Effect of size heterogeneity on growth and food intake. *Aquaculture* 271: 307-318.
- Atema, J., and R. Voigt. 1995. Behavior and sensory biology, pp. 313-348. In, J. R. Factor (ed.), *Biology of the lobster, Homarus americanus*. Academic Press, San Diego,
- Ayres, M., M. Ayres Jr, D. L. Ayres, and A. A. S. dos Santos. 2007. *BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Bio-médicas*. Pará.
- Baeza, J. A., W. Stotz, and M. Thiel. 2002. Agonistic behaviour and development of territoriality during ontogeny of the sea anemone dwelling crab *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 35: 189-202.
- Bergman, D. A., and P. A. Moore. 2003. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *Biological Bulletin* 205: 26-35.
- , and ———. 2005. Prolonged exposure to social odours alters subsequent social interactions in crayfish (*Orconectes rusticus*). *Animal Behaviour* 70: 311-318.
- , A. L. Martin, and P. A. Moore. 2005. Control of information flow through the influence of mechanical and chemical signals during agonistic encounters by the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Animal Behaviour* 70: 485-496.

- , C. P. Kozłowski, J. C. McIntyre, R. Huber, A. G. Daws, and P. A. Moore. 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. Behaviour 140: 805-825.
- Bond-Buckup, G., L. Buckup, and P. B. de Araujo. 2003. Crustáceos. pp 73-83. In, C. S. Fontana, G. A. Benke, R. E. Reis (eds.), Livro Vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. 1 ed. Edipucrs, Porto Alegre.
- , C. G. Jara, M. Pérez-Losada, L. Buckup, and K. Crandall. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. Hydrobiologia 595: 267-273.
- Bovbjerg, R. V. 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. Physiological Zoology 29: 127-136.
- Breithaupt, T., and J. Ayers. 1998. Visualization and quantitative of biological flow fields through video-based digital motion-analysis techniques. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 31: 55-61.
- , and P. Eger. 2002. Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. Journal of Experimental Biology 205: 1221-1231.
- Briffa, M., and R. W. Elwood. 2004. Use of energy reserves in fighting hermit crabs. Proceedings of the Royal Society B 271: 373-379.
- , ———, and J. T. A. Dick. 1998. Analysis of repeated signals during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Proceedings of the Royal Society B 265: 1467-1474.
- Bruski, C. A., and D. W. Dunham. 1987. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*, 1. An analysis of bout dynamics. Behaviour 63: 83-107.

- Chase, I. D., C. Bartolomeo, and L. A. Dugatkin. 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? *Animal Behaviour* 48: 393-400.
- Colpo, K. D., L. O. Ribeiro, S. Santos. 2005. Population biology of the anomuran *Aegla longirostris* (Aeglidae) from south Brazilian streams. *Journal of Crustacean Biology* 25: 495-499.
- Feldmann, R. M. 1984. *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 27: 379-385.
- , F. J. Vega, S. P. Applegate, and G. A. Bishop. 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology* 72: 79-90.
- Gherardi, F. 2006. Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 500-510.
- , and J. Atema. 2005. Memory of social partners in hermit crab dominance. *Ethology* 111: 271-285.
- Goessmann, C., C. Hemelrijk, and R. Huber. 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 418-428.
- Guiasu, R. C., and D. W. Dunham. 1997. Initiation and outcome of agonistic contests in male from *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 70: 480-496.
- Hazlett, B. A. 1968. Effects of crowding on the agonistic behavior of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ecology* 49: 573-575.

- Hemsworth, R., W. Villareal, B. W. Patullo, and D. L. Macmillan. 2007. Crustacean social behavioral changes in response to isolation. *Biological Bulletin* 213: 187-195.
- Hock, K., and R. Huber. 2008. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. *Behaviour* 146: 69-87.
- Huber, R., and E. A. Kravitz. 1995. A quantitative study of agonistic behavior and dominance in juvenile American lobsters (*Homarus americanus*). *Brain, Behavior and Evolution* 46:72-83.
- , M. Orzeszyna, N. Pokorny, and E. A. Kravitz. 1997. Biogenic amines and aggression: Experimental approaches in crustaceans. *Brain Behavior and Evolution* 50: 60-68.
- Issa, F. A., D. J. Adamson, and D. H. Edwards. 1999. Dominance hierarchy formation in juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Experimental Biology* 202: 3497-3506.
- Karavanich, C., and J. Atema. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. *Animal Behaviour* 56: 1553-1560.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221.
- , and G. R. Prince. 1973. The logic of the animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- Molenock, J. 1976. Agonistic interactions of the crab *Petrolisthes* (Crustacea, Anomura). *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 41: 277-294.
- Moore, P. A. 2007. Agonistic behaviour in freshwater crayfish: The influence of intrinsic and extrinsic factors on aggressive encounters and dominance, pp 91-112. In, J. E. Duffy, and M. Thiel (eds.), *Evolutionary ecology of social and*

- sexual systems - Crustaceans as model organisms. Oxford University Press, New York.
- Pavey, C. R., and D. R. Fielder. 1996. The influence of size differential on agonistic behaviour in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Zoology* 238: 445-457.
- Peeke, H. V. S., G. S. Blank, M. H. Fingler, and E. S. Chang. 2000. Effects of exogenous serotonin on motor behavior and shelter competition in juvenile lobsters (*Homarus americanus*). *Journal of Comparative Physiology A* 186: 575-582.
- Pérez-Losada, M., C. G. Jara, G. Bond-Buckup, and K. A. Crandall. 2002. Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura: Aeglidae): assigning priorities for aquatic habitat protection. *Biological Conservation* 150: 345-353.
- , G. Bond-Buckup, C. G. Jara, and K. A. Crandall. 2004. Molecular systematics and biogeography of southern South American freshwater. *Systems Biology* 53: 767-780.
- Rubenstein, D. I., and B. A. Hazlett. 1974. Examination of the agonistic behaviour of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. *Behaviour* 50: 193-216.
- Rutherford, P. L., D. W. Dunham, and V. Allison. 1996. Antennule use and agonistic success in the crayfish *Orconectes rusticus*. *Crustaceana* 69: 117-122.
- Santos, S., G. Bond-Buckup, M. Pérez-Losada, M. L. Bartholomei-Santos, and L. Buckup. 2009. *Aegla manuinflata*, a new species of freshwater anomuran (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters. *Zootaxa* 2088: 31-40.

- Scrivener, J. C. E. 1970. Agonistic behaviour of the American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards). MSc. thesis, University of Victoria, Victoria, BC.
- . 1971. Agonistic behavior of the American lobster, *Homarus americanus* (Milne-Edwards). Fisheries Research Board 235: 1-128.
- Smith, M. A., and D. W. Dunham. 1996. Antennae mediate agonistic physical contact in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana 69: 668-674.
- Sneddon, L., F. A. Huntingford, and A. C. Taylor. 1997. Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). Behavioral Ecology and Sociobiology 41: 237-242.
- , A. C. Taylor, F. A. Huntingford, and D. G. Watson. 2000. Agonistic behaviour and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. Journal of Experimental Biology 203: 537-545.
- Sokolowicz, C. C., L. Ayres-Peres, and S. Santos. 2007. Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostris* (Crustacea, Decapoda, Anomura). Iheringia, Série Zoologia 97: 235-238.
- Thorpe, K. E., F. A. Huntingford, and A. C. Taylor. 1994. Relative size and agonistic behaviour in the female velvet swimming crab, *Necora puber* (L.). Behavioral Processes 32: 235-246.
- Tierney, A. J., M. S. Godleski, and J. R. Massanari. 2000. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. Journal of Crustacean Biology 20: 54-66.
- Tricarico, E., C. Benvenuto, A. Bucciatti, and F. Gherardi. 2008. Morphological traits determine the winner of "symmetric" fights in hermit crabs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 354: 150-159.

Turra, A., and M. R. Denadai .2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 537-544.

Williams, P. J., T. A. Floyd, and M. A. Rosson. 2006. 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.

Zulandt Schneider, R. A., R. Huber, and P. A. Moore. 2001. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: the effects of urine release on fight dynamics. *Behaviour* 138: 137-153.

Table I. Behavioral acts by males of *Aegla longirostris*, codes and descriptions.

Code	Behavior	Description
NON-AGGRESSIVE ACTS		
Without displacement		
WD1	Without activity	The animal stands still, without moving its appendages, with the body near the substrate, chelipeds directed forwards (near the back) and fingers open, or chelipeds folded toward the cephalothorax, antennae directed forward, held horizontally parallel to the body axis (on chelipeds).
WD2	With activity	The animal moves the pereopods constantly (leg waving) and/or chelipeds or antennae, always still; and keeps the chelipeds folded near the body and the maxillipeds in motion.
With displacement (without real aggression)		
WK	Walking	The animal walks slowly in the arena, with the body near the substrate, antennae directed forward, parallel to the body axis, chelipeds directed down, folded, not directed forward, or else chelipeds towards the front and open. Sometimes the animal brings the cheliped to the maxillipeds, and moves the appendices (antennae). This action is a way of exploring the arena.
CA	Climbing arena	The animal makes an attempt with chelipeds, pereopods, and abdomen to climb the arena walls. Antennae and chelipeds directed forward, chelipeds open, tailflips, and movement of pereopods.
AGGRESSIVE ACTS		
AP	Approaching	An animal walks slowly toward the opponent; sometimes the antennae are directed forwards and are in motion.
WA	Walking away	The animal slowly moves aside from the opponent, with abdomen directed toward the opponent, generally it goes to one of the corners of the arena. The animal walks away while the other animal approaches, but this does not characterize escaping, because there is no signal of contact, only the approach of one animal leads the other to walk away.
FF	Face to face	The animals remain still, face to face, one body length apart, antennae directed to the front, chelipeds also directed to the front and very stretched, but sometimes the chelipeds move toward the maxilliped.
To attack/the attack: when an animal chases its opponent and there is physical contact. The animals show the following behavioral postures during the performance of the acts: chelipeds directed to the front, open and slightly raised; or chelipeds open and held high, antennae held perpendicular to the animal's body.		

Code	Behavior	Description
HQ	Hitting with chelipeds	An animal hits or "passes" with chelipeds on the opponent's carapace or chelipeds.
TO	Being touched with chelipeds	When an animal is touched with the opponent's chelipeds.
PQ	Pulling/pinching with chelipeds	Consists of pressing and pulling quickly the cheliped (or the pereopods) of the opponent. The animal tries to catch the opponent, but it cannot, during this act the antennae (generally) remain horizontal to the body.
PO	Being pulled with chelipeds	When the animal is pulled by the opponent's chelipeds, which may pull on both the chelipeds and pereopods.
CQ	Holding (catching) with chelipeds	Consists of holding (catching) the opponent with chelipeds. Generally the part which is held is the chelipeds of the other animal or even the pereopods and antennae, and sometimes the animals try to catch the opponent's cephalothorax.
CO	Being held (caught) with chelipeds	When the animal is held by the opponent's chelipeds, which may hold chelipeds, pereopods, antennae, and even the cephalothorax of the other animal.
WhA	Whipping with antennae	This is a quick below with the antennae toward the back of the body, and the opponent is behind the performer of the act.
TA	Touch with antennae	Consists in touching the opponent quickly with the antennae; the opponent being near the front of the animal, the touch occurs both on the body and the antennae of the opponent (commonly observed during combat).
DB	Pushing the opponent/displacing the body	One animal tries to displace the other pushing it with its own body (abdomen or cheliped).
DO	Being pushed/displaced by the opponent's body	When the animal is moved by being pushed by the opponent; the pushing is performed with the chelipeds or even the abdomen.
TOD	Turning the opponent upside down	During the combat an animal turns the opponent over, leaving it with the ventral part of the body up.
BTO	Being turned by the opponent	When an animal is turned over by its opponent and remains with the ventral part of the body up.
GO	Going up the opponent	An animal goes totally up over the opponent's body, even when one of them is climbing the arena.
BCO	Being "climbed" by the opponent	When an animal is "climbed" by the opponent.

Code	Behavior	Description
Ch	Chasing	An animal chases (quickly approaching) the opponent, while the latter attempts to escape.
Fl	Fleeing	The animal attempts to flee, walking or climbing the arena. The opponent approaches and the animal escaping moves rapidly in another direction. In this act, the animal keeps the antennae towards the front. One animal chases the other, which escapes, sometimes with subtle contacts (with chelipeds and/or antennae).
TF	Tailflips	Rapid flexions of the abdomen. It involves the animal's self-propulsion, attempting to escape from the opponent. During the combat to aid in escaping, or to help in climbing movements.
F	Fight	In pairs, while an animal projects the cheliped towards the front, the opponent folds its cheliped, directing it down, attempting to avoid being caught by the other animal; or animals remain pushing chelipeds against chelipeds (both folded up), the cheliped remains folded down and is pushed towards the front. Also, an animal may open its chelipeds wide and attempt to hold the opponent, as if it were giving the other animal a hug, it opens its chelipeds rapidly and closes them on the opponent's chelipeds.
IC	Intense combat	Animal with body elevated, antennae perpendicular to the body axis, in a horizontal plane. Set of acts involved in intense combat: intense use of chelipeds (hitting, passing, pinching, pulling, and holding with chelipeds), pereopods, antennae (whipping/touching), climbing up on the opponent, tail flipping (to release itself during combat). Intense combat appears as an intricate "dance" in which both animals hold and hit (whip/touch) the antennae, they hold onto each other by the chelipeds, and the antennae remain either in a vertical position in relation to the animal's body, or horizontally to the body. At some moments both animals are almost standing (vertical position), very elevated during combat. A very intense combat, with one animal on top of the other, which is turned over, with the ventral part of the body up; the animals caught onto each other.

Table II. Duration of acts by *Aegla longirostris*, including both winners and losers in the combats. Acts described in Table 1.

Acts	Total time (in s)	%
AP	485	2.02
BCO	130	0.54
BTO	25	0.10
CA	545	2.27
Ch	320	1.33
CO	460	1.92
CQ	1350	5.63
DB	65	0.27
DO	60	0.25
F	2285	9.52
FF	80	0.33
FI	520	2.17
GO	155	0.65
HQ	1015	4.23
IC	915	3.81
PO	20	0.08
PQ	70	0.29
TF	385	1.60
TO	560	2.33
TOD	35	0.15
WA	285	1.19
WD1	3535	14.73
WD2	7620	31.75
WK	3080	12.84

Table III. Definition of levels of aggression intensity shown by males of *Aegla longirostris*.

Level	Behavior	Definition
-2	Fleeing	Walking rapidly, away from the opponent, tail flipping against opponent, being caught, pulled, pushed, turned over, and/or climbed by opponent.
-1	Avoiding/Walking away	Walking slowly away from the opponent, without physical touch, and/or being touched by opponent.
0	Separated without displacement (without physical touch)	Animals remain not physically touching, without moving, and ignoring the opponent.
1	Separated with moving (without physical touch)	Animals remain without physical touching, moving around the arena, with displacement or climbing the arena and ignoring the opponent.
2	Approaching (without physical contact)	Animals approach each other slowly and remain face to face for a short time.
3	Physical contact (not using chelae to hold)	Chasing, slapping, and whipping with antennae, touching and hitting with chelipeds.
4	Physical contact (chelae used to hold)	Chelae used to pull, hold, and catch the opponent, displace the opponent with the body, turn, and go up on the opponent's body, fight.
5	Intense combat	No restrictions to using chelae.

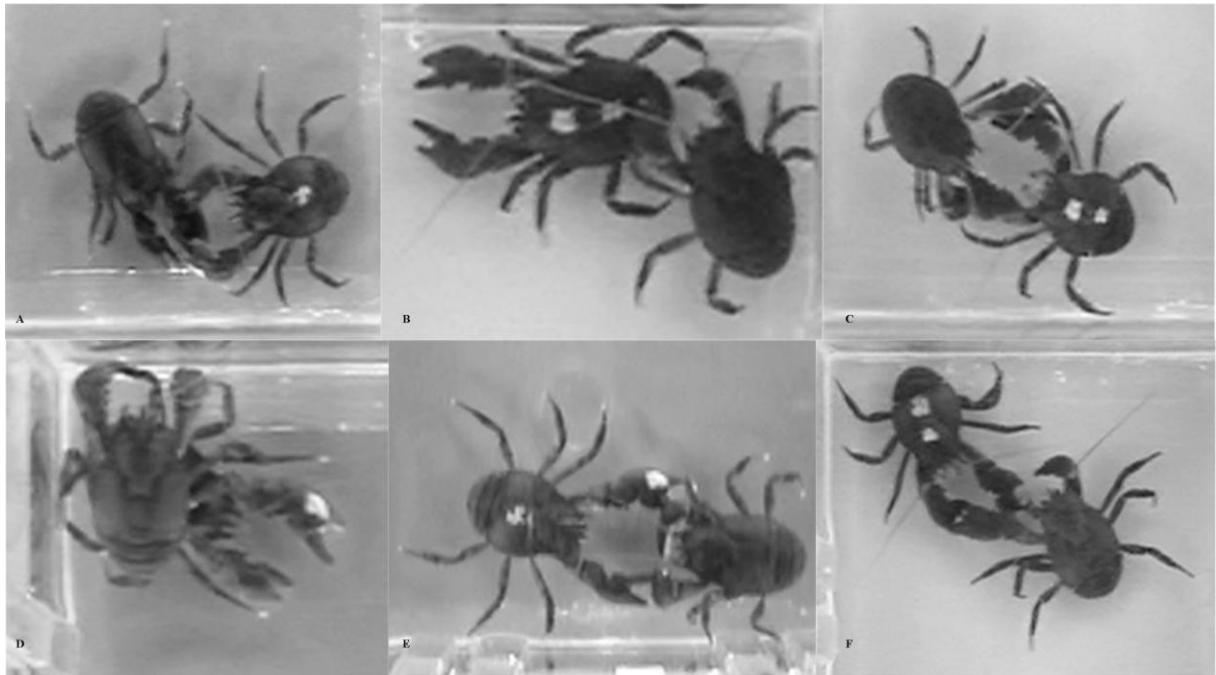


Fig. 1. Selected frames from the films documenting the agonistic behavior of *A. longirostris*: A-B: Hitting with chelipeds; C-E-F: Fight and D: Going up the opponent.

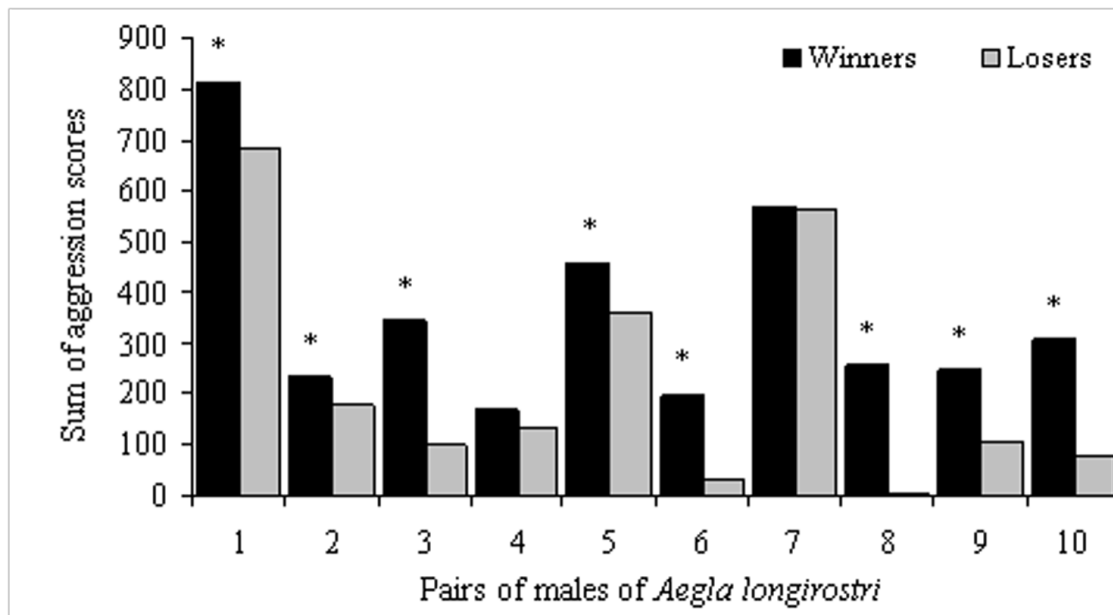


Fig. 2. Sum of intensities (-2 to 5) of combats between similar-sized males of *Aegla longirostri*. *Represents significant difference in the χ^2 Test ($p < 0.05$). (Size – cephalothorax length in mm of winners “W” and losers “L”. Pair 1- W = 15.18 x L = 14.27; Pair 2- W = 16.54 x L = 15.78; Pair 3- W = 18.65 x L = 17.71; Pair 4- W = 18.31 x L = 18.73; Pair 5- W = 18.70 x L = 18.64; Pair 6- W = 18.86 x L = 19.27; Pair 7- W = 19.26 x L = 19.09; Pair 8 - W = 19.45 x L = 19.50; Pair 9- W = 20.19 x L = 19.94; and Pair 10- W = 20.84 x L = 20.64).

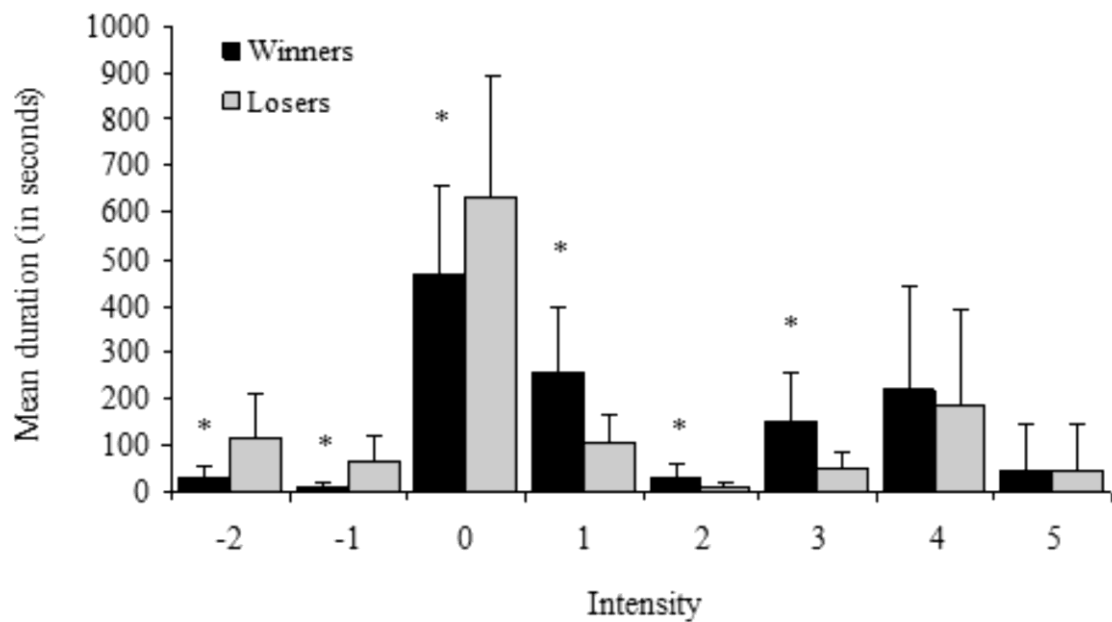


Fig. 3. Mean duration (in seconds) of time spent by males of *Aegla longirostri*, in each of the levels of aggression intensity (-2 to 5, see definition in Table 3). *Represents a significant difference in the Mann-Whitney Test ($p < 0.05$) (Calculation with overall values for each level of intensity).

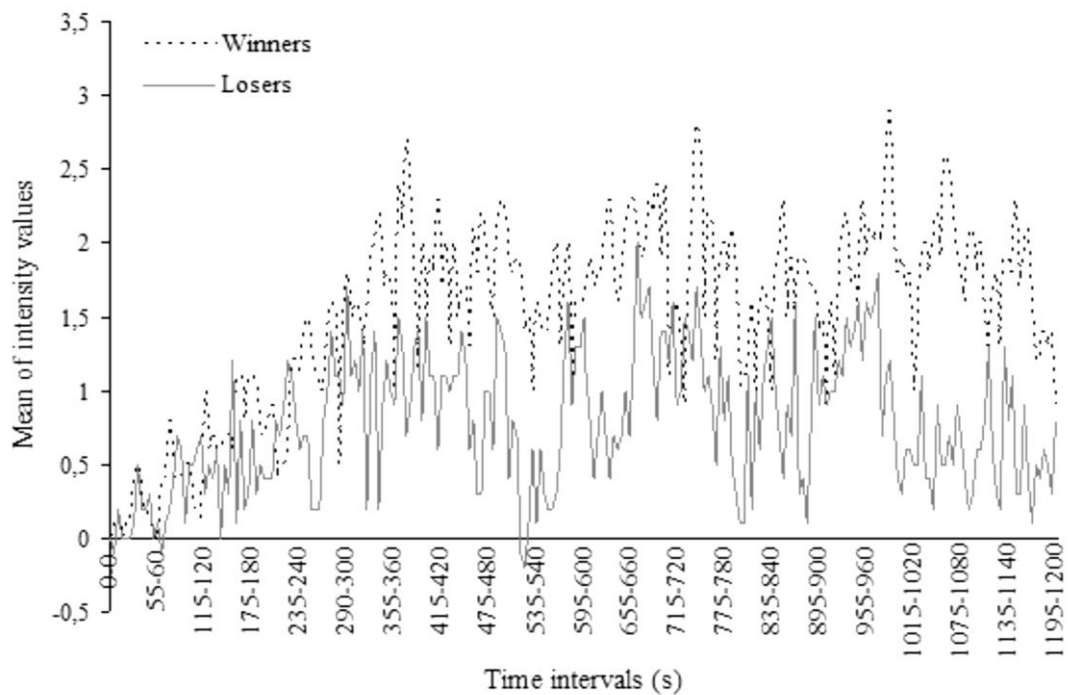


Fig. 4. Progression in mean intensity of aggressive combats related to time in encounters, of males of *Aegla longirostris*.

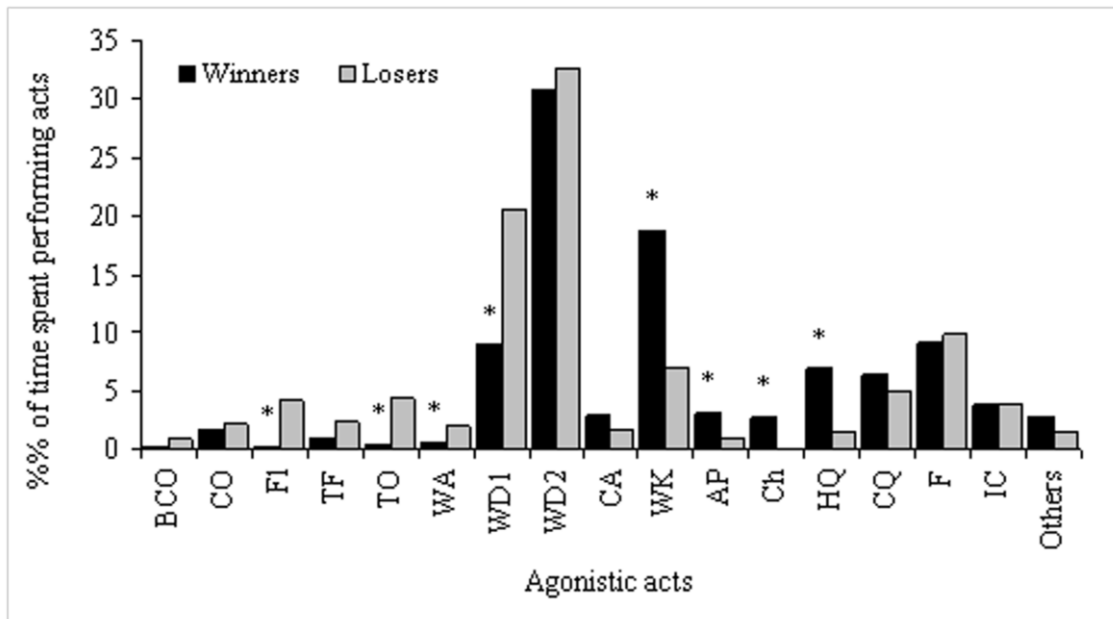


Fig. 5. Percentage of the time spent by winners and losers, males of *Aegla longirostri*, in each of the agonistic acts. The item "Others" refers to: BTO, DB, DO, FF, GO, PO, PQ, and TOD, which occurred in low frequency. *Represents a significant difference in the Mann-Whitney Test ($p < 0.05$). Refer to Table 1 for descriptions of the agonistic acts.

Capítulo II:

“Agonistic behavior in Aeglidae (Crustacea, Anomura) from the Pacific and Atlantic Slopes”

Artigo submetido para publicação na Naturwissenschaften.

Ayres-Peres, L.; P.B. Araujo; C.G. Jara and S. Santos. Agonistic behavior in Aeglidae (Crustacea, Anomura) from the Pacific and Atlantic Slopes. **Naturwissenschaften.**

Agonistic behavior in Aeglidae (Crustacea, Anomura) from the Pacific and Atlantic Slopes

Luciane Ayres-Peres¹, Paula B. Araujo¹, Carlos G. Jara² and Sandro Santos^{3*}

1. PPG em Biologia Animal, Laboratório de Carcinologia, Instituto de Biociências/Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Avenida Bento Gonçalves, 9500. Prédio 43435. Bairro Agronomia, CEP – 91501-970. Porto Alegre, RS, Brazil. LAP: lucianeayres@hotmail.com. PBA: pbaraujo@portoweb.com.br

2. Facultad de Ciencias, Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile. Calle Casilla, 567. Valdivia, Chile. CGJ: cjara@uach.cl

3. PPG em Biodiversidade Animal, Laboratório de Carcinologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria. Avenida Roraima, 1000. Bairro Camobi. CEP – 97105-900. Santa Maria, RS, Brazil; Phone: +55 55 32208465. SS: ssantos@smail.ufsm.br *Corresponding author

Abstract. The goal of this study was to evaluate the agonistic behavior of freshwater anomurans from slopes on the Pacific (basal species) and Atlantic (derived species) sides of South America and to test for differences in patterns of aggression based on their origins. Individuals of four species were collected in Chile (*Aegla abtao* and *A. denticulata denticulata*) and Brazil (*A. longirostri* and *A. manuinflata*) and were acclimated for a week in individual fishbowls. The animals were paired to elicit intraspecific interactions and videotaped for 20 minutes, after which four periods were defined and analyzed. The durations and intensities of encounters between species and also between the analyzed periods were evaluated. The occurrences of reversion of dominance were also assessed. The four species exhibited similar behaviors, but one individual of *A. d. denticulata* displayed thanatosis. The latency to first aggressive encounter did not differ significantly among all species and was greater than the time invested in all aggressive encounters. *Aegla longirostri* was the species that displayed the highest average aggressive intensity, and *A. d. denticulata* displayed the lowest average aggressive intensity. Reversal of dominance was observed in all species. In this study, we have demonstrated avoidance of an intense conflict in the most basal species, *A. d. denticulata*, from the Pacific slope, and more aggressive behavior from the derived *A. longirostri* of the Atlantic slope. Aggressive behavior is possibly conserved among the aeglids; however, there must have been a change in the frequency of acts through evolutionary time.

Keywords *Aegla*, freshwater anomurans, agonistic behavior, derived and basal species

Introduction

Social organization results from the interactions amongst individuals (Hinde 1976) and consists of a collection of interdependent characteristics that are connected by the relationships between several genomic and organism-level features. Connections also arise from social interaction, such as behaviors exchanged by individuals that can complement, reinforce, oppose or even exclude one another (Thierry 2004).

Aggression is considered a heterogeneous phenomenon, including motivations, context, behavioral patterns of attack and presumed functions (Brain 1981; Wittenberger 1981; Archer 1988). In functional terms, it is possible to distinguish two general categories of aggression. One category is related to the competition for resources (competitive aggression); the other involves self-protection or protection of descendants from conspecifics or potentially dangerous predators (protection aggression) (Brain 1981; Archer 1988).

Intraspecific competitive aggression is usually characterized by ritualized or offensive patterns of attack, where the animals normally hold back from using the deadliest weapons available to them. This limits the possibility of causing severe wounds both to them and to their opponents, in contrast to self-protection attacks used, for example, in predator defense (Blanchard and Blanchard 1981; Brain 1981; Archer 1988). Agonistic interactions have been a subject of interest in several *taxa*, and formation of dominance hierarchy is a particularly intriguing result of these interactions in several cases. Animals that participate in repeated agonistic interactions in a specific area form dominance hierarchies that allow for the control of resources within the population. So, individuals that achieve a high status within a dominance hierarchy can receive greater access to the resources (Warren et al. 2009).

The Aeglidae family currently contains only one genus, *Aegla* Leach, 1820, and they are the only anomurans restricted to the freshwater environment. They are also the sole family belonging to the Infraorder Anomura and are limited to the Neotropical region of South America (Bond-Buckup et al. 2008).

Based on phylogenetic analysis (Pérez-Losada et al. 2002, 2002a) and the fossil records described by Feldmann (1984) and Feldmann et al. (1998), it is known that the aeglids had a marine origin. The continental invasion would have occurred approximately 70 million years ago, through marine transgressions recorded at the end of the Cretaceous period (Pérez-Losada et al. 2004). Since then, the group has diversified; today, we have identified nearly 70 species in the family (Santos et al. 2009; Bond-Buckup et al. 2010).

Pérez-Losada et al. (2004) used phylogenetic analysis to demonstrate that geographically, the aeglids consist of a basal eastern clade (Pacific), consisting of two subclades with overlapping distributions, and a more recent clade from the mid-west (Atlantic), consisting of three subclades with reasonably well-defined distributions. The result obtained by the authors supports the hypothesis of a Pacific origin for the group (Ortmann 1902) and rejects alternative hypotheses of an Atlantic origin (Schmitt 1942; Ringuelet 1949) or multiple origins.

Because it is a monophyletic group, with great species diversity and an evolutionary history restricted to the continental Neotropical waters of South America, these animals make great models for studying the evolutionary basis of aggressive behavior in a family. Recently, Ayres-Peres et al. (2011) developed a methodology for the qualification of aggressive acts in aeglids, while Parra et al. (2011) evaluated the inter-specific competition of these animals.

The objective of this study was to evaluate the agonistic behavior of freshwater anomurans from slopes on the Pacific and Atlantic sides of South America and to test whether they exhibit different patterns of aggressiveness. Comparative studies of differences and similarities in the regulation of aggressive behavior between species can lead to a better understanding of the evolutionary pressures and limitations that have shaped the aggressive behaviors. Here, we evaluate the similarities and differences in aggressive behavior through intraspecific interactions of species, with a focus on the role of the evolutionary origins of species.

Materials and Methods

Specimens. Four species of aeglids were used: *Aegla denticulata denticulata* Nicolet, 1849 and *Aegla abtao* Schmitt, 1942, from the Pacific slopes; *Aegla manuinflata* Bond-Buckup & Santos, 2009 and *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, from the Atlantic slopes.

Collection and maintenance. The specimens of *A. d. denticulata* and *A. abtao* were collected at the Collilelfu River, Valdivia River Basin, in Paillaco, Chile (40°02'28"S; 72°54'34"W); *A. manuinflata* was collected at the Passo da Taquara Stream, Uruguay River Basin, in São Pedro do Sul, Brazil (29°36'01"S; 54°10'37"W); and *A. longirostri* was collected in a tributary of the Vacacaí-Mirim River, Jacuí River Basin, in Santa Maria, Brazil (29°40'13"S; 53°45'44"W), using traps, manual collection and/or nets.

The animals were acclimated according to Ayres-Peres et al. (2011). Males in intermolt stage were kept under controlled temperature (17.5 ± 1.7 °C - Brazil and 12.6 ± 0.6 °C - Chile) and photoperiod (12L:12D) for one week in individual fishbowls (15 x 10.5 x 10 cm) without any physical, chemical or visual contact with other

individuals. An acclimation period of one week was adopted to minimize the effects of previous experience, as previously tested for *A. longirostri* (Ayres-Peres et al. 2011); during this period, animals were kept under constant aeration and were fed every 48h, with the last feeding occurring 48h before the experiments were performed.

Each individual with intact appendices (antennae and pereopods) was only used once. Measurements were obtained using a digital vernier caliper (precise to 0.01 mm). After each experiment, the animals were isolated again in their fishbowls for a week. Animals that molted or died during this time were excluded from the analysis. All aeglids were fed at the end of the experiments. They were released to their original habitats after the tests were finalized.

Experiments were performed during the dark photophase using red bulbs because aeglids prefer nocturnal habitats (Sokolowicz et al. 2007; Almerão et al. 2010; Ayres-Peres et al. 2011a).

Behavioral analysis. Ten pairs of *A. abtao* and *A. longirostri* and nine pairs of *A. d. denticulata* and *A. manuinflata* were used for intraspecific confrontations (all animals were male). Care was taken so that the pairs did not have more than a 1-mm difference in cephalothorax length (Table 1).

Each pair was placed in an arena (20 x 12 x 13 cm, without aeration and substrate on the bottom) with two opaque dividers, separating the arena into three compartments of equal dimensions; the paired animals were placed in the right and left compartments and were differentiated by a mark with non-toxic paint on the cephalothorax and cheliped of one individual. After 20 minutes of adaptation to the arena, the dividers were removed and the aeglids were videotaped for the next 20 minutes (details in Ayres-Peres et al. 2011).

Analysis. The observations were divided into four periods: “latency” to first aggressive encounter and during 1st, 2nd and 3rd aggressive encounters. These were defined as follows: each encounter was initiated when one male approached the other (Goessmann et al. 2000), and an encounter was considered complete when one individual executed one of the following acts: walking away, fleeing, or tail flipping, all with negative scores (-1 and -2) (see below), or when the animals paused for five or more seconds during the aggressive interaction.

With the goal of quantifying the actions, which were previously qualified by Ayres-Peres et al. (2011), the periods described above were analyzed by the second using the Etholog Program (Ottoni 1999, 2000). An “agonistic level” was defined for each animal for each second, using a table with scores elaborated by Ayres-Peres et al. (2011), in which each act by the combatants is given a score from -2 (fleeing) to 5 (intense combat). The total agonistic level was calculated as the sum of intensities for each aggressive encounter. The animal with the highest total value of aggressive intensity was considered the winner (Karavanich and Atema 1998; Ayres-Peres et al. 2011). The same investigator analyzed all the collected data from the videos to reduce the likelihood of observer error.

Statistical analyses were performed using the BioEstat program (Ayres et al. 2007). The latency period and the durations of the three encounters were evaluated and compared within each species (Kuskal-Wallis H-test, $p < 0.05$) and between each species (Mann Whitney U-test, $p < 0.05$). The values of the winners and losers were compared for each species and between species to evaluate the intensity of aggressive encounters.

A multiple linear regression ($p < 0.05$) was performed to determine whether there was a relationship between the intensity and duration of the analyzed periods for winners and losers of each species with the latency period. The frequency of the acts

was compared within each species using the χ^2 test ($p < 0.05$). Tests were also performed for changes in dominance between each encounter to determine if winning the 1st encounter affected the final result of combat.

Results

Behavior

In general, the individuals of the four species exhibited similar behaviors, especially for cheliped use. There was, however, a marked difference in certain behaviors between the analyzed species. One individual of the Chilean species, *A. d. denticulata*, displayed thanatosis behavior (feigning death) during an aggressive interaction. In several confrontations, *A. abtao* displayed a rigid aggressive posture, standing erect on its pereopods (Fig. 1). Despite delicate structures such as antennae and pereopods being attacked during the confrontations, appendages were not lost during the interactions for any of the species.

Duration of encounters

The latency period (in seconds) did not differ significantly between the four species ($p > 0.05$). On average, the animals all took more than 200 s to initiate confrontations (Fig. 2).

When the duration of the 1st agonistic encounter was evaluated, we only found a significant difference between *A. abtao* and *A. d. denticulata* ($U=23$, $p=0.036$). The 2nd encounter differed between *A. abtao* and *A. manuinflata* ($U=22.50$, $p=0.033$) and *A. longirostri* and *A. manuinflata* ($U=21.50$, $p=0.027$). The four species did not exhibit any differences in the 3rd aggressive encounter.

When the duration of periods was compared (latency period, 1st, 2nd and 3rd aggressive encounters) within each species, the latency period was longer than any of

the aggressive encounters for all species (*A. abtao* – H=19.28, p=0.0002; *A. d. denticulata* – H=18.95, p=0.0003; *A. longirostri* – H=12.59, p=0.0056 and *A. manuinflata* – H=19.31, p=0.0002). Significant differences between encounters were also seen in *A. abtao* (1st x 3rd encounter) and *A. manuinflata* (1st and 2nd encounter).

Agonistic intensity

The agonistic intensity was quantified for winners and losers in the confrontations between aeglids (Fig. 3 and 4). *Aegla longirostri* displayed the greatest intensity in one confrontation (total intensity = 4233) (Fig. 3). Winners from this species exhibited medium aggressive intensity (330.2 ± 883.7), but greater than that of *A. abtao* (144.4 ± 194.0), *A. d. denticulata* (46.1 ± 63.3) and *A. manuinflata* (160.8 ± 267.5). The same pattern was observed among losers: *A. longirostri* exhibited a medium aggressive intensity of $262.5 (\pm 816.7)$ but greater than that of the other species: *A. abtao* (88.83 ± 156.3); *A. d. denticulata* (1.04 ± 46.0); and *A. manuinflata* (133.3 ± 233.6).

For the winners, the latency period showed a significant difference between *A. abtao* and *A. manuinflata* (U=17.00, p=0.011) and between *A. d. denticulata* and *A. manuinflata* (U=19.50, p=0.031). *Aegla manuinflata* displayed a lower mean intensity than the other species (7.3 ± 11.5). For the 1st encounter, there was a difference between *A. abtao* and *A. d. denticulata* (U=17, p=0.022), with the former displaying greater intensity (219.6 ± 190.4) than *A. d. denticulata* (53.2 ± 82.3). There was also a difference between *A. abtao* (166.0 ± 248.7) and *A. manuinflata* (45.0 ± 92.4) in the 2nd encounter (U=15, p=0.013). In the 3rd encounter, there were no significant differences between the studied species.

For the losers, the latency period showed no significant differences (p>0.05). Losers from *A. d. denticulata* (14.2 ± 46.5) were significantly different than all other species in the 1st encounter: *A. abtao* (129.9 ± 128.4) (U=15.5, p=0.008); *A. longirostri*

(348.9 ± 734.9) ($U=19$, $p=0.016$) and *A. manuinflata* (277.6 ± 339.8). In the 2nd encounter, there was a significant difference ($U=18.5$, $p=0.046$) between *A. d. denticulata* (9.8 ± 60.6) and *A. manuinflata* (46.6 ± 89.7). In the 3rd encounter, *A. manuinflata* had greater a mean intensity (mean= $57.6 \pm sd=71.5$) than the other species: *A. abtao* (mean= $25.8 \pm sd=75.2$) ($U=20.5$, $p=0.041$), *A. d. denticulata* (1.2 ± 26.8) ($U=18$, $p=0.041$) and *A. longirostri* (15.6 ± 107.3) ($U=14.5$, $p=0.019$).

Comparing the intensities between periods (latency period, 1st, 2nd and 3rd aggressive encounters) within each species, it was noted that there were significant differences among the winners for *A. abtao* between the latency period and the 1st aggressive encounter and between the 1st and 3rd encounters ($H=11.90$, $p=0.007$). Similarly, for *A. manuinflata*, there was a difference in the latency period and the 1st aggressive encounter and between the 1st and 2nd encounters ($H=8.66$, $p=0.034$). The other species did not show any significant differences. However, for the losers, there were no differences between the periods for any of the species ($p>0.05$).

Regression between periods

A significant correlation was observed for the intensity of the losers of *A. longirostri* between the 2nd ($t=-2.59$, $p=0.040$) and 3rd ($t=-2.64$, $p=0.038$) encounters.

Frequency of the acts

The species executed the aggressive behaviors with different frequencies throughout the three encounters analyzed (Table 2). *Aegla abtao* spent significantly more time fighting, catching or holding the opponent than the other behaviors ($\chi^2=48007$, $p<0.001$). *Aegla d. denticulata* spent 18.2% of the time being still and did not display intense confrontations ($\chi^2=15261$, $p<0.001$). *Aegla longirostri* ($\chi^2=476507$, $p<0.001$) and *A. manuinflata* ($\chi^2=68182$, $p<0.001$) also spent most of the time engaging in behaviors such as fighting, catching and holding the opponent.

In addition, it is important to highlight that amongst the four species, *A. longirostri* invested the most time expressing the most aggressive acts (intensity level 5), using 13.8% of the time of encounters to execute such acts. The other species only spent 0.8% of their time in intense combat, except for *A. d. denticulata*, which did not display intense combat. Acts of negative (-2 and -1) and null (zero) intensity were more common in species from the Pacific slope (*A. abtao* and *A. d. denticulata*). It is also important to mention that the use of antennae (intensity level 3) occurred more often in species from the Atlantic slope (*A. manuinflata* and *A. longirostri*).

Dominance

Dominance reversal was observed following the 2nd agonistic encounter in all species. *Aegla abtao* exhibited a 40% dominance reversal, and the animal that won the 1st encounter was overall winner in 80% of the confrontations. In *A. d. denticulata*, 55.5% of the confrontations featured dominance reversal, and the winner of the 1st encounter became the overall winner in 77.8% of the cases. *Aegla longirostri* exhibited the least dominance reversal (only 21.05%) and 60% of the winners from the 1st encounter were overall winner. In *A. manuinflata*, 66.7% of the confrontations featured dominance reversal, and the animal that won the 1st agonistic encounter became the overall winner in 77.8% of the interactions.

Discussion

Crustaceans make excellent models for comparative studies of aggression (Dingle 1983; Hyatt 1983). The evolutionary approach is an important way to study behavioral and ecological characteristics (Brooks and McLennan 1991; Harvey and Pagel 1991). Aeglidae species with different origins and phylogenetic positions (Pacific or Atlantic) exhibited similar behavioral patterns based mainly on the use of chelipeds and fight

progression. These patterns have been observed in decapod crustaceans with well-developed chelipeds (Hazlett 1968; Molenock 1976; Karavanich and Atema 1998; Tierney et al. 2000; Davis and Huber 2007).

Despite similarities in aggression patterns, the frequencies differed. Additionally, a few peculiarities were seen, such as thanatosis (feigning death), which is a state of immobility assumed by many animals in response to external stimuli (Miyatake et al. 2004), in *A. d. denticulata*, and the aggressive posture (i.e., the animal had its body elevated off the substrate and with open chelipeds) in *A. abtao*, acts observed in lobster and crawfish (Livingstone et al. 1980; Kravitz 1988; Karavanich and Atema 1998). Tierney et al. (2000) evaluated and quantified the level of aggressiveness of four crawfish species and found behavioral differences, with some species being more aggressive than others.

Karavanich and Atema (1998) observed a latency period of 105 ± 25 s before interaction for the lobster species *Homarus americanus* H. Milne-Edwards, 1837. The aeglids took more time before confrontations (latency period) were initiated, with an average delay of more than 200 s. During this period, movements of maxillipeds, pleopods and branchia may have occurred. Propulsion by the nephropore can be used to generate flow fields, and these currents appear to control the transfer of chemical or mechanical signals representing past social experiences (Breithaupt and Ayers 1996, 1998; Breithaupt 2001). Thus, even during the period in which the animals are not interacting, they can be exchanging information that is important for the progression of the confrontations.

A tendency to reduce the duration and aggressive intensity from the 1st to the 3rd encounter was observed. The 1st encounter was always the longest and featured the most intense aggression, except in *A. longirostri*, for which the 2nd encounter was most

intense. According to Atema and Voigt (1995), a progressive but slow reduction of aggression was observed in simple tanks due to the formation of hierarchies in *H. americanus*. Animals usually use the first encounter as a way to show their competitive potential, and after this first encounter, it is likely for the interactions to diminish. In the case of *A. longirostri*, the skills of the combatants should be similar, leading to a second encounter as intense as the first. However, this encounter was sufficient to identify the individuals with the greatest potential of becoming dominant. Thus, the 3rd encounter saw the decrease in both the duration and the intensity of the aggression. *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) is an example of a crustacean whose initial fights are often long and intense. The subsequent development of hierarchical structures was accompanied by a reduction in blatant aggression (Goessmann et al. 2000).

Lesions to or loss of appendages by the combatants were not observed in any interaction, or in any of the studied species. It is known that the conflicts between conspecifics can be thought of as “limited war” in which severe wounds are avoided (Maynard Smith and Price 1973). This behavior is also observed in *H. americanus*, where death is rare; however, in this case, there can be loss of chelipeds and bodily injury (Cenni et al. 2010).

Paired individuals (of similar size) commonly exhibit a strong tendency to escalate (Parker 1974). *Aegla longirostri* proved to be the species with the greatest intensity of aggression for both the winners and the losers. *Aegla manuinflata* was the species that had the closest confrontations, with fewer differences between the values of winners and losers. Showing aggressiveness, a behavioral attribute, does not necessarily mean that the animal will win fights, and the result of the fights alone does not conclusively establish that one species is more aggressive than the other (Tierney et al.

2000). Instead, the winners perform more aggressive acts than do the losers (Sneddon et al. 1997).

When periods are compared, the period prior to combat (latency period) was always the least intense, because there was no physical contact. However, a greater intensity was observed among the winners for *A. d. denticulata* and *A. abtao* compared to *A. manuinflata*. This is possible due to the fact that the latter spent more time standing and chemically and physically signaling while the others spent more time making incursions into the arena. During agonistic encounters, it has been shown that one contestant signals whether the encounter should escalate in intensity or whether a combatant should withdraw. For instance, a subordinate animal can signal its submissive status, and consequently, be authorized to withdraw without an agonistic fight (Wilson 1975). Among animals defeated in combat, *A. d. denticulata* was usually the one showing lower aggressive intensity than the other species, depending on the encounter (1st, 2nd or 3rd aggressive encounters).

Although some animals took a long time to initiate confrontation, the duration of the latency period did not relate to the duration and intensity of combat. Even though it is thought that this period is used as an initial recognition between paired individuals, it did not influence combat progression.

There appears to have been a scaling up in aggressive intensity based on the phylogenetic position of the species, given that according to Pérez-Losada et al. (2004), the most basal species, *A. d. denticulata*, was the least aggressive, never reaching intense confrontation, while the most derived species, *A. longirostri*, was the most aggressive, displaying a high frequency of intense confrontation (intensity level 5). In addition to being the least aggressive, it should be highlighted that *A. d. denticulata* displayed thanatosis (feigning death) during an aggressive interaction, a behavioral

feature that has not yet been reported for the other Aeglidae species. Phylogenetic patterns in behavior have also been seen in Ocypodidae (Sturmbauer et al. 1996). Complex reproductive behaviors, involving care of the male by the female during egg incubation, have been reported in basal clades. According to the authors, more behaviorally simple males could have lost the complex features, or the complex reproductive behavior could have evolved independently several times within the group. Di Fiore and Rendall (1994) analyzed the social organization of primates through a quantitative phylogenetic analysis of social systems and revealed that the same organization can be strongly conserved in some lineages, even in the face of considerable ecological variability.

For the aggressive behavior of Aeglidae, there are two possible alternative hypotheses: aggressive behavior may have evolved independently on the Pacific and Atlantic slopes; or, it may have arose in the species from the Pacific slope, and its frequency was then modified along evolutionary time. It seems most likely that the behavioral features have been inherited from the group’s ancestral species; despite the different frequencies, the executed acts were very similar, which does not suggest multiple independent evolutionary events.

Through the four studied species, it became clear that the most basal species interacted in the least aggressive manner, while the most derived species was the most aggressive. The Brazilian species (Atlantic slope) displayed signaling though the clear use of antennae. In several species, antennae are used in social behavior, including agonistic behavior (Rubenstein and Hazlett 1974; Ameyaw-Akumfi 1979; Sandeman 1989; Jeng 1994; Smith and Dunham 1996) and mating behavior in Aeglidae (Almerão et al. 2010).

According to Tierney et al. (2000), given the obvious advantages of being able to dominate both conspecifics and heterospecifics, some selective pressures should favor evolution of non-aggressive behavior in the crawfish *Orconectes immunis* (Hagen, 1870). According to the authors, the apparent non-adaptive “timidity” of *O. immunis* could be due to predation by birds and mammals instead of fishes, as is the case for several crawfish species. Similar to *O. immunis*, *A. d. denticulata* apparently adopts different behavioral strategies that may be related to its habitat. At the study site (Collilelfu River, the main affluent of the main basin of the Valdivia River), *A. d. denticulata* lives sympatrically with two other aeglid species, and according to Parra et al. (2011), these species display competitive exclusion. *Aegla abtao* seems to be the most dominant, followed by *A. araucaniensis* Jara, 1980, and *A. d. denticulata* is the most subordinate and least aggressive, displaying escape and burrowing responses more frequently than the other two species.

Despite the observations of Parra et al. (2011), which confirm the low intensity of inter-specific agonistic interactions, in this study, the interactions of *A. abtao* were strongly aggressive. In some cases, the aggression even reached intensity level 5 (intense confrontation). The difference between the two studies is that intraspecific interactions were performed in this study, and the signals emitted by the competitors were possibly received in a more precise form in these cases, leading to escalation of the aggressive exchanges. In the Parra et al. (2011) study, it is possible that the animals were not capable of recognizing the signals emitted by the other species.

Independent of the species, the animals were capable of reversing the results between agonistic encounters, and winning the 1st encounter was a good predictor of being the overall winner of the confrontations (on average, this occurred in 71.1% of the interactions). In contrast to what has been observed in *H. americanus*, where the winner

never showed avoidance behavior and the results of the fight were never reversed, the winner continued to show the same aggressive behavior before the result of the fight was obvious. Despite the displaying of initial aggressiveness by both animals, the result of the fight was indicated by the behavior of the loser (Karavanich and Atema 1998).

Dominance interactions are understood as serving two different and contrasting functions: acquisition of high rank and reduction in aggression. Central to the debate is the relationship between dominance and aggressiveness (Francis 1988). There are two fundamentally opposing views. On the one hand, it is believed that high rank offers optimized access to resources, and therefore, individuals should take advantage of all opportunities to rise in the ranking (Popp and DeVore 1979). On the other hand, it is believed that the function of a dominance hierarchy is to reduce the costs associated with aggression and, therefore, the individuals should avoid conflicts as long as the relationships are clear (Hemelrijk 2000). The behaviors of the *Aegla* species fit within this framework, from avoiding a more aggressive confrontation in the most basal species (*A. d. denticulata*, from the Pacific slope), to a more strongly aggressive behavior in the derived species (*A. longirostri*, from the Atlantic slope), and an intermediate pattern in the others. The lack of studies that compare behaviors with the phylogeny of the species gives rise to certain inferences, such as the ones discussed herein.

It is possible that aggressive behavior was conserved amongst aeglids, but there must have been a change in the frequency of acts over evolutionary time. Two mutually exclusive hypotheses are possible: 1) there was a gradual loss in aggressiveness in the basal species from the Pacific slope, after their complete establishment in the freshwater environment and the establishment of their spatial distribution; or 2) species from the Pacific slope were generally less aggressive, and the increased aggressiveness in species

from the Atlantic slope is a derived characteristic. However, only new studies comparing other species and focusing specifically on the phylogeny of aggressive behavior will clarify this issue.

Acknowledgements We thank the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) for the doctoral scholarship to LAP and for the productivity fellowships to PBA and SS. We also thank our colleagues in the Carcinology Laboratory at UFSM (Universidade Federal de Santa Maria) for their help with fieldwork, the biologists Cadidja Coutinho and Alexandre V. Palaoro for their help with the experiments in Brazil and D. Leon for all the help with animal maintenance in Chile. Finally, we thank Dr. Luis Miguel Pardo, Director of the Laboratorio Costero de Recursos Acuáticos “Calfuco” da Universidad Austral de Chile, for allowing the use of the laboratory for experiments. All the experiments performed in this study are in accordance with current state and federal laws.

References

- Almerão M, Bond-Buckup G, Mendonça Jr MS (2010) Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. *Journal of Ethology* 28: 87–94. doi: 10.1007/s10164-009-0159-7
- Ameyaw-Akumfi C (1979) Appeasement displays in cambarid crayfish (Decapoda, Astacoidea). *Crustaceana* 5:135–141
- Archer J (1988). *The behavioural biology of aggression*. Cambridge: Cambridge University Press
- Atema J, Voigt R (1995) Behavior and sensory biology. In: Factor JR (ed.) *Biology of the lobster, Homarus americanus*. Academic Press, San Diego, pp. 313–348

- Ayres M, Ayres Jr M, Ayres DL, dos Santos AAS (2007) BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Bio-médicas. Pará
- Ayres-Peres L, Araujo PB, Santos S (2011) Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). J Crust Biol 31:379–388. doi: 10.1651/10-3422.1
- Ayres-Peres L, Coutinho C, Baumart JS, Gonçalves A S, Araujo PB, Santos S (2011a) Radio-telemetry techniques in study of movements and activity of freshwater Anomura in natural habitat. Nauplius 19:41–54
- Blanchard RJ, Blanchard DC (1981) The organization and modeling of animal aggression. In: Brain PF, Benton D (eds). The biology of aggression. Alphen aan den Rijn, Sijthoff and Noordhoff. pp.529–561
- Bond-Buckup G, Jara CG, Pérez-Losada M, Buckup L, Crandall K (2008) Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. Hydrobiologia 595:267–273
- Bond-Buckup G, Jara CG, Buckup L, Pérez-Losada M, Bueno AAP, Crandall KA, Santos S (2010) New species and new records of endemic freshwater crabs from the Atlantic Forest in Southern Brazil (Anomura: Aeglidae). J Crust Biol 30:495–502. doi: 10.1651/09-3186.1
- Brain PF (1981) Differentiating types of attack and defense in rodents. In: Brain PF, Benton D (eds). Multidisciplinary approaches to aggression research. Elsevier/North-Holland, Amsterdam. pp 53–58
- Breithaupt T (2001) Fan organs of crayfish enhance chemical information flow. Biol Bull 200:150–154
- Breithaupt T, Ayers J (1996) Visualization and quantitative analysis of biological flow fields using suspended particles. In: Lenz H, Hartline DK, Purcell JE, Macmillian

- DL. Zooplankton: Sensory Ecology and Physiology. Gordon & Breach. Amsterdam: pp. 117–129
- Breithaupt T, Ayers J (1998) Visualization and quantification of biological flowfields through video-based digital motion-analysis techniques. *Mar Freshw Behav Phy* 31:55–61. doi: 10.1080/10236249809387062
- Brooks DR, McLennan DH (1991) Phylogeny, ecology, and behavior: A research program in comparative biology. University of Chicago Press, Chicago
- Cenni F, Parisi G, Gherardi F (2010) Effects of habitat complexity on the aggressive behaviour of the American lobster (*Homarus americanus*) in captivity. *Appl Anim Behav Sci* 122:63–70. doi: 10.1016/j.applanim.2009.11.007
- Davis KM, Huber R (2007) Activity patterns, behavioral repertoires, and agonistic interactions of crayfish: A non-manipulative field study. *Behaviour* 144:229–247. doi: 10.1163/156853907779947300
- Di Fiore A, Rendall D (1994) Evolution of social organization: A reappraisal for primates by using phylogenetic methods. *Proc Natl Acad Sci* 91:9941–9945
- Dingle H (1983) Strategies of agonistic behavior in Crustacea. In: Rebach S, Dunham DW (eds). *Studies in adaptation: the behavior of higher Crustacea*. John Wiley & Sons, New York. pp. 85–111
- Feldmann RM (1984) *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglidae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. *New Zeal J Geol Geop* 27:379–385
- Feldmann RM, Vega FJ, Applegate SP, Bishop GA (1998) Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *J Paleontol* 72:79–90

- Francis RC (1988) On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology* 78:223–237. doi: 10.1111/j.1439-0310.1988.tb00233.x
- Goessmann C, Hemelrijk C, Huber R (2000) The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behav Ecol Sociobiol* 48:418–448. doi: 10.1007/s002650000222
- Harvey P, Pagel M (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford
- Hazlett BA (1968) Effects of crowding on the agonistic behavior of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ecology* 49:573–575
- Hemelrijk CK (2000) Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Anim Behav* 59:1035–1048. doi: 10.1006/anbe.2000.1400
- Hinde RA (1976) Interactions, relationships and social structure. *Man* 11:1–17. doi: 10.2307/2800384
- Hyatt GW (1983) Qualitative and quantitative dimensions of crustacean aggression. In: Rebach S, Dunham DW (eds). *Studies in adaptation: the behavior of higher Crustacea*. John Wiley & Sons, New York. pp. 113–139
- Jeng MS (1994) Effect of antennular and antennal ablation on pairing behaviour of snapping shrimp *Alpheus edwardsii* (Audouin). *J Exp Mar Biol Ecol* 179:171–178. doi: 10.1016/0022-0981(94)90112-0
- Karavanich C, Atema J (1998) Individual recognition and memory in lobster dominance. *Anim Behav* 56:1553–1560. doi: 10.1006/anbe.1998.0914
- Kravitz EA (1988) Hormonal control of behavior: amines and biasing of behavioral output in lobsters. *Science* 241:1775–1781. doi: 10.1126/science.2902685

- Livingstone MS, Harris-Warrick RM, Kravitz E (1980) Serotonin and octopamine produce opposite postures in lobsters. *Science* 208: 76–79. doi: 10.1126/science.208.4439.76
- Maynard Smith J, Prince GR (1973) The logic of the animal conflict. *Nature* 246: 15–18. doi: 10.1038/246015a0
- Miyatake T, Katayama K, Takeda Y, Nakashima A, Sugita A, Mizumoto M (2004) Is death-feigning adaptive? Heritable variation in fitness difference of death-feigning behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London* 271:2293–2296. doi:10.1098/rspb.2004.2858
- Molenock J (1976) Agonistic interactions of the crab *Petrolisthes* (Crustacea, Anomura). *Z Tierpsychol* 41:277–294. doi: 10.1111/j.1439-0310.1976.tb00483.x
- Ortmann AE (1902) The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proc. Am. Phil. Soc. Philadelphia* 41:267–400
- Otoni EB (1999) *EthoLog* (Versão 2.25) [Software de computador]. São Paulo, Brasil: University of São Paulo
- Otoni EB (2000) *EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions*. *Behav Res Meth Ins C* 32:446–449
- Parker GA (1974) Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J Theor Biol* 47:223–243
- Parra CA, Barría EM, Jara CG (2011) Behavioural variation and competitive status in three taxa of *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from two-community settings in Southern Chile. *New Zeal J Mar Fresh* 45:249–262. doi: 10.1080/00288330.2011.556651
- Pérez-Losada M, Jara C, Bond-Buckup G, Crandall KA (2002) Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglidae) freshwater crabs

- from Chile. J Crust Biol 22:304–313. doi: 10.1651/0278-0372(2002)022[0304:PRATSO]2.0.CO;2
- Pérez-Losada M, Jara C, Bond-Buckup G, Porter ML, Crandall KA (2002a) Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglidae. J Crust Biol 22:670–676. doi: 10.1651/0278-0372(2002)022[0670:PPOTFA]2.0.CO;2
- Pérez-Losada M, Bond-Buckup G, Jara CG, Crandall KA (2004) Molecular systematics and biogeography of southern South American freshwater. Syst Biol 53:767–780. doi: 10.1080/10635150490522331
- Popp JL, DeVore I (1979) Aggressive competition and social dominance theory: synopsis. In: Hamburg A, McCown ER (eds). The Great Apes. Menlo Park: Benjamin Cummings. pp. 317–338
- Ringuelet RA (1949) Consideraciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Aegla* Leach (Decápodos, Anomuros). Notas Mus La Plata, Zool 14:111–118
- Rubenstein DI, Hazlett BA (1974) Examination of the agonistic behaviour of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. Behaviour 50:193–216
- Sandeman DC (1989) Physical properties, sensory receptors and tactile reflexes of the antenna of the Australian freshwater crayfish *Cherax destructor*. J Exp Biol 141:197–217
- Santos S, Bond-Buckup G, Pérez-Losada M, Bartholomei-Santos ML, Buckup L (2009) *Aegla manuinflata*, a new species of freshwater anomuran (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters. Zootaxa 2088:31–40
- Schmitt W (1942) The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. Proc U S Natl Mus 91:431–520

- Smith MA, Dunham DW (1996) Antennae mediate agonistic physical contact in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 69:668–674
- Sneddon LU, Huntingford FA, Taylor AC (1997) The influence of resource value on the agonistic behaviour of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Mar Freshw Behav Physiol* 30:225–237. doi: 10.1080/10236249709379027
- Sokolowicz CC, Ayres-Peres L, Santos S (2007) Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Iheringia, Sér Zool* 97: 235–238. dx.doi.org/10.1590/S0073-47212007000300002
- Sturmbauer C, Levington JS, Christy J (1996) Molecular phylogeny of fiddler crabs: test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 10855–10857
- Thierry B (2004) Social epigenesis. In: Thierry B, Singh M, Kaumanns W (eds). *Macaque societies: a model for the study of social organization*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 267–290
- Tierney AJ, Godleski MS, Massanari JR (2000) Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. *J Crust Biol* 20:54–66. doi: 10.1651/0278-0372(2000)020[0054:CAOABI]2.0.CO;2
- Warren AH, Saltzman L, Buckholt MA, Mathews LM (2009) Agonistic interactions differ by sex and season in the crayfish *Orconectes quinebaugensis*. *J Crust Biol* 29:484–490. doi: 10.1651/08-3092.1
- Wilson EO (1975) *Sociobiology*. Massachusetts: Belknap Press of Harvard University, Cambridge
- Wittenberger JF (1981) *Animal social behavior*. Duxbury Press, Boston

Table 1 Measurements of cephalothorax length (CL - mm), including minimum, maximum, and mean values and standard deviations for *A. abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* and *A. manuinflata*

Species	Size (CL - mm)	Minimum	Maximum	Mean \pm sd
<i>A. abtao</i>		15.30	19.35	17.40 \pm 1.29
<i>A. d. denticulata</i>		12.41	19.13	14.63 \pm 2.09
<i>A. longirostri</i>		14.27	20.84	18.48 \pm 1.77
<i>A. manuinflata</i>		14.04	20.51	17.06 \pm 2.30

Table 2 Duration of aggressive acts executed during agonistic intraspecific encounters (1st, 2nd and 3rd encounters) of *A. abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* and *A. manuinflata*

Duration (% in s) of acts in aggressive encounters	<i>A. abtao</i>	<i>A. d. denticulata</i>	<i>A. longirostri</i>	<i>A. manuinflata</i>
Intensity: -2				
Be pulled (grabbed with the cheliped)	10.2	1.3	6.7	10.1
Be pushed/turned/climbed by the opponent	1.8	11.9	1.4	0.1
Flee/hit with the abdomen	1.5	2.8	2.0	1.7
Intensity: -1				
Be touched	6.4	11.4	4.1	2.2
Withdraw	0.9	5.0	0.9	0.9
Intensity: zero				
Absence of movement	11.6	18.2	2.9	5.0
Intensity: 1				
Activity (walk/climb the arena)	0.0	1.1	0.3	0.2
Intensity: 2				
Approaching /face to face	3.5	9.1	1.4	2.8
Intensity: 3				
Hit with the cheliped	5.6	11.4	4.1	2.2
Whip/touch with the antennae	1.1	1.9	5.8	6.1
Chase	0.2	1.5	0.6	0.2
Intensity: 4				
Fight/catch and hold with the cheliped	54.6	12.4	54.5	67.6
Push/going up/turn the opponent	1.8	11.9	1.4	0.1
Intensity: 5				
Intense combat	0.8	0.0	13.8	0.8

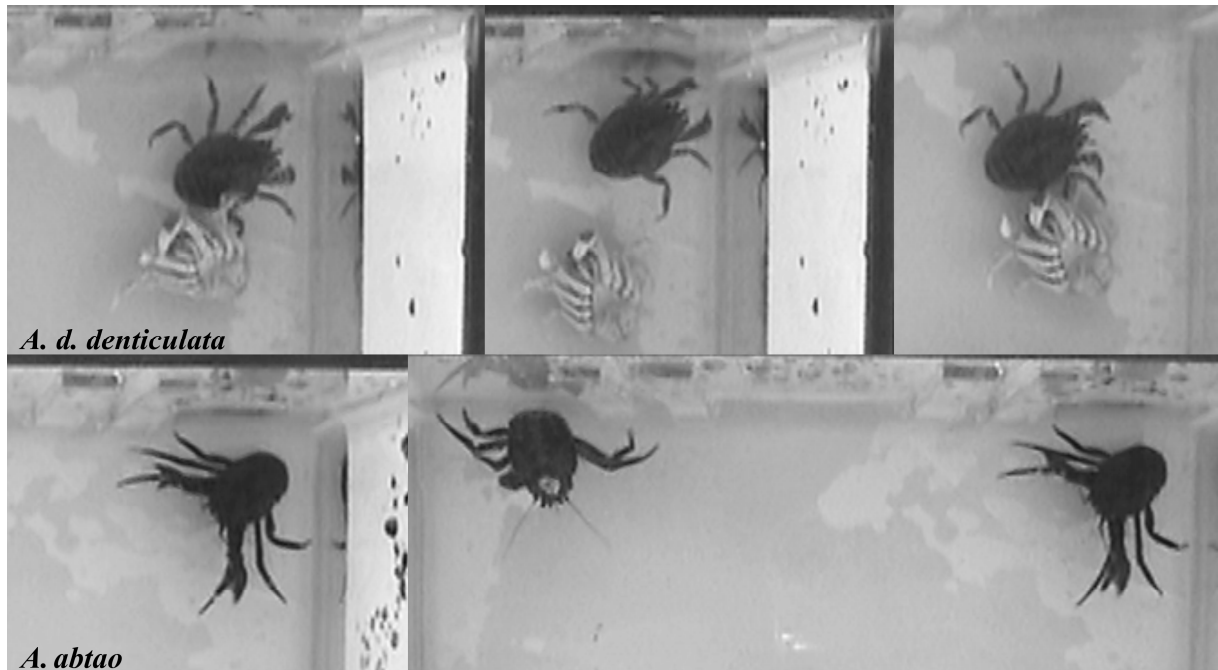


Fig. 1 Images taken from filming of confrontations between aeglids. Thanatosis behavior (feigning death) in *A. d. denticulata* (same individual in all images) and aggressive posture in *A. abtao* (same individual in both images, in the second image he appears with the other combatant)

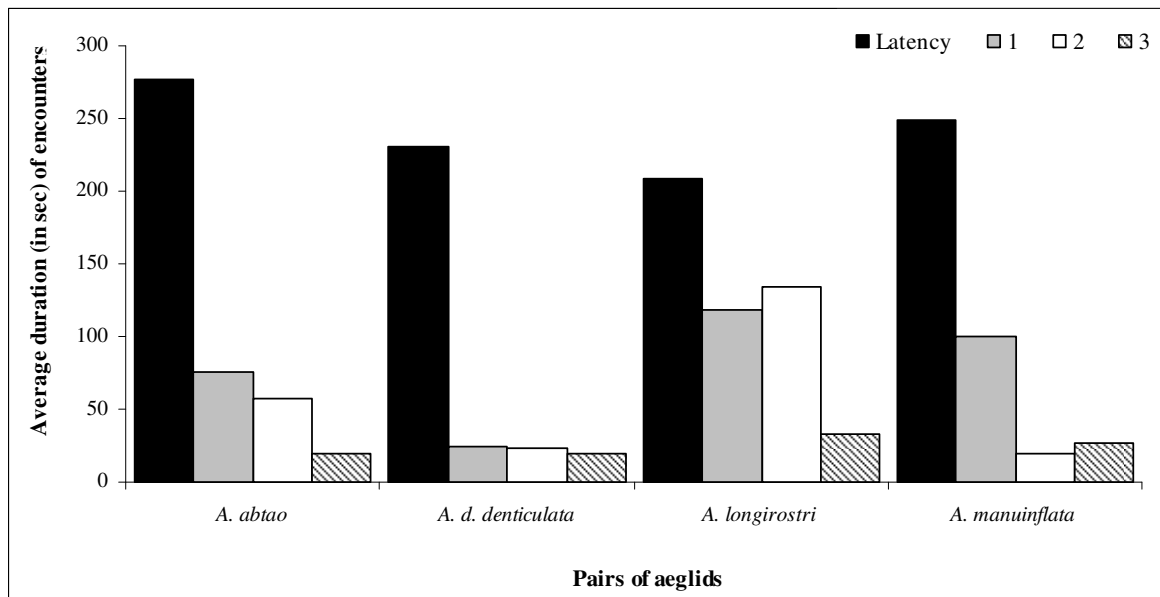


Fig. 2 Average duration (in seconds) of the analyzed periods (latency period, 1st, 2nd and 3rd aggressive encounters) for *Aegla abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* and *A. manuinflata*

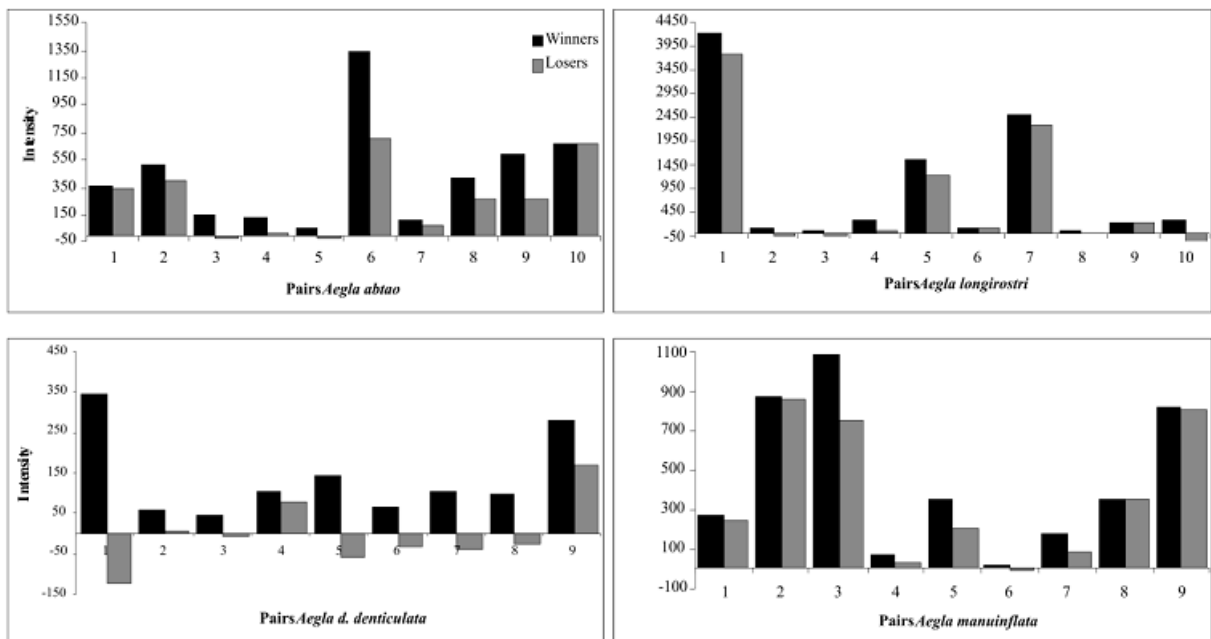


Fig. 3 Total values of intensities (sums) of aggressive encounters between pairs of *A. abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* and *A. manuinflata*. Note that the figures have different scales

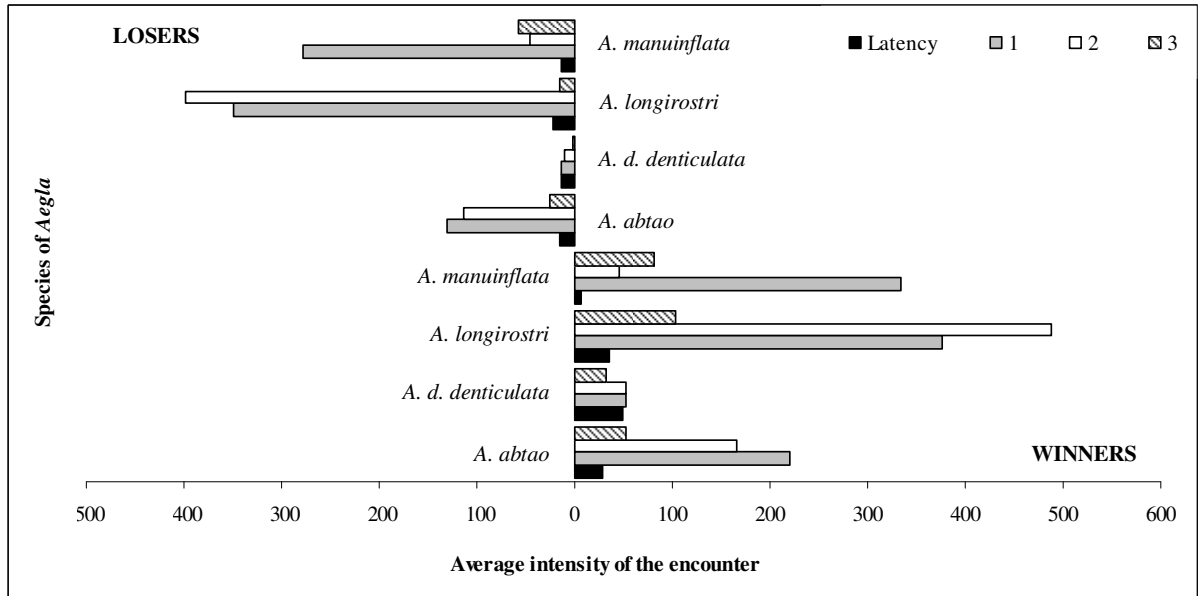


Fig. 4 Average of the intensities of aggression for all observation periods (latency period, 1st, 2nd and 3rd encounters) for winners and losers of *A. abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* and *A. manuiinflata*

Capítulo III:

“As fêmeas de eglídeos (Crustacea, Anomura) são
agressivas?”

Artigo redigido nas normas da Revista Iheringia, Série Zoologia.

Ayres-Peres, L.; P.B. Araujo & S. Santos. As fêmeas de eglídeos (Crustacea, Anomura) são agressivas?. **Iheringia, Série Zoologia.**

As fêmeas de eglídeos (Crustacea, Anomura) são agressivas?

Luciane Ayres-Peres¹, Paula B. Araujo¹ & Sandro Santos²

1. PPG em Biologia Animal, Laboratório de Carcinologia, Instituto de Biociências/
Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Avenida Bento
Gonçalves, 9500. Prédio 43455. Bairro Agronomia. CEP: 91591-970. Porto Alegre, RS,
Brasil. (lucianeayres@hotmail.com)

2. Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria. Avenida Roraima,
1000. Bairro Camobi. CEP: 97015-900. Santa Maria, RS, Brasil.

ABSTRACT

Aggression between female is assumed to be subtle or inconspicuous and had been little studied. The aim of the present study was to analyze the aggressive patterns of *Aegla longirostri* and *A. manuinflata* females, comparing with data already known for aeglid males. The animals were collected on field and maintained for one week on acclimation at individual fishbowls without any contact with other individuals. Ten pairs of females of each species were observed concerning intraspecific interactions. The animals were videotaped for 20 minutes and from these records it was recognized and analyzed four periods: latency to first aggressive encounter, 1st, 2nd and 3rd aggressive encounter. The duration and intensity of encounters were evaluated between species and also among the analyzed periods. The latency period was longer than any other encounter and the first encounter was in average longer than the others. *Aegla longirostri* did not show significant difference among the four analyzed periods and was the most aggressive species; as for *A. manuinflata* it showed significant difference among the latency period and among the 2nd and 3rd aggressive encounters. For both species the most frequent act was fighting and/or holding or catching with cheliped, followed by the use of antennae. With this study we made clear that aeglid females are aggressive and this aggressiveness can reach high levels, overcoming sometimes that observed on males. The patterns found herein are very similar to those described for aeglid males, observing, including females of *A. longirostri* are more aggressive than females of *A. manuinflata*.

KEYWORDS. Aeglidae, agonistic behavior, comparison between sexes.

RESUMO

A agressão entre fêmeas é assumida como sendo sutil ou inconspícua e tem recebido relativamente pouca atenção. O objetivo do presente estudo foi analisar os padrões agressivos de fêmeas de *Aegla longirostri* e *A. manuinflata*, comparando com o que já é conhecido para machos de eglídeos. Os animais foram coletados em campo e mantidos por uma semana em aclimatação em aquários individuais sem contato com outros indivíduos. Dez pares de fêmeas de cada espécie foram pareadas para a observação de interações intra-específicas. Os animais foram filmados durante 20 minutos e a partir dessas filmagens foram reconhecidos e analisados quatro períodos: latência para o primeiro encontro agressivo, 1º, 2º e 3º encontro agressivo. Foram avaliadas duração e intensidade dos encontros entre as espécies e também entre os períodos analisados. O período de latência foi mais longo do que qualquer encontro e o primeiro foi, em média, mais longo que os demais. *Aegla longirostri* não apresentou diferença significativa entre os quatro períodos analisados e se mostrou a espécie mais agressiva, já *A. manuinflata* apresentou diferença significativa entre o período de latência e entre o 2º e 3º encontros agressivos. Para ambas as espécies o ato mais freqüente foi o de lutar e/ou prender e agarrar com o quelípodo, seguido pelo uso das antenas. Com esse estudo evidenciamos que fêmeas de eglídeos são agressivas e que tal agressividade pode chegar a altos níveis, por vezes, superando a agressividade observada em machos. Os padrões encontrados aqui são muito semelhantes àqueles descritos para machos de eglídeos, observando-se, inclusive que as fêmeas de *A. longirostri* são mais agressivas que as fêmeas de *A. manuinflata*.

PALAVRAS-CHAVE. Aeglidae, comportamento agonístico, comparação entre sexos.

A agressão é amplamente considerada como um importante componente do repertório comportamental dos animais, tendo efeitos fortes e persistentes em vários traços relacionados à aptidão (WHILE *et al.*, 2009). Na maioria das espécies, a motivação para adquirir e manter certo nível social e, assim, repetidamente entrar em interações agonísticas é a aquisição e a defesa de recursos, tais como tocas ou potenciais parceiros para o acasalamento (DELAGO & AONUMA, 2006).

Existe um crescente interesse em compreender o papel, a função e o mecanismo da agressão entre fêmeas. A mesma pode desempenhar um papel importante na reprodução e, por vezes resultar na ocorrência de injúrias sérias ou fatais (OSTERMEYER, 1983; FIRESTONE *et al.*, 1991). Tem sido argumentado que uma das principais funções da agressão entre as fêmeas é a manutenção da estrutura social (KLEIMAN, 1977; FLOODY, 1983). Porém, segundo GILL *et al.* (2007), a agressão feminina é assumida como sendo sutil ou inconspícua e tem recebido relativamente pouca atenção.

Em muitas espécies sexualmente dimórficas os machos têm armamentos grandes e imponentes (ANDERSSON, 1994) e lutam para adquirir e manter territórios que, em última análise, dão acesso às fêmeas (EMLEN, 2008). Em tais circunstâncias, as fêmeas freqüentemente vivem dentro dos territórios dos machos (LOPEZ & MARTIN, 2002) ou em áreas somente de fêmeas, as quais são segregadas das áreas ocupadas por machos reprodutivamente ativos (RUCKSTUHL, 2007). Nesses casos, as fêmeas não competem diretamente com machos por espaço ou recursos e, nesse contexto, não participam da defesa e aquisição do território, não implicando em custos para elas em produzir armamentos (MARRA, 1999).

Embora não seja tão extensivamente estudada ou conhecida como a agressão que ocorre entre os machos (SKOG, 2009), existem estudos sobre a agressão feminina em espécies de vertebrados e invertebrados. As fêmeas de primatas são agressivas com

outros grupos quando os recursos são limitados e são agressivas dentro dos grupos apenas quando os recursos limitantes são agregados (ISBELL, 1991). A agressão entre fêmeas em ratazanas e outros pequenos mamíferos pode ser influenciada por uma série de fatores, que incluem territorialidade e recursos alimentares (Yoder *et al.*, 1997; KOSKELA *et al.*, 1997), acasalamento (MARCHIEWSKA-KOJ *et al.*, 1989), prole (HELSE & LIPPKE, 1997) e estado reprodutivo. A agressão co-específica pode ser um traço comportamental ecologicamente importante para fêmeas de lagartos *Egernia whitii* (Lacépède, 1804), que através de seus efeitos sobre o desenvolvimento e manutenção de estratégias sociais (incluindo cuidado parental), tem função de mediar o sucesso reprodutivo (WHILE *et al.*, 2007). As fêmeas do camaleão *Bradypodion pumilum* (Gmelin, 1789), apresentam agressividade como forma de rejeição a machos durante a corte (STUART-FOX & WHITING, 2005).

A agressão também foi descrita para as fêmeas de invertebrados. Observações de campo indicam que fêmeas de *Brachypelma vagans* (Ausserer, 1875) (Araneae) durante o forrageamento podem entrar nas tocas de co-específicos e atacar os residentes (DOR *et al.*, 2008); em *B. albopilosa* (Valerio, 1980) elas são capazes de modular seu comportamento agressivo de acordo com o estado nutricional e, em particular, os níveis de lipídios circulantes (TRABALON, 2011). Além disso, também foi relatada agressão entre fêmeas de moscas da fruta, *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (NILSEN *et al.*, 2004) e grilos, *Gryllus bimaculatus* De Geer, 1773 (DELAGO & AONUMA, 2006).

Entre os crustáceos, diversos estudos foram conduzidos avaliando a agressividade de machos (GUIASU & DUNHAM, 1997; KARAVANICH & ATEMA, 1998, ZULANDT SCHNEIDER *et al.*, 2001; DAWS *et al.*, 2002; AYRES-PERES *et al.*, 2011), porém, a avaliação da agressividade entre fêmeas é pouco freqüente e geralmente abordada em conjunto com os machos, não sendo realizados estudos de forma

sistemática e descritiva. TIERNEY *et al.* (2000) avaliaram o comportamento agressivo de machos e fêmeas de quatro espécies de lagostins (*Orconectes rusticus* (Girard, 1852), *O. propinquus* (Girard, 1852), *O. immunis* (Hagen, 1870) e *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852)) e não observaram diferenças entre os sexos. WARREN *et al.* (2009), avaliando *O. quinebaugensis* Matthews & Warren, 2008 verificaram que as fêmeas também podem ter razões para investir em interações de dominância que, como os machos, estão ligadas às vantagens reprodutivas que podem receber. Na lagosta *Homarus americanus* H. Milne-Edwards, 1837, a agressão é semelhante em ambos os sexos, com padrões idênticos de comportamento durante as lutas (SCRIVENER, 1971). Relatos sugerem que as lagostas ovígeras são mais agressivas e com maior intensidade do comportamento agressivo do que as não ovígeras (CROMARTY *et al.*, 1998; MELLO *et al.*, 1999). Além desses estudos, cabe ressaltar que em fêmeas do caranguejo *Necora puber* (Linnaeus, 1767) as lutas não se tornam mais intensas e duradouras quando os competidores são de tamanhos semelhantes (THORPE *et al.*, 1994).

Recentemente foi descrito o comportamento agressivo de machos de *Aegla longirostri* Bond-Buckup & Buckup, 1994, os quais entram em interações agressivas mesmo na ausência de recursos óbvios. Geralmente os confrontos iniciam com aproximação e uso das antenas, progredindo até o confronto intenso, no qual, todo o corpo do animal é utilizado, porém injúrias não foram relatadas (AYRES-PERES *et al.*, 2011).

O objetivo do presente estudo é comparar os padrões agressivos de fêmeas de *A. longirostri* e *A. manuinflata* Bond-Buckup & Santos, 2009, comparando com o que já se conhece para machos de eglídeos. Com isso, se testará a hipótese de que fêmeas de eglídeos são menos agressivas do que machos das mesmas espécies, visto que,

geralmente machos investem mais em interações agressivas devido à competição por parceiros sexuais.

MATERIAL & MÉTODOS

Dez pares de fêmeas de *A. longirostri*, coletadas em um tributário do Rio Vacacaí-Mirim, Bacia do Rio Jacuí, em Santa Maria, Brasil (29°40'13"S; 53°45'44"W) e dez pares de fêmeas de *A. manuinflata*, coletadas no Arroio Passo da Taquara, Bacia do Rio Uruguai, em São Pedro do Sul, Brasil (29°36'01"S; 54°10'37"W), foram utilizadas no presente estudo para a realização de confrontos intra-específicos. Amostragens foram realizadas através do uso de armadilhas, coleta manual e/ou rede.

Os animais foram mantidos em aclimatação segundo AYRES-PERES *et al.* (2011). As fêmeas, em estágio de intermuda, não tiveram sua maturidade sexual determinada. Os animais foram mantidos sob temperatura da água ($18,0 \pm 2,3$) e fotoperíodo (12L:12E) controlados durante uma semana, em aquários individuais (15x10,5x10 cm), sem nenhuma forma de contato com os demais indivíduos. O período de uma semana foi adotado para minimizar o efeito da experiência prévia, como testado para *A. longirostri* (AYRES-PERES *et al.*, 2011); durante esse período os animais foram mantidos com aeração constante, e alimentados a cada 48h com pedaços de filé de peixe, sendo alimentados pela última vez 48h antes da realização dos experimentos.

Cada indivíduo, com apêndices íntegros (antenas e pereiópodos) foi utilizado somente uma vez. Medidas do comprimento do cefalotórax (CC - mm) foram obtidas usando um paquímetro digital (0,01mm de precisão). Após a realização de cada experimento, os animais foram novamente isolados em seus aquários por uma semana. Os animais que sofreram muda ou morreram durante esse período foram excluídos das

análises. Todos eglídeos foram alimentados ao final dos experimentos e liberados em seu hábitat original após a finalização dos testes.

Os experimentos foram realizados durante a fotofase escura usando lâmpadas vermelhas, visto que, eglídeos apresentam hábitos preferencialmente noturnos (SOKOLOWICZ *et al.*, 2007; ALMERÃO *et al.*, 2010; AYRES-PERES *et al.*, 2011a).

Avaliação do comportamento

Para os confrontos intra-específicos, tomou-se o cuidado de que as duplas não apresentassem variação superior a de 1 mm no CC. Os animais mediram em média $15,25 \pm 1,51$ mm de CC (*A. longirostri* - média = $16,16 \pm 1,61$ mm; *A. manuinflata* - média = $14,34 \pm 0,60$ mm). Cada dupla foi colocada em uma arena de vidro (20x12x13 cm, sem aeração e substrato no fundo) que apresentava duas divisórias opacas, separando a mesma em três compartimentos de iguais dimensões; nos compartimentos da direita e da esquerda foram colocados os animais da dupla, diferenciados através de uma marca de tinta não-tóxica no cefalotórax e quelípodo de um dos indivíduos. Após 20 minutos as divisórias foram removidas e os eglídeos foram filmados pelos próximos 20 minutos (metodologia segundo AYRES-PERES *et al.*, 2011).

Análises

As observações foram divididas em quatro períodos: latência para o primeiro encontro agressivo, 1º, 2º e 3º encontro agressivo. Os mesmos foram definidos da seguinte maneira: cada encontro foi iniciado quando um animal se aproximou do outro (GOESSMANN *et al.*, 2000), e os mesmos foram considerados como completos quando um indivíduo executou um dos seguintes atos: afastar, fugir ou bater com o abdome (“tailflip”), todos com escores negativos (-1 e -2) (ver abaixo), ou quando as fêmeas pausaram por 5 ou mais segundos durante a interação agressiva.

Com a finalidade de quantificar os atos comportamentais, foi utilizada a descrição dos atos realizada para *A. longirostri* (AYRES-PERES *et al.*, 2011). Os períodos citados acima foram analisados, a cada segundo, no Programa Etholog (OTONI, 1999; 2000); para cada segundo e cada animal foi definido um “nível agonístico”, através da tabela de escores elaborada por AYRES-PERES *et al.* (2011). Nessa tabela cada ato realizado pelos combatentes corresponde a um escore, que varia de -2 (fuga) a 5 (combate intenso). Um nível agonístico total foi calculado através da soma das intensidades para cada encontro agressivo e cada animal. As fêmeas com maior valor total de intensidade agressiva foram consideradas vencedoras (KARAVANICH & ATEMA, 1998; AYRES-PERES *et al.*, 2011). Como forma de reduzir os erros do observador, o mesmo investigador analisou todos os dados coletados a partir dos vídeos.

As análises estatísticas foram realizadas usando o programa BioEstat (AYRES *et al.*, 2007). A duração do período de latência e dos encontros agressivos (1º, 2 e 3º) entre *A. longirostri* e *A. manuinflata* foi avaliada pelo teste Mann Whitney (Teste “U”, $p < 0,05$), e entre os períodos avaliados, dentro de cada espécie, pelo teste Kruskal-Wallis (Teste “H”, $p < 0,05$; com Teste de Dunn para comparação da média dos postos). Para avaliar a intensidade dos períodos acompanhados, foram comparados os valores de vencedores e perdedores, para cada espécie (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) e entre elas (Mann Whitney, $p < 0,05$).

Uma regressão linear múltipla ($p < 0,05$) foi realizada para verificar se houve relação entre a duração e a intensidade dos encontros agressivos, para vencedores e perdedores de cada espécie, com o período de latência (período anterior aos confrontos). Também foi avaliado se as fêmeas apresentavam alternância da dominância entre cada encontro, verificando se a condição de vencer o primeiro encontro afetava o resultado final dos embates.

RESULTADOS

Comportamento agonístico

Das dez duplas de cada espécie, apenas uma de cada não iniciou interações agonísticas. Porém, cabe ressaltar que em *A. longirostri*, enquanto um animal da dupla permaneceu praticamente todo tempo sem deslocamento (1199 de 1200 segundos), o outro passou a maior parte do tempo em deslocamento pela arena (968 segundos). Fêmeas da dupla de *A. manuinflata* permaneceram quase todo tempo paradas, muito próximas uma da outra.

Duração dos encontros

A duração dos períodos observados mostra que o período de latência foi mais longo do que qualquer encontro agressivo e o primeiro encontro foi em média mais longo que os demais (Fig. 1). Diferença significativa entre a duração dos encontros ($p < 0,05$) entre as espécies foi verificada apenas no segundo encontro, com os de *A. longirostri* sendo mais longos (*A. longirostri* – média= $39,3 \pm 61,9$, e *A. manuinflata* – média= $23,2 \pm 54$). As duplas de *A. longirostri* não apresentaram diferença significativa entre os quatro períodos analisados. Já *A. manuinflata* apresentou diferença significativa entre o período de latência (média= $372,9 \pm 361$) e o 2º (média= $23,2 \pm 54$) ($Z=4,53$; $p < 0,05$) e o 3º (média= $29,4 \pm 61,4$) ($Z=3,86$; $p < 0,05$) encontros agressivos.

Intensidade agressiva

Foi verificada a intensidade para vencedores e perdedores dos confrontos entre as fêmeas de eglídeos (Fig. 2 e 3). Diferença significativa ocorreu no 2º encontro entre os vencedores ($p=0,031$), com *A. longirostri* apresentando intensidade média de agressividade $124 \pm 230,7$ comparada com $77,7 \pm 200$ de *A. manuinflata*. Entre as duplas de *A. longirostri* houve uma grande variação na intensidade da agressão, enquanto em *A. manuinflata* as duplas apresentam um padrão similar (Fig. 3).

A maior intensidade absoluta (somatório) foi atingida por um perdedor de *A. longirostri*, com valor de 1080 e para *A. manuinflata* foi de um vencedor, com 672. Para *A. longirostri* não houve diferença significativa da intensidade entre os períodos tanto para vencedores como para perdedores, enquanto para *A. manuinflata* houve diferença significativa entre o período de latência (intensidade média=12,6±22,1) com o 1º encontro agressivo (intensidade média=222,7±118,8) ($Z=3,66$, $p<0,05$) e entre o 1º e o 2º (intensidade média=77,7± 200) ($Z=3,25$, $p<0,05$), para os vencedores. Entre os perdedores, nas seguintes relações: período de latência (intensidade média=14,4±16,6) x 1º (intensidade média=184,3±106,7) ($Z=2,86$, $p<0,05$); 1º x 2º (intensidade média=43±104,3) ($Z=3,10$, $p<0,05$) e 1º x 3º (intensidade média=74± 191,8) ($Z=2,75$, $p<0,05$); com o 1º encontro sempre sendo o mais agressivo tanto para vencedores como para perdedores.

Regressão Múltipla

Não houve relação entre a duração e a intensidade do período de latência com os encontros agressivos.

Alternância de Dominância

Houve uma baixa frequência na reversão da dominância. A fêmea que venceu o primeiro encontro, conseqüentemente teve uma tendência maior de tornar-se a vencedora final. *Aegla longirostri* apresentou 16,7% de reversão e em 88,9% dos confrontos o vencedor do primeiro encontro foi o vencedor final, já para *A. manuinflata*, houve 17,6% de reversão e em 100% dos casos a fêmea que venceu o primeiro encontro foi considerada vencedora final.

Frequência dos atos agonísticos

As fêmeas das duas espécies apresentaram um padrão muito similar dos atos executados (Tab. I). Para ambas, o ato mais freqüente foi o de lutar e/ou prender e/ou

agarrar com o quelípodo, com 54,9% para *A. longirostri* e 58,0% para *A. manuinflata*. Utilizaram em alta frequência as antenas (*A. longirostri* – 10,4% e *A. manuinflata* – 9,4%), sendo o segundo ato mais executado e em baixa frequência, atos de intensidade alta (5), com 2,6% de combate intenso.

DISCUSSÃO

A importância da agressão das fêmeas na formação de parâmetros sociais e reprodutivos ligados a processos de grande escala em populações naturais tem ganhado progressiva atenção (SANDELL & SMITH, 1997; SANDELL, 2007; SMITH & BLUMSTEIN, 2008, SKOG, 2009). Contribuindo com esse conhecimento, no presente estudo com as fêmeas de eglídeos, foi observado que as mesmas demonstraram ser agressivas e seus atos foram idênticos àqueles descritos para machos de *A. longirostri*, em experimentos realizados nas mesmas condições (AYRES-PERES *et al.*, 2011). Esse padrão similar de agressividade foi encontrado em ermitões (HAZLETT, 1966; WINSTON & JACOBSON, 1978; GHERARDI & ATEMA, 2005), juvenis dos lagostins *Cherax cuspidatus* Riek, 1969 e *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (PAVEY & FIELDER, 1996; FIGLER *et al.*, 1999, respectivamente), assim como em quatro espécies de lagostins (TIERNEY *et al.*, 2000). Por outro lado, as comparações dos confrontos em *D. melanogaster* revelaram que, embora muitos módulos que compõem o comportamento da luta sejam semelhantes em confrontos de machos e fêmeas, alguns componentes seletivos de machos e de fêmeas existem (NILSEN *et al.*, 2004). Nesse contexto, os escassos resultados disponíveis sugerem que a similaridade de atos executados entre machos e fêmeas de eglídeos parece ser um padrão comum entre os crustáceos: qualificados de forma semelhante, mas com quantificação diferenciada e dependente da condição do animal (fêmeas ovígeras e não ovígeras, por exemplo).

Ocorreram interações agressivas em nove dos dez pareamentos realizados para cada espécie. Porém, é importante mencionar que em *A. longirostri* um dos animais da dupla apresentou forte deslocamento, quase não o cessando, o que poderia ser uma declaração de dominância, através de estímulos físicos e químicos liberados no meio (DERBY, 1989; CATE & DERBY, 2002; HERBERHOLZ, 2007). A dupla de *A. manuinflata* que não interagiu agressivamente permaneceu muito próxima, mostrando que a proximidade física nem sempre desencadeia uma resposta agressiva.

As duas espécies de eglídeos gastaram um longo tempo para iniciar as interações agonísticas (período de latência) (294,7 segundos para *A. longirostri* e 372,9 segundos para *A. manuinflata*), superior ao tempo que foi observado para os machos dessa dessas espécies (208,9 para *A. longirostri* e 248,4 para *A. manuinflata*) (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II). Acredita-se que o período de latência sirva para um reconhecimento entre os indivíduos, uma vez que o fluxo de água é muito eficaz na dispersão de moléculas de odor e os animais podem influenciar o fluxo em sua vizinhança imediata utilizando ondas e batidas com as antenas ou maxilípodos (BREITHAUPT, 2001). De acordo com HERBERHOLZ (2007) muitos crustáceos possuem numerosos mecanorreceptores em quase todo corpo, os quais são sensíveis ao toque (estímulo tátil) ou ao movimento da água (estímulo mecânico). Além disso, os crustáceos recebem entrada de sinais quimiosensoriais de células que estão localizadas em quase toda superfície do copo (DERBY, 1989, CATE & DERBY, 2002). Alguns apêndices podem ter gerado correntes (água e urina) que tem a função de sinalizar a respeito da motivação agressiva dos indivíduos (BREITHAUPT & AYERS, 1996, 1998; BREITHAUPT, 2001), de maneira que o período de latência sirva para o reconhecimento entre os animais e a tomada de estratégias para o confronto. Ainda nesse sentido, BERRY & BREITHAUPT (2010), observaram que as fêmeas liberam urina com uma duração semelhante, independente de

seu “status” de dominância, em uma luta ou se ela estava envolvida em interações reprodutivas.

Em relação aos encontros agressivos, *A. longirostri* interagiu por mais tempo nos três encontros em comparação às fêmeas de *A. manuinflata*. Esse padrão é similar ao observado em machos dessas espécies (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II). No entanto, em *A. longirostri* os dois primeiros encontros entre as fêmeas duraram cerca de metade do tempo do que os realizados entre machos, e o oposto foi verificado no terceiro encontro. As fêmeas de *A. manuinflata*, mostraram o primeiro encontro com cerca de metade da duração do que entre os machos, e o 2° e 3° encontros realizados pelas fêmeas foram 1 a 2 segundos mais longos. Dessa maneira, geralmente machos investem mais tempo na agressão do que as fêmeas, mas tal condição pode ser alterada nos últimos encontros.

O primeiro encontro foi o mais longo para as duas espécies (cerca de 70 segundos), com o segundo tendo menor duração que o terceiro. Apesar de mais longo que os demais, o 1° encontro em fêmeas de *Aegla* durou menos do que o 1° encontro de fêmeas de *H. americanus* com duração média em torno de 206 segundo (ATEMA *et al.*, 1999), 250 segundos para interações entre machos e fêmeas (BERKEY & ATEMA, 1999) e 457 segundo em interações entre machos (KARAVANICH & ATEMA, 1998). Lagostins avaliados em ambiente natural geralmente apresentaram uma menor duração das lutas, com a média da duração de todos os encontros em torno de 5,3s em *O. virilis* (Hagen, 1870) e *O. rusticus* (BERGMANN & MOORE, 2003) sem distinção entre os sexos. Em outro estudo com *O. rusticus* a duração média foi 23,7s. (DAVIS & HUBER, 2007), mesmo assim, mais baixa do que em *Aegla*. De acordo com BERGMAN & MOORE (2003), a intensidade e a duração das lutas estão correlacionadas com a disponibilidade de recursos. Embora nos experimentos realizados com machos (AYRES-PERES *et al.*,

Capítulo II) e fêmeas (presente estudo), nenhum recurso óbvio estivesse envolvido, é possível que a resposta apresentada esteja relacionada à realidade encontrada no ambiente natural, onde, além de competir por recursos como alimento e abrigo, os machos também competem pelo parceiro sexual, assim, explicando a sua maior agressividade. Eglídeos e lagostins vivem em ambientes semelhantes, cuja turbulência da água pode ser um fator facilitador da troca de sinais químicos. Possivelmente devido às características ambientais que relacionam esses animais, seus confrontos sejam mais curtos do que os observados em animais marinhos, como *H. americanus*.

As fêmeas das duas espécies apresentaram um padrão similar de intensidade agressiva, com o primeiro encontro além de mais longo, sempre sendo o mais intenso, tanto em vencedores como em perdedores. Machos de *A. longirostri* e *A. manuinflata* apresentaram o primeiro encontro, para vencedores e perdedores, com maior intensidade agressiva do que as fêmeas (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II), porém, no terceiro encontro, as fêmeas vencedoras e perdedoras foram mais agressivas que os machos nas mesmas condições. As fêmeas sendo agressivas também foram observadas por MILNER *et al.* (2010) estudando o caranguejo *Uca annulipes* H. Milne Edwards, 1837, os autores observaram que, apesar de fêmeas terem quelípodos pequenos elas são tão capazes quanto os machos bem armados na aquisição e posse de tocas e territórios, fêmeas são agressivas, mas em menor proporção, e nos casos em que elas foram agressivas com machos, provavelmente envolviam machos pequenos. Já DELAGO & AONUMA (2006) verificaram que depois de uma luta entre grilos, *G. bimaculatus*, os perdedores geralmente tornam-se menos propensos a entrar em mais interações agonísticas, enquanto os vencedores tornam-se mais agressivos e mais predispostos a atacar novamente. Ainda, segundo os autores, um efeito perdedor claro foi observado, mas a

maioria das fêmeas dominantes não escalaram a altas intensidades agressivas no segundo encontro.

Diferença na agressividade entre os sexos foi observada em alguns grupos de crustáceos. Interações fêmea-fêmea entre eglídeos apresentaram o primeiro encontro sempre menos agressivo do que nas interações macho-macho e no terceiro encontro, interações entre as fêmeas sempre foram mais agressivas, porém, quando avaliado o total dos três encontros, machos foram mais agressivos (fêmeas de *A. longirostri* = 996,1 e machos = 1730,6; fêmeas de *A. manuinflata* = 709,6 e machos = 842,7) (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II). Possivelmente, como será mencionado a seguir, os recursos são mais valiosos para os machos e as fêmeas evitam injúrias mais graves, dirigindo energia para outros comportamentos, dessa forma, geralmente apresentando confrontos menos intensos. Para o lagostim *P. clarkii* foi demonstrado que o “status” reprodutivo da fêmea influencia a agressão relacionada com o abrigo (HUNER, 1994), as fêmeas ovígeras ou aquelas que estão prestes a liberar a prole que estão guardando um abrigo mostram uma vantagem significativa contra machos ou fêmeas não maternas intrusas nas lutas pelos mesmos (FIGLER *et al.*, 1995, 1997). Em estudo com a lagosta *Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758), SKOG (2009) encontrou que lutas envolvendo fêmea-fêmea (não ovígeras) atingem um nível mais alto de agressão do que combates entre machos. Já BERRY & BREITHAUP (2010), observaram que lutas entre machos do lagostim *P. leniusculus* foram mais agressivas do que entre fêmeas e lutas entre macho-fêmea. As fêmeas foram sempre subordinadas em lutas mistas, provavelmente, devido ao menor tamanho do quelípodo.

No presente estudo, observou-se que o primeiro encontro foi indicativo da capacidade de se tornar o vencedor final, para as duas espécies. As fêmeas formaram hierarquias relativamente estáveis, com baixa taxa de reversão dos resultados dos

encontros em torno de 17% para ambas as espécies. Distinto do observado por NILSEN *et al.* (2004) que, ao contrário do que havia sido observado nos combates entre machos de *D. melanogaster*, as fêmeas não formaram relações de dominância forte nas lutas. Nas fêmeas de grilos, *G. bimaculatus*, normalmente as lutas escalaram de uma maneira estereotipada até uma relação de subordinado/dominante ser estabelecida e apenas uma pequena porcentagem (~20%) das fêmeas recuaram sem lutar ou apresentar motivação agressiva (DELAGO & AONUMA, 2006). Em primatas, a agressão entre fêmeas dentro de grupos freqüentemente resulta em hierarquias de dominância claramente definidas, o que garante que os grandes grupos tenham acesso a recursos à custa de pequenos grupos (ISBELL, 1991). Já machos de *A. longirostri* a reversão foi semelhante (21,05%), mas em *A. manuinflata* mais da metade dos confrontos apresentaram reversão (66,7%) (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II).

Tais resultados indicam que as fêmeas formam hierarquias mais estáveis, como maneira de minimizar os riscos de injúria, enquanto os machos seguem investindo em confrontos, e revertendo os resultados de encontros anteriores, pois para eles, em condições naturais, as vantagens de escalar em um encontro agressivo seriam maiores, como a aquisição de um parceiro sexual. ALMERÃO *et al.* (2010) verificaram que machos de *Aegla platensis* Schmitt, 1942 apresentam atos agressivos direcionados às fêmeas no período de pré-cópula, e esses atos são mais freqüentes quando as fêmeas estão maduras sexualmente, reforçando a idéia de que o comportamento agressivo dos machos está intimamente relacionado com seu comportamento reprodutivo.

Ambas as espécies apresentaram um padrão muito similar na freqüência dos atos executados, destacando-se mais de 50% do tempo na utilização dos quelípodos para agarrar ou prender ou lutar. O segundo ato mais executado foi o uso das antenas, com cerca de 10% do tempo, enquanto machos, alcançaram no máximo 6,1% do tempo (A.

longirostri) (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II). Em quatro espécies de lagostins, TIERNEY *et al.* (2000) não encontraram diferenças nos onze atos observados, única exceção foi para “onda com a antena” em *O. propinquus*, que foi executado por três pares de machos e não por fêmeas, e ALMERÃO *et al.* (2010) observaram “toque com a antena” durante a fase copulatória de *A. platensis*. Como mencionado anteriormente, as antenas tem função de emissão e recepção de sinais (GRASSO & BASIL, 2002). Segundo BERGMAN *et al.* (2005), chicotadas com a antena podem indicar um aumento na intensidade agonística dos encontros. Além dessa diferença entre os sexos, cabe ressaltar que os machos de *A. longirostri* atingiram altos níveis de agressão (nível 5) (AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II) numa frequência superior às fêmeas (13,8% enquanto fêmeas 2,65%), porém, para *A. manuinflata* o resultado é o oposto, enquanto os machos atingiram baixos níveis (0,8%), as fêmeas foram um pouco superiores (2,6%).

Com esse estudo constatou-se que fêmeas de eglídeos são agressivas quando pareadas com co-específicos do mesmo sexo e que tal agressividade pode chegar a altos níveis, por vezes, superando a agressividade observada em machos, porém, em média, machos de ambas as espécies são mais agressivos do que fêmeas, corroborando a hipótese levantada, já que, como mencionado anteriormente machos apresentam uma motivação superior para investir em interações agonísticas: a aquisição de um parceiro sexual. Os padrões encontrados aqui são muito semelhantes àqueles descritos para machos de eglídeos (AYRES-PERES *et al.*, 2011, AYRES-PERES *et al.*, Capítulo II.) e entre as fêmeas confirma-se o resultado encontrado para os machos, que *A. longirostri* é uma espécie mais agressiva em comparação com *A. manuinflata*.

Agradecimentos. Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa de doutorado concedida a LAP e pelas bolsas de produtividade

concedidas a PBA e SS. Aos colegas do Laboratório de Carcinologia da UFSM (Universidade Federal de Santa Maria) pela ajuda no trabalho de campo, e aos biólogos Cadidja Coutinho e Alexandre V. Palaoro pela ajuda na realização dos experimentos. Todos os experimentos realizados neste estudo estão de acordo com as leis estaduais e federais vigentes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMERÃO, M.; BOND-BUCKUP, G. & MENDONÇA JR, M. DE S. 2010. Mating behavior of *Aegla platensis* (Crustacea, Anomura, Aeglidae) under laboratory conditions. **Journal of Ethology** **28**:87-94.
- ANDERSSON, M. 1994. **Sexual selection**. New Jersey, University Press. 624 p.
- ATEMA, J.; BREITHAUPT, T.; LEVAY, A.; MORRISON, J.; MALLIDIS, M. & EDATTUKARAN, M. 1999. Urine pheromones in the lobster, *Homarus americanus*: both males and females recognize individuals and only use the lateral antennule for this task. **Chemical Senses** **24**:615-616.
- AYRES, M.; AYRES JR, M.; AYRES, D. L. & DOS SANTOS, A. A. S. 2007. **BioEstat: Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Bio-médicas**. Pará.
- AYRES-PERES, L.; ARAUJO, P. B. & SANTOS, S. 2011. Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae). **Journal of Crustacean Biology** **31**:379-388.
- AYRES-PERES, L.; COUTINHO, C.; BAUMART, J. S.; GONÇALVES, A. S.; ARAUJO, P. B. & SANTOS, S. 2011a. Radio-telemetry techniques in study of movements and activity of freshwater Anomura in natural habitat. **Nauplius** **19**:41-54.
- AYRES-PERES, L.; ARAUJO, P. B.; JARA, C. G. & SANTOS, S. The aggression in Aeglidae (Decapoda, Anomura) of the Pacific and Atlantic slopes. Capítulo II.

- BERGMAN, D. A. & MOORE, P. A. 2003. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. **Biological Bulletin** 205:26-35.
- BERGMAN, D. A.; MARTIN, A. L. & MOORE, P. A. 2005. Control of information flow through the influence of mechanical and chemical signals during agonistic encounters by the crayfish, *Orconectes rusticus*. **Animal Behaviour** 70:485-496.
- BERKEY, C. & ATEMA, J. 1999. Individual recognition and memory in *Homarus americanus* male-female interactions. **Biological Bulletin** 197:253-254.
- BERRY, F. C. & BREITHAAPT, T. 2010. To signal or not to signal? Chemical communication by urine-borne signals mirrors sexual conflict in crayfish. **BMC Biology** 8:1-11.
- BREITHAAPT, T. 2001. Fan organs of crayfish enhance chemical information flow. **Biological Bulletin** 200:150-154.
- BREITHAAPT, T. & AYERS, J. 1996. Visualization and quantitative analysis of biological flow fields using suspended particles. In: LENZ, P. H.; HARTLINE, D. K.; PURCELL, J. E. & MACMILLIAN, D. L. eds. **Zooplankton: Sensory ecology and physiology**. Amsterdam, Gordon & Breach, p. 117-129.
- BREITHAAPT, T. & AYERS, J. 1998. Visualization and quantification of biological flow fields through video-based digital motion-analysis techniques. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 31:55-61.
- CATE, H. S. & DERBY, C. D. 2002. Hooded sensilla homologues: structural variations of a widely distributed bimodal chemomechanosensillum. **Journal of Comparative Neurology** 444:345-357.

- CROMARTY, S. I.; MELLO, J. & KASS-SIMON, G. 1998. Comparative analysis of escape behavior in male, and gravid and non-gravid, female lobsters. **Biological Bulletin** **194**:63-71.
- DAVIS, K. M. & HUBER, R. 2007. Activity patterns, behavioral repertoires, and agonistic interactions of crayfish: A non-manipulative field study. **Behaviour** **144**:229-247.
- DAWS, A. G.; GRILLS, J.; KONZEN, K. & MOORE, P. A. 2002. Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** **35**:139-148.
- DELAGO, A. & AONUMA, H. 2006. Experience-based agonistic behavior in female crickets, *Gryllus bimaculatus*. **Zoological Science** **23**:775-783.
- DERBY, C. D. 1989. Physiology of sensory neurons in morphologically identified cuticular sensilla of crustaceans. In: FELGENHAUER, B. E.; WATLING, L. & THISTLE, A. B. eds. **Crustacean Issues 6: Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea**. Netherlands, A. A. Balkema, p. 27-47.
- DOR, A.; MACHKOUR-M'RABET, S.; LEGAL, L.; WILLIAMS, T. & HÉNAUT, Y. 2008. Chemically mediated burrow recognition in the Mexican tarantula *Brachypelma vagans* female. **Naturwissenschaften** **95**:1189-1193.
- EMLÉN, D. J. 2008. The evolution of animal weapons. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** **39**:387-413.
- FIGLER, M. H.; PEEKE, H. V. S. & CHANG, E. S. 1997. Maternal aggression in American lobsters (*Homarus americanus* Milne-Edwards): shelter-related encounters against non-maternal female conspecifics. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** **30**:267-274.

- FIGLER, M. H.; CHEVERTON, H. M. & BLANK, G. S. 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. **Aquaculture** **178**:63-75.
- FIGLER, M. H.; TWUM, M.; FINKELSTEIN, J. E. & PEEKE, H. V. S. 1995. Maternal aggression in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard): the relation between reproductive status and outcome of aggressive encounters with male and female conspecifics. **Behaviour** **132**:107-125.
- FIRESTONE, K. B.; THOMPSON, K. V. & CARTER, C. S. 1991. Female–female interactions and social stress in the prairie vole. **Behavioral and Neural Biology** **55**:31-41.
- FLOODY, O. R. 1983. Hormones and aggression in female mammals. *In*: SVARE, B. ed. **Hormones and aggressive behavior**. New York, Plenum. p. 39-89.
- GHERARDI, F. & ATEMA, J. 2005. Memory of social partners in hermit crab dominance. **Ethology** **111**:271-285.
- GILL, S. A.; ALFSON, E. D. & HAU, M. 2007. Context matters: female aggression and testosterone in a year-round territorial neotropical songbird (*Thryothorus leucotis*). **Proceedings of the Royal Society B** **274**:2187-2194.
- GOESSMANN, C.; HEMELRIJK, C. & HUBER, R. 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **48**:418-428.
- GRASSO, F. W. & BASIL, J. A. 2002. How lobsters, crayfishes, and crabs locate sources of odor: current perspectives and future directions. **Current Opinion in Neurobiology** **12**:721-727.
- GUIASU, R. C. & DUNHAM, D. W. 1997. Initiation and outcome of agonistic contests in male from *Cambarus robustus* Girard, 1852 crayfish (Decapoda, Cambaridae). **Crustaceana** **70**:480-496.

- HAZLETT, B. A. 1966. Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab *Calcinus tibicen*. **Zeitschrift fur Tierpsychologie** **23**:655-671.
- HELSE, S. & LIPPKE, J. 1997. Role of female aggression in prevention of infanticidal behavior in male common voles, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). **Aggressive Behavior** **23**:293-298.
- HERBERHOLZ, J. 2007. The neural basis of communication in crustaceans. *In*: DUFFY, J. E. & THIEL, M. eds. **Evolutionary ecology of social and sexual systems - Crustaceans as model organisms**. New York, Oxford University Press. p. 72-89.
- HUNER, J. V. 1994. Freshwater crayfish culture. *In*: HUNER, J.V. ed. **Freshwater crayfish aquaculture in North America, Europe, and Australia**. New York, Food Products Press. p. 5-89.
- ISELL, L. A. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. **Behavioral Ecology** **2**:143-155.
- KARAVANICH, C. & ATEMA, J. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. **Animal Behaviour** **56**:1553-1560.
- KLEIMAN, D. 1977. Monogamy in mammals. **The Quarterly Review of Biology** **52**:39-69.
- KOSKELA, E.; MAPPES, T. & YLONEN, H. 1997. Territorial behaviour and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females. **Journal of Animal Ecology** **66**:341-349.
- LOPEZ, P. & MARTIN, J. 2002. Effects of female presence on intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. **Aggressive Behavior** **28**:491-498.
- MARCHIEWSKA-KOJ, A.; KOLODZEIJ, B. & FILIMOWSKA, A. 1989. Aggressive behavior of adult bank voles (*Clethrionomys glareolus*) toward conspecifics. **Aggressive Behavior** **15**:381-387.

- MARRA, P. P. 1999. The role of behavioural dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. **Behavioral Ecology** **11**:299-308.
- MELLO, J. J.; CROMARTY, S. I. & KASS-SIMON, G. 1999. Increased aggressiveness in gravid American lobsters, *Homarus americanus*. **Aggressive Behavior** **25**:451-472.
- MILNER, R. N. C.; BOOKSMYTHE, I.; JENNIONS, M. D. & BACKWELL, P.R.Y. 2010. The battle of the sexes? Territory acquisition and defence in male and female fiddler crabs. **Animal Behaviour** **79**:735-738.
- NILSEN, S. P.; CHAN, Y.-B.; HUBER, R. & KRAVITZ, E. A. 2004. Gender-selective patterns of aggressive behavior in *Drosophila melanogaster*. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **101**:12342-12347.
- OSTERMEYER, M. C. 1983. Maternal aggression. In: ELWOOD, R. W. ed. **Parental behaviour of rodents**. New York, Wiley. p. 151-79.
- OTTONI, E. B. 1999. **EthoLog (Versão 2.25)** [Software de computador]. São Paulo, Brasil: University of São Paulo.
- OTTONI E. B. 2000. EthoLog 2.2: A tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. **Behavior Research Methods, Instruments, and Computers** **32**:446-449.
- PAVEY, C. R. & FIELDER, D. R. 1996. The influence of size differential on agonistic behavior in the freshwater crayfish, *Cherax cuspidatus* Decapoda: Parastacidae. **Journal of Zoology** **238**:445-457.
- RUCKSTUHL, K. E. 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. **Integrative and Comparative Biology** **47**:245-257.

- SANDELL, M. I. 2007 Exogenous testosterone increases female aggression in the European starling (*Sturnus vulgaris*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **62**:255-262.
- SANDELL, M. I. & SMITH, H. G. 1997. Female aggression in the European starling during the breeding season. **Animal Behaviour** **53**:13-23.
- SCRIVENER, J. C. 1971. Agonistic behavior of the American lobster, *Homarus americanus*. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada** **235**:1-113.
- SKOG, M. 2009. Intersexual differences in European lobster (*Homarus gammarus*): recognition mechanisms and agonistic behaviors. **Behaviour** **146**:1071-1091.
- SMITH, B. R. & BLUMSTEIN, D. T. 2008 Fitness consequences of personality: a meta analysis. **Behavioral Ecology** **19**:448-455.
- STUART-FOX, D. M. & WHITING, M. J. 2005. Male dwarf chameleons assess risk of courting large, aggressive females. **Biology Letters** **1**:231-234.
- SOKOLOWICZ, C. C.; AYRES-PERES, L. & SANTOS, S. 2007. Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). **Iheringia, Série Zoologia** **97**:235-238.
- THORPE, K. E.; HUNTINGFORD, F. A. & TAYLOR, A. C. 1994. Relative size and agonistic behaviour in the female velvet swimming crab, *Necora puber* (L.) (Brachyura, Portunidae). **Behavioral Processes** **32**:235-246.
- TIERNEY, A. J.; GODLESKI, M. S. & MASSANARI, J. R. 2000. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. **Journal of Crustacean Biology** **20**:54-66.
- TRABALON, M. 2011. Agonistic interactions, cuticular and hemolymphatic lipid variations during the foraging period in spider females *Brachypelma albopilosa* (Theraphosidae). **Journal of Insect Physiology** **57**:735-743.

- WARREN, A. H.; SALTZMAN, L.; BUCKHOLT, M. A. & MATHEWS, L. M. 2009. Agonistic interactions differ by sex and season in the crayfish *Orconectes quinebaugensis*. **Journal of Crustacean Biology** **29**:484-490.
- WHILE, G. M.; SINN, D. L. & WAPSTRA, E. 2009. Female aggression predicts mode of paternity acquisition in a social lizard. **Proceedings of the Royal Society B** **276**:2021-2029.
- WINSTON, M. & JACOBSON, S. 1978: Dominance and effects of strange conspecifics on aggressive interactions in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. **Animal Behaviour** **26**:184-191.
- YODER, J. M.; DOOLEY, J. L.; ZAWACKI, J. F. & BOWERS, M. A. 1997. Female aggression in *Microtus pennsylvanicus*: arena trials in the field. **The American Midland Naturalist** **135**:1-8.
- ZULANDT SCHNEIDER, R. A.; HUBER, R. & MOORE, P. A. 2001. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: the effects of urine release on fight dynamics. **Behaviour** **138**:137-153.

Tabela I. Duração dos atos agressivos (%) executados durante os encontros agonísticos (1º, 2º e 3º encontros) intra-específicos de *Aegla longirostri* e *Aegla manuinflata*.

Duração (% em s) dos atos nos encontros agressivos	<i>A. longirostri</i>	<i>A. manuinflata</i>
Intensidade: -2		
Ser puxado (agarrado com o quelípodo)	6,3	8,3
Ser empurrado/virado/subido pelo oponente	2,4	0,3
Fugir/ bater com abdome	1,5	2,0
Intensidade: -1		
Ser tocado	5,3	4,4
Afastar	1,1	1,1
Intensidade: zero		
Sem deslocamento	5,3	5,5
Intensidade: 1		
Atividade (caminhar/escalar arena)	0,0	0,0
Intensidade: 2		
Aproximação/ Frente a frente	2,2	2,2
Intensidade: 3		
Bater com quelípodo	5,3	4,4
Chicotear/Toque com a antena	10,4	9,4
Perseguir	0,2	1,5
Intensidade: 4		
Luta/ prender e agarrar com o quelípodo	54,9	58,0
Empurrar/ Subir/ Virar o oponente	2,4	0,3
Intensidade: 5		
Combate intenso	2,6	2,6

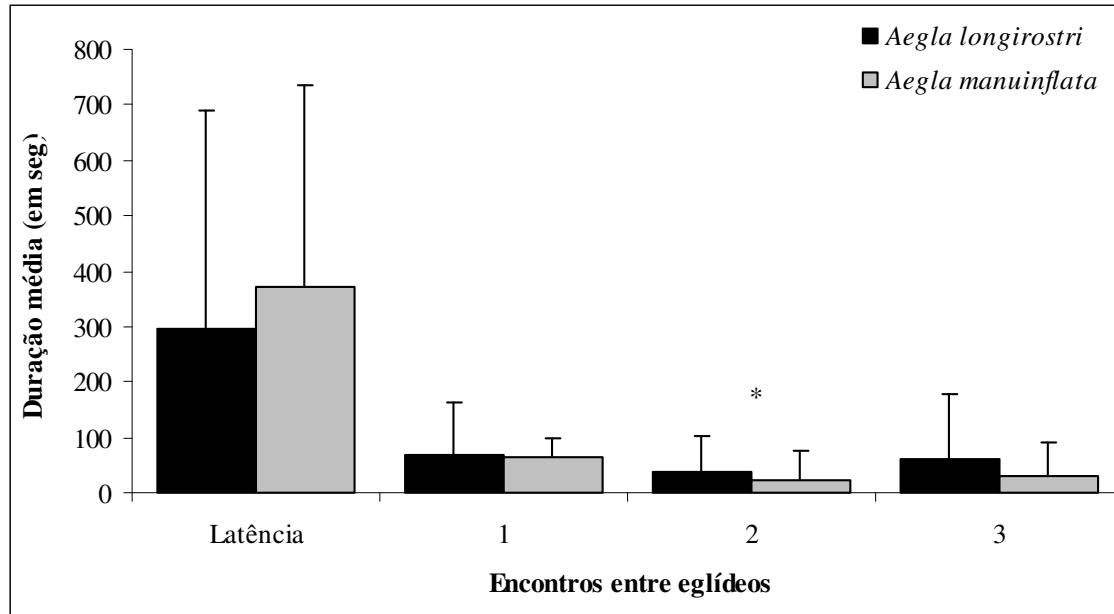


Figura 1. Duração média (em segundos) dos períodos analisados (período de latência, 1º, 2º e 3º encontros agressivos) para *Aegla longirostri* e *Aegla manuinflata*. Barras representam o desvio padrão. * Diferença significativa ($p < 0,05$).

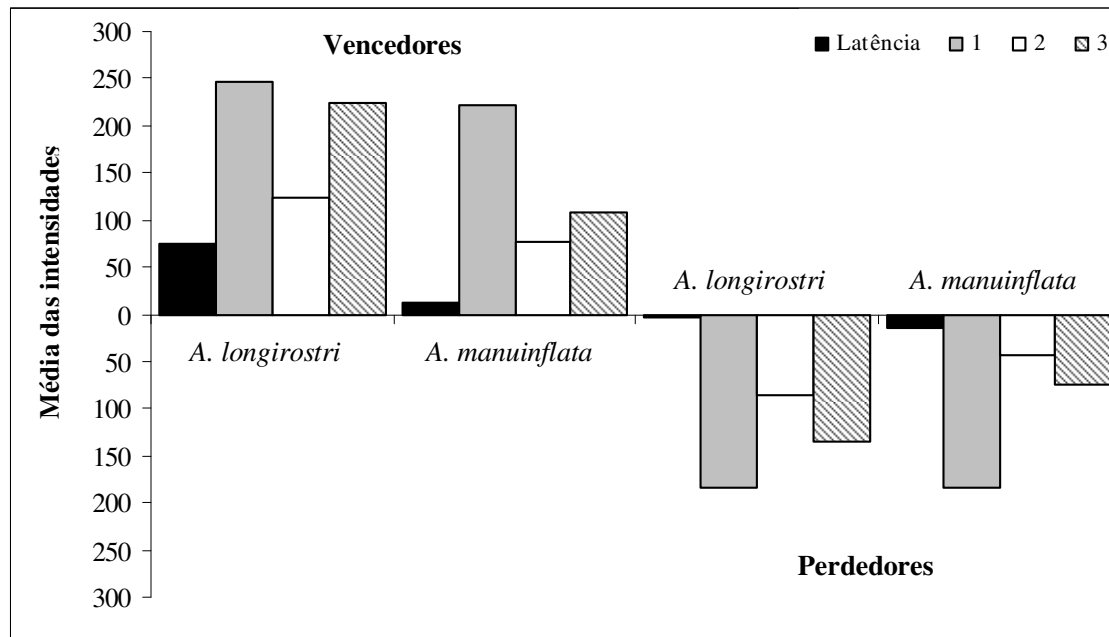


Figura 2. Média das intensidades dos períodos de observação (período de latência, 1°, 2° e 3° encontros agressivos) para vencedores e perdedores de *Aegla longirostri* e *Aegla manuinflata*.

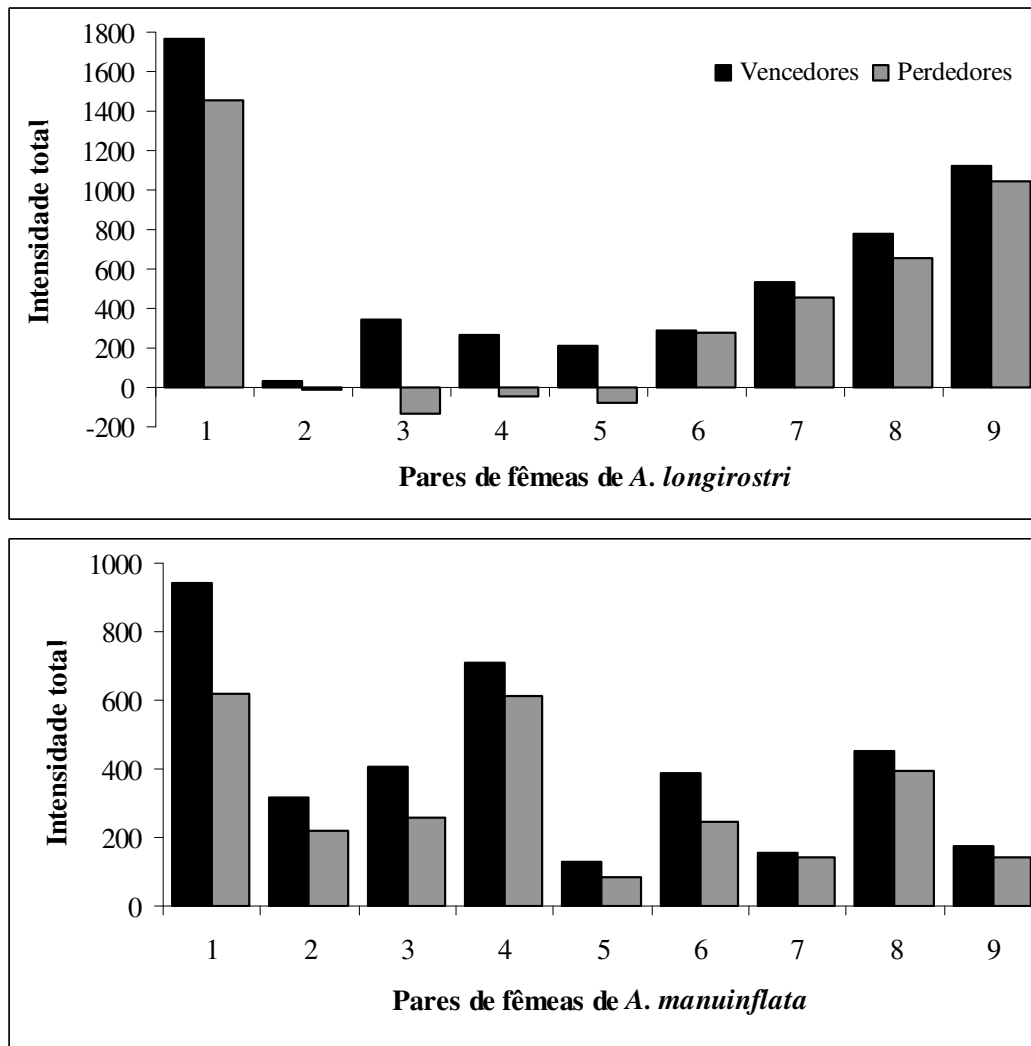


Figura 3. Valores de intensidade total (somatório) dos encontros agressivos entre pares de *Aegla longirostri* e *Aegla manuiinflata*. Notar que as figuras apresentam diferentes escalas.

Capítulo IV:

“Radio-telemetry techniques in the study of
displacement of freshwater anomurans”

Artigo publicado na Revista Nauplius.

Ayres-Peres, L.; C. Coutinho; J.S. Baumart; A.S. Gonçalves; P.B. Araujo and
S. Santos. 2011. Radio-telemetry techniques in the study of displacement of
freshwater anomurans. **Nauplius** 19(1): 41-54.

Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans

Luciane Ayres-Peres, Cadidja Coutinho, Joele S. Baumart, Alberto S. Gonçalves, Paula

B. Araujo and Sandro Santos

(LAP and PBA) PPG em Biologia Animal, Laboratório de Carcinologia, Instituto de Biociências/ Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Avenida Bento Gonçalves, 9500. Prédio 43435. Bairro Agronomia. CEP – 91501-970. Porto Alegre, RS, Brazil. (lucianeayres@hotmail.com); (pbaraujo@portoweb.com.br).

(CC; JSB; ASG and SS) PPG em Biodiversidade Animal, Laboratório de Carcinologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria. Avenida Roraima, 1000. Bairro Camobi. CEP – 97105-900. Santa Maria, RS, Brazil. (ssantos@smail.ufsm.br).

Running head: Ayres-Peres *et al.*: Radio-telemetry in study of freshwater Anomura

Corresponding author:

Sandro Santos - Universidade Federal de Santa Maria, Departamento de Biologia. Avenida Roraima, 1000. Bairro Camobi. CEP – 97105-900. Santa Maria, RS, Brazil. (ssantos@smail.ufsm.br). Phone: +55 55 32208465.

Abstract

In an ecological context, information on the movement and activity is important for understanding the requirements of habitat, resource usage patterns and the potential of interspecific interactions. The aim of this study was to examine the displacement pattern on daily activity and occupancy of substrates by *Aegla manuinflata* using radio-telemetry technique on field on Southern Brazil. Four adult males were monitored during nine days. The aeglids showed a significantly greater displacement toward upstream ($p < 0.0001$) than downstream. *Aegla manuinflata* individuals showed higher displacement activity during the night period. Although activity was not constant: the animals spent one or more days without displacement. All aeglids showed locomotion activity concentrated between 11:43 p.m. and 02:25 a.m., although it was not restrict to sunset period and night. Individuals showed specific occupation of different types of substrate ($p = 0.0002$), but a pattern in the occupation of substrates as a function of the photoperiod was not observed ($p = 0.06$). In this study, using a new technique for tracking aeglids, it was concluded that *A. manuinflata* is capable of actively dislocate throughout the stream, either toward upstream and downstream, passing through obstacles which may represent ability of re-colonization. The animals are more active during the night period, probably a strategy to avoid predators that are active during the day; the selection of substrate is not associated to sediment texture.

Key words: Aeglidae; Displacement; Circadian rhythm; Substrate.

Introduction

Information on the movements and activity of animals is important for understanding their requirements of habitat, resource usage patterns and the potential of interspecific interactions (Sutherland, 1996). The movements of animals are connected both to the acquisition of primary resources (for instance, food, shelter and partners for mating) and also to avoidance of stress sources (predators, thermal extremes and dehydration) (Barbaresi *et al.*, 1997). The movement patterns of individuals and populations may reflect ecological and growth responses to environmental heterogeneity (Southwood, 1977; Levine *et al.*, 1984; Cohen and Levin, 1991).

Movement is a fundamental, yet relatively poorly understood population process. Although population ecology has traditionally concentrated on understanding temporal fluctuations in abundance (Turchin, 1998), more recently the focus has shifted to spatially explicit approaches, leading to a greater appreciation of the importance of movement (Steinberg and Kareiva, 1997). Moreover, it has been acknowledged that some important population phenomena depend not only on spatial changes in average population density, but also on individual movement behaviour (Morales and Ellner, 2002; Kokko and López-Sepulcre, 2006). Interactions between life history, physiology, behaviour and habitat make individual movement an exceptionally complex phenomenon (Patterson *et al.*, 2008).

A number of studies have been conducted in crustaceans using different telemetry techniques, in order to provide information on home range, migration patterns and activity of these animals (Palinura: Smith *et al.*, 1998; Watson III *et al.*, 1999; Astacidea: Bubb *et al.*, 2002; Anomura: González-Gurriarán *et al.*, 2002; Jørgensen *et al.*, 2007; Brachyura: Clark *et al.*, 1999; Turner *et al.*, 2003; Guerra-Castro *et al.*, 2007; Lynch and Rochette, 2007). Stand out the studies using radio-telemetry techniques, such

as those conducted by Robinson *et al.* (2000), who examined the movement patterns and the living area of *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), by Bubb *et al.* (2002a), who evaluated the movements and activities of *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) and by Bubb *et al.* (2004), who studied the movement and dispersion of *P. leniusculus*.

Crustaceans show some advantages as potential targets of telemetry, such as the existence of an exoskeleton, which represents a solid and relatively inert surface to which transmitters and a series of sensors may be fixed. In aquatic environments, where most crustaceans live, the capacity of direct observation in nature is limited by water clarity, substratum structural complexity and diving propensity (Wolcott, 1995). Another advantage of telemetry is that a number of individuals can be monitored at the same time by using an individual marker for each organism. This differs from traditional tagging and recapturing techniques, in which individuals are tagged only at specific places and, generally, not very frequently during their lives, such that long-range movements are difficult to detect for many animals (Hedin and Ranius, 2002).

Many decapod crustaceans synchronize certain behaviors with daily light/dark cycles. Both laboratory and field data suggest that these rhythms are controlled by circadian clocks that are strongly influenced by environmental factors, particularly by light (Aréchiga and Atkinson, 1975; Karnofsky *et al.*, 1989; Aréchiga *et al.*, 1993; Palmer, 1995; Aréchiga and Rodríguez-Sosa, 1997; Skajaa *et al.*, 1998; Jury *et al.*, 2005). However, although laboratory studies are useful to identify trends in a species with respect to being active in a determined time of the day or night, or for determining whether this pattern is triggered by an endogenous clock, the real activity pattern expressed by an animal in its natural habitat is often influenced by additional factors (Golet *et al.*, 2006). It is well known that exposure to light may affect a number of

physiological processes in crustaceans, such as locomotion, food, mating, changes in color and metabolism (Meyer-Rochow, 1994).

The micro- and medium-scale movement of aeglids, the only continental water anomuran, are not very well known (Lopez, 1965). The Aeglidae family is restricted to the South American Neotropical region, occurring in streams, flooding rivers and lakes. These animals play a fundamental role in the food chain of limnetic systems (Arenas, 1976; Santos *et al.*, 2008; Cassini *et al.*, 2009). With the aid of radio-telemetry, it is possible to accurately follow the movements of these animals in time and space, thus providing unprecedented information on aeglids biology and behavior in their natural environment.

Sixty six species are known for the Aeglidae (Santos *et al.*, 2009), some of which are highly threatened by environmental degradation (Pérez-Losada *et al.*, 2002; Bond-Buckup *et al.*, 2003), and in Brazil, twelve of these species are considered threatened according to IUCN criteria (Critically Endangered, Endangered and Vulnerable) (Magris *et al.*, 2010). Information about movement patterns of aeglids can be relevant to analyze the impacts on these animals and also to understand the possible strategies of species that inhabit threatened environments.

Radio-telemetry was used in the present study to answer the following questions about *Aegla manuinflata* Bond-Bukup and Santos, 2009 in their natural environment in southern Brazil: 1) what are the displacement patterns of this species; 2) what are their activity rhythms in their natural environment; and 3) how does their occupation of different substrates occur?

Material and Methods

1. *Study area:* Our experiment was conducted in the Passo da Taquara Stream (29°36'01"S 54°10'37"W, 158 m altitude) (Fig. 1), state of Rio Grande do Sul, Brazil. This stream is characterized by a temperature range of 16.8 to 24.1°C and a flow range of 0.01 to 0.07 m³/s throughout the year.

The bottom of Passo da Taquara Stream is composed of five kinds of substrate according to sedimentary scale of Wentworth: boulders ($\phi = 256 - \infty$ mm), cobble ($\phi = 64 - 256$ mm), pebble ($\phi = 4 - 64$ mm), granule ($\phi = 2 - 4$ mm) and sand ($\phi < 2.0$), with a predominance of boulders and their subdivisions. The bottom of the river was previously mapped for kind substrate through the use of sieves. The stream banks exhibit variations in the ground cover by vegetation from absent to scattered or dense; in the last case, the streambed is covered with its branches. This vegetation supplies the watercourse with organic matter, that is mainly present in the deeper stretches of the stream because of the slower speed of floodwater in these sites.

2. *Capturing and tagging:* Traps, baited with bovine liver, were used for capturing aeglids. The transmitters were attached with nontoxic glue (adhesive cyanoacrylate) to four adult males in the intermolt stage (Tab. 1). The low number of tagged animals is justified by the small size of the stream, sectioned into three branches, each of which is approximately 80 m. Besides, a similar number of animals has been used satisfactorily in other studies with crustaceans in large areas, such as estuaries, the open sea and even in large rivers (Clark *et al.*, 1999, with *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 - n=5; Gherardi *et al.*, 2000, with *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) - n=5, Carr *et al.*, 2004, with *C. sapidus* - n=8; Jørgensen *et al.*, 2007, with *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) - n=7; Lynch and Rochette, 2007, with *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) - n=6).

All captured aeglids were measured and weighed but only four individual of the appropriate size and weight to bear the transmitters were selected (Tab. 1). In a previous analysis conducted in a laboratory and in the natural habitat, in *ad libitum* observations it was verified that the experimental individuals behaved in the same way as non-tagged individuals. In addition, they were able to hide under rocks in the same manner as non-tagged animals. Therefore it was concluded that the transmitters did not significantly affect the behavior of tagged individuals. It is largely known that transmitters (tags) weighing up to 10% of the of specimens body mass do not interfere in its activity, behavior and/or survival (Clark *et al.*, 1999; Robinson *et al.*, 2000; Bubb *et al.*, 2002a and 2004; Guerra-Castro *et al.*, 2007). In this study, transmitters weighing between 0.3 and 0.4 g were used, which are less than 10% of the body weight of studied aeglids.

3. Monitoring: The surface of aeglids was dried, and the transmitters were glued to the cephalothorax (Fig. 2). The transmitters used (model BD-2N) have a lifespan of approximately 12 days within a range of 50 to 100 meters in the frequencies shown in Tab. 1. The transmitters were acquired from Holohil Systems Ltd. The signals were received by a receptor (model TRX-16S) equipped with a Yagi three element antenna from Wildlife Material International, Inc.

Tagged animals were monitored for a period of approximately nine days (the lifespan of tags in the field) with radio sightings conducted every three hours to obtain an estimate of day and night movements. After their release, the aeglids were observed to determine their movements downstream or upstream from the point of release, in addition to the record of their displacement area during that period of time.

4. Data analysis

4.1. Displacement: For each specimen, the day and night displacement was calculated, i.e., the displacement was quantified in meters between each monitoring

time (3, 6, 9 and 12 a.m., and 3, 6, 9 and 12 p.m.). Before the displacement analysis, the data normality was checked by the Shapiro-Wilk test, as they were non-parametric ($p < 0.0005$), the Kruskal-Wallis test (H test) was used to compare the displacement rate among the four individuals, and the G test was used to compare the displacement rate between day and night. The statistical tests were conducted using Past 1.95 software (Hammer *et al.*, 2001).

4.2. *Circadian activity*: To determine whether the aeglids exhibited different activity patterns during the circadian cycle, a circular statistic was employed, which analyzes the distribution of displacement (in m) during the day. To determine their activity, the sum of the displacement of the animals at each sighting times was used (3, 6, 9 and 12 a.m., and 3, 6, 9 and 12 p.m.) over seven experimental days (from the 2nd to the 8th day; the 1st and 9th days were excluded from this analysis because on the 1st day, monitoring was performed after 12 p.m., and on the 9th day, a complete set of data was not available for all animals due to the loss of the signal from the transmitters). The activity levels were tested for a non-random distribution using a Rayleigh Z-Test, which was conducted using Oriana software (Kovach, 1994). To compare the activity patterns among the four individuals, a χ^2 test was applied.

4.3. *Space occupation*: The relationship between the kinds of substrate occupied by the four individuals of *A. manuinflata* and their distribution was determined by the Mantel Test (Manly, 2000). For this purpose, the data were standardized by the arcsin function (because data were presented as %), and the Euclidian distance was used to evaluate similarity.

The Mantel test is a non-parametric procedure based on randomization that generates statistics at significant levels for a correlation between matrix distances without supposing specific probability distributions (Cesaroni *et al.*, 1997). This test

utilizes permutation, and the association between these two matrices can be tested by the Z distribution, such that it can establish the statistical significance of the matrix correlation (Sokal, 1979; Smouse *et al.*, 1986; Manly, 1990; Cesaroni *et al.*, 1997). Normalization was conducted to transform Z into a coefficient (r), which varies from -1 to +1. The significance of Z was determined using a Monte Carlo permutation test (Smouse *et al.*, 1986) with 5,000 permutations. The Mantel test was conducted in the statistical program NTSYS 2.1 (Rohlf, 2000).

For the Mantel test, two matrices were built based on two hypotheses to be compared to the similarity matrix of the substrate composition (sand, cobble, granule, slab, boulder and gravel):

1. Similarity matrix 1 (SM1): considering the structuring related to the four individuals, i.e., the evaluation of whether the usage of different substrates reflects individual preferences.
2. Similarity matrix 2 (SM2): considering whether there is structuring by photoperiod (day/night) depending on the occupied substrates.

In addition to the hypothesis tests, the kind of substrate preferentially occupied by the four individuals was evaluated.

Results

Displacement

Among the monitored animals, the highest displacement was performed by individual n° 2 that displaced 175 m during the eight days of monitoring (Tab. 2). Only individuals 2 and 3 showed significant differences related to the displacement rate ($H=5.813$; $p=0.02$).

Regarding downstream and upstream movement (Tab. 3), the animals exhibited a significant displacement upstream ($\chi^2 = 768.3$; $p < 0.0001$), which was also observed when the four individuals were analyzed separately (Fig. 3). The night period was characterized by larger displacement than that daytime period (downstream and upstream) (G test = 153.79; $p < 0.0001$ for the four analyzed individuals together) (Fig. 4). It became evident that aeglids were capable to overcome natural barriers because at least one individual (individual n° 2) traversed three small waterfalls (60, 70 and 80 cm high) that exhibited high-speed flows.

The displacement of aeglids was not constant since each animal spent one or more days without any movement, or in almost total inactivity (Fig. 5), followed by re-establishment of locomotion.

Circadian activity

The four aeglids individuals exhibited higher displacement activity during the dark photophase. Although their activity was not restricted to the sunset period and night (Fig. 6), it was concentrated between 11:43 p.m. and 2:25 a.m. (Rayleigh Test) (Tab. 4, Fig. 6).

There was a significant difference in the activity patterns between individuals 1 and 2 ($\chi^2 = 24.632$; $p = 8.81E-4$) and 1 and 4 ($\chi^2 = 22.122$; $p = 0.002$).

Space occupation

The individual specificity regarding to the occupation of different kinds substrate was proved by Mantel test (SM1: $r=0.20$; $p=0.0002$), but a pattern in the substrate occupation as a function of the photoperiod (day/night) was not observed (SM2: $r=-0.005$; $p=0.06$).

Among the four analyzed individuals, n° 2 exhibited a differentiated mode of occupation, using mainly slab as a substrate, whereas the other three used more often

the sand substrate. It should also be noted that n°4 used boulder substrates more often than the other individuals (Fig. 7).

Discussion

The present study is the first research employing the radio-telemetry technique that proved to be an efficient method for improving the biological knowledge and behavior of aeglids. These animals usually spend most of time under rocks and other substrates in rivers and streams making almost impossible to observe and follow these individuals. The results obtained in this study supply information about displacement, circadian activity and substrate occupation patterns of *A. manuinflata* in their natural habitat. In spite of the use of only few individuals, radio-telemetry data were sufficient to reveal variability among them, as well as for the different activities of the same individual in the space and in the time, confirming the success of this technique in previous studies with other crustaceans (Clark *et al.*, 1999; Gherardi *et al.*, 2000; Lynch and Rochette, 2007).

Aegla manuinflata exhibited significant displacement rates. The knowledge of displacement and migration patterns of Aeglidae species is scanty. Lopez (1965) using tagging and recapturing methods between the months of July and December, reported that *A. paulensis* Schmitt, 1942 displaced approximately 300 m along a stream. This value is about three times of the average displacement of the present study (117.87 m), but *A. manuinflata* could displace much more if the observation lasted six months as conducted by Lopez (1965). On the other hand, after one year of observations using the same technique and 32 records, Gherardi *et al.* (2000), verified that *Procambarus clarkii* crayfish showed an average movement of 44 m in Italy, which could be considered a minor displacement compared to the average displacement exhibited by *A.*

manuinflata during the eight days of monitoring we conducted in southern Brazil. Barbaresi *et al.* (1997) recorded a maximum displacement of 22.5 m per day, when studying the freshwater crab *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785) using radio-telemetry techniques. Finally, Robinson *et al.* (2000) calculated an average daily movement pattern of less than 5 meters when studying the crayfish *Austrapotamobius pallipes*; in addition, the authors also reported movements of more than 300 m in 10 days. These previous results related to daily movement are inferior to those obtained for *A. manuinflata* in the present study, which may be related to natural conditions such as the high mobility of aeglids or even to a higher motivation to move in search of different resources.

The displacement degree was highly variable among individuals, both for daily displacement and for total (considering all days and periods of observation) displacement. The dispersion rate in the habitat could be related to a combination of different factors, including the occupation of shelters, which serve as an ephemeral home range (Gherardi *et al.*, 1998, Robinson *et al.*, 2000; Aquiloni *et al.*, 2005), where some individuals remaining there for some time, whereas others choose to disperse.

Streams are dynamic systems and the distribution pattern of invertebrates that inhabit this environment may vary as a response to changes in stream flow velocity and temperature and biotic interactions. Small-scale movements in response to changes in flow velocity have been demonstrated for a number of macroinvertebrates that inhabit lotic environments (Lancaster, 1999). For many invertebrates living in streams, drift is an important means of transportation (Allan and Feifarek, 1989; Lancaster *et al.*, 1996), but large vagile invertebrates are able to perform active movements, including traveling substantial distances against the flow (Robinson *et al.*, 2000).

We found that displacement of *A. manuinflata* took place both downstream and upstream, being the latter were considerably greater. In other crustaceans that live in similar environments to aeglids’, such as crayfishes, it has been shown that understanding the spatial and temporal patterns of their movements and activities is relevant to predicting their expansion and colonization capacity. Numerous studies with crayfish species have shown that radio-telemetry is a very effective technique to analyze the movement patterns of adults in river systems (Schütze *et al.*, 1999; Bohl, 1999; Gherardi and Barbaresi, 2000; Robinson *et al.*, 2000).

In the present study, specimens moved actively upstream, i.e., they were able to move against the stream flow. Upstream movement in rivers and sometimes on land has previously been reported for some crayfish species, such as *Orconectes nais* (Faxon, 1885) (Momot, 1966), *P. leniusculus* (Light, 2003) and *P. clarkii* (Kerby *et al.*, 2005), which usually moved downstream. According to these authors, both stream flow velocity and height of obstacles can decrease or prevent the movement of crayfishes upstream. The aeglids are clearly able to move upstream which would allow them to invade or reoccupy areas upstream from which, in turn, they eventually could have been removed due to flooding (Light, 2003). Apparently, these animals prefer to move upstream where they find more oxygenated water, an important feature for aeglids.

Previous studies indicated that obstacles (natural and artificial barriers) such as waterfalls limit the movement of aquatic species in rivers negatively affecting their dispersion mechanisms (Utzinger *et al.*, 1998; Benstead *et al.*, 1999; Luttrell *et al.*, 1999; Joy and Death, 2001; Kerby *et al.*, 2005). However, *A. manuinflata* proved to be able to overcome barriers (waterfalls) of almost 1 m high, as previously reported for *A. paulensis* (Lopez, 1965). This information reinforces the concept of the capability of a

habitat re-colonization by aeglids, which have already been suggested by the fact that these animals tend to move upstream.

By means of radio monitoring one could verify that some individuals may become totally inactive and occupy the same area for a long period that can be few hours or more than a day, until they start moving actively again. These changes in movement activity did not follow a periodic pattern, and showed some variation for the same individual. A similar pattern has been reported for various crustacean species: *A. pallipes* (Gherardi *et al.*, 1998), *C. sapidus* (Carr *et al.*, 2004), *Cancer pagurus* Linnaeus, 1758 (Skajaa *et al.*, 1998), *P. leniusculus*, (Bubb *et al.*, 2004), *P. fluviatile* (Barbaresi *et al.*, 1997), *P. clarkii* (Gherardi and Barbaresi, 2000; Gherardi *et al.*, 2000; Aquiloni *et al.*, 2005; Barbaresi *et al.*, 2004; Barbaresi and Gherardi, 2006).

According to Skajaa *et al.* (1998) after being fed to satiation or in periods of low motivation to eat, *C. pagurus* remains inactive, probably to minimize the energetic cost of moving. This could be an explanation for the fluctuation between activity and inactivity periods in *A. manuinflata*. In addition, the preference to a specific area might indicate that such site serves as a “shelter”, being associated with food supply and prevention of predation. Therefore, aeglids are only expected to move when there is an additional cost (competition, predation, scarce food) to remaining in the same area. In the present study, individuals that remained inactive for a long period of time were those who occupied areas with submerged vegetation. It is possible that these areas provided them an ideal supply of food and shelter, without any necessity in expending energy for displacement.

The movements of specimens of *A. manuinflata* were guided by nyctohemeral rhythms, and these animals were observed to have nocturnal habits, although they did not move exclusively during the night. In laboratory studies, Sokolowicz *et al.* (2007)

reported nocturnal habits for *A. longirostri* Bond-Buckup and Buckup, 1994, confirming this tendency to be more active in periods of low luminosity, both in their natural environment and in the laboratory.

Nocturnal habits have been broadly reported for decapod crustaceans (Atkinson and Naylor, 1976; Barbaresi *et al.*, 1997; Gherardi *et al.*, 2000; Barbaresi and Gherardi, 2001; Carr *et al.*, 2004; Aquiloni *et al.*, 2005; Jury *et al.*, 2005; Golet *et al.*, 2006; Sokolowicz *et al.*, 2007). More activities during the night might be an adaptive response because it may allow these animals to escape from temperature extremes and to avoid possible predators that are visually orientated and therefore most active during the day (Barbaresi *et al.*, 1997; Skajaa *et al.*, 1998; Sokolowicz *et al.*, 2007).

According to Atkinson and Naylor (1976), changes in light intensity during sunset and sunrise could have direct effects on activity of Norway lobster, *Nephops norvegicus* (Linnaeus, 1758). Moreover, light might also have an indirect effect in controlling the availability of food and predators. Concerning aeglids, the possibility of avoiding predators is probably one of the main reasons for their nocturnal habits, since they feed mostly on allochthonous plant matter (Bueno and Bond-Buckup, 2004; Castro-Souza and Bond-Buckup, 2004; Santos *et al.*, 2008).

Aeglids exhibited specificity in the occupied substrate. However, this specificity did not occur due to circadian rhythms, such variation is a function of individuals (n° 1, 2, 3 and 4) independent of periods. Benvenuto *et al.* (2008) observed that the crayfish *A. pallipes* of different size classes occurred mainly in substrate of mud, gravel and pebbles, but adults preferred boulders. In addition, the occupation of a certain substrate by crayfish is independent from its availability but is related to the size of the crayfish with larger animals associated with larger substrates (grossly divided) (Benvenuto *et al.* 2008). Adequate substrates may offer shelter against predators (Naura and Robinson,

1998; Ilhèu *et al.*, 2003, Barbaresi *et al.*, 2007) and prevent drifting. Surprisingly, *A. manuinflata* occupied a finely divided substrate (sand). Actually, sandy substrates were associated with marginal and submerged vegetation, which could also serve as shelter and food source. This assumption is supported by the observation that most aeglids spent long time in sandy substrates, but further studies are desirable in order to find a pattern of occupation according to the substrate composition.

The results obtained in this study emphasizes the importance of preserving natural environments, aiming the conservation of aeglid species. According to Kerby *et al.* (2005), both velocity and high barriers reduce or even eliminate, the movement of the crayfish *P. clarkii* upstream the watershed. It is known that, Brazilian southern river systems are more fragmented by dams than those in other South American regions (Nilsson *et al.*, 2005). The construction of big barriers, such as hydroelectric power plants, surely, may block the displacement of aeglids upstream and consequently the genetical exchange between populations will be permanently prevented.

In this study, the new technique allowed to answer three questions that had previously been raised: firstly, *A. manuinflata* was able to move actively along the stream, both downstream and upstream, including overcoming of obstacles; secondly, the studied aeglids are active mainly during the night, supporting previous observations made in laboratory, similar to many know decapod crustaceans; thirdly, in the studied area, considering the microhabitat diversity supplied by the sedimentary scales and the presence of vegetation over banks, the selectivity of the substrate was not generally associated with the sediment texture, but it was a clear individual response of each studied organism. The observations and results showed in the present study were obtained from aeglids monitored in their natural habitat resulting in a high degree of reliability of the biological and behavioral data collected from these crustaceans.

Acknowledgments

To Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for a scholarship granted to LAP, and productivity fellowships granted to PBA and SS. We are special thankful to Ms. Alexandrina Cavichioli Brutt, Ms. Naide B. Peres and Mr. La-Hire Riss Peres (in. mem.) for hospitality during the field work; to Dra. Aline Quadros, Dra. Marcia Spies and Dr. Tiago Gomes dos Santos for helping us on the statistical analyses; to Idea Wild for donating the equipment, and to Dr. J. Antonio Baeza and anonymous reviewers for their criticism and suggestions on an early version of the manuscript. All experiments conducted in this study were in accordance with state and federal laws.

References

- Allan, J.D. and Feifarek, B.P. 1989. Distances travelled by drifting mayfly nymphs: factors influencing return to substratum. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(4): 322-330.
- Aquiloni, L.; Ilhéu, M. and Gherardi, F. 2005. Habitat use and dispersal of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* in ephemeral water bodies of Portugal. *Marine and Freshwater Behavioral and Physiology*, 38(4): 225-236.
- Aréchiga, M. and Atkinson, R.J.A. 1975. The eye and some effects of light on locomotor activity in *Nephrops norvegicus*. *Marine Biology*, 32(1): 63-76.
- Aréchiga, H. and Rodríguez-Sosa, L. 1997. Coupling of environmental and endogenous factors in the control of rhythmic behaviour in decapod crustaceans. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77(1): 17-29.

- Aréchiga, H.; Fernández-Quiróz, F.; Fernández de Miguel, F. and Rodríguez-Sosa, L. 1993. The circadian system of crustaceans. *Chronobiology International*, 10(1): 1-19.
- Arenas, J. 1976. La cordillera de la costa como refugio de la fauna dulcícola preglacial. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 10: 1-40.
- Atkinson, R.J.A. and Naylor, E. 1976. An endogenous activity rhythm and the rhythmicity of catches of *Nephops norvegicus* (L). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 25: 95-108.
- Barbaresi, S. and Gherardi, F. 2001. Daily activity of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboulett): a comparison between field and laboratory studies. *Journal of Natural History*, 35(12): 1861-1871.
- Barbaresi, S. and Gherardi, F. 2006. Experimental evidence for homing in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 380-381: 1145-1154.
- Barbaresi, S.; Gherardi, F. and Vannini, M. 1997. Movement patterns of river crabs (Decapoda, Potamoidea) in the field: predictable and unpredictable components. *Journal of Zoology*, 242(2): 247-259.
- Barbaresi, S.; Santini, G.; Tricarico, E. and Gherardi, F. 2004. Ranging behaviour of the invasive crayfish, *Procambarus clarkii* (Gerard). *Journal of Natural History*, 38(22): 2821-2832.
- Barbaresi, S.; Cannicci, S.; Vannini, M. and Fratini, S. 2007. Environmental correlates of two macro-decapods distribution in Central Italy: Multi-dimensional ecological knowledge as a tool for conservation of endangered species. *Biological Conservation*, 136(1): 431-441.

- Benstead, J.P.; March, J.G.; Pringle, C.M. and Scatena, F.N. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecological Applications*, 9(2): 656-668.
- Benvenuto, C.; Gherardi, F. and Ilhéu, M. 2008. Microhabitat use by the white-clawed crayfish in a Tuscan stream. *Journal of Natural History*, 42(1-2): 21-33.
- Bohl, E. 1999. Motion of individual noble crayfish *Astacus astacus* in different biological situations: in-situ studies using radio telemetry. *Freshwater Crayfish*, 12: 677-687.
- Bubb, D.H.; Lucas, M.C. and Thom, T.J. 2002a. Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. *Hydrobiologia*, 483(1-3): 111-119.
- Bubb, D.H.; Lucas, M.C.; Thom, T.J. and Rycroft, P. 2002. The potential use of PIT telemetry for identifying and tracking crayfish in their natural environment. *Hydrobiologia*, 483(1-3): 225-230.
- Bubb, D.H.; Thom, T. J. and Lucas, M.C. 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology*, 49(3): 357-368.
- Bueno, A.A.P. and Bond-Buckup, G. 2004. Natural diet of *Aegla platensis* Schmitt and *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Decapoda, Anomura) from Brazil. *Acta Limnológica Brasileira*, 16(2): 115-127.
- Bond-Buckup, G.; Buckup, L. and Araujo, P.B. 2003. Crustáceos, pp 73-83. In: Fontana, C. S.; Benke, G.A. and Reis, R.E. (org.), Livro Vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul. 1 ed. Edipucrs, Porto Alegre.
- Carr, S.D.; Tankersley, R.A.; Hensch, J.L.; Forward Jr., R.B. and Luettich Jr, R.A. 2004. Movement patterns and trajectories of ovigerous blue crabs *Callinectes sapidus*

- during the spawning migration. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(4): 567-579.
- Cassini, M.H.; Fasola, L.; Chehébar, C. and Macdonald, D.W. 2009. Scale-dependent analysis of an otter–crustacean system in Argentinean Patagonia. *Naturwissenschaften*, 96(5): 593-599.
- Castro-Souza, T. and Bond-Buckup, G. 2004. 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.
- Cesaroni, D.; Matarazzo, P.; Allegrucci, G. and Sbordoni, V. 1997. Comparing patterns of geographic variation in cave crickets by combining geostatistic methods and Mantel tests. *Journal of Biogeography*, 24(4): 419-431.
- Clark, M.E.; Wolcott, T.G.; Wolcott, D.L. and Hines, A.H. 1999. Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 233(1): 143-160.
- Cohen, D. and Levin, S.A. 1991. Dispersal in patchy environments: the effects of temporal and spatial structure. *Theoretical Population Biology*, 39(1): 63-99.
- Gherardi, F. and Barbaresi, S. 2000. Invasive crayfish: activity patterns of *Procambarus clarkii* in the rice fields of the Lower Guadalquivir. *Archiv für Hydrobiologie*, 150(1): 153-168.
- Gherardi, F.; Barbaresi, S. and Villanelli, F. 1998. Movement patterns in the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*, in a Tuscan stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 13(4): 413-424.

- Gherardi, F.; Barbaresi, S. and Salvi, G. 2000. Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. *Aquatic Sciences*, 62(2): 179-193.
- Golet, W.J.; Darren, A.S.; Cooper, A.B. and Watson III, W.H. 2006. Daily pattern of locomotion expressed by American lobsters (*Homarus americanus*) in their natural habitat. *Journal of Crustacean Biology*, 26(4): 610-620.
- Guerra-Castro, E.; Carmona-Suárez, C.A. and Conde, J.E. 2007. Activity patterns and zonation of the swimming crabs *Araneus cribarius* and *Callinectes ornatus*. *Journal of Crustacean Biology*, 27(1): 49-58.
- González-Gurriarán, E.; Freire, J. and Bernárdez, C. 2002. Migratory patterns of female spider crabs *Maja squinado* detected using electronic tags and telemetry. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 91-97.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hedin, J. and Ranius, T. 2002. Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremite*, an inhabitant of tree hollows. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35: 171-180.
- Ilhèu, M.; Acquistapace, P.; Benvenuto, C. and Gherardi, F. 2003. Shelter use of the red-swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in a dry-season stream of South Portugal. *Archiv für Hydrobiologie*, 157(4): 535-546.
- Jørgensen, T.; Løkkeborg, S.; Fernö, A. and Hufthammer, M. 2007. Walking speed and area utilization of red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea coastal ecosystem. *Hydrobiologia*, 582(1): 17-24.

- Joy, M.K. and Death, R.G. 2001. Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranaki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology*, 46(3): 417-429.
- Jury, S.H.; Chabot, C.C. and Watson III, W.H. 2005. Daily and circadian rhythms of locomotor activity in the American lobster (*Homarus americanus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318(1): 61-70.
- Karnofsky, E.B.; Atema, J. and Elgin, R.H. 1989. Natural dynamics of population structure and habitat use of the lobster, *Homarus americanus* in a shallow cove. *Biological Bulletin*, 176(3): 247-256.
- Kerby, J.L.; Riley, S.P.D.; Kats, L.B. and Wilson, P. 2005. Barriers and flow as limiting factors in the spread of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in southern California streams. *Biological Conservation*, 126: 402-409.
- Kokko, H. and López-Sepulcre, A. 2006 From individual dispersal to species ranges: Perspectives for a changing world. *Science*, 313(5788): 789-791.
- Kovach, W.L. 1994: Oriana for Windows, version 1.03. Kovach Computer Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- Lancaster, J. 1999. Small-scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. *Freshwater Biology*, 41(3): 605-619.
- Lancaster, J.; Hildrew, A.G. and Gjerlov, C. 1996. Invertebrate drift and longitudinal transport process in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(3): 572-582.
- Levine, S.A.; Cohen, D. and Hastings, A. 1984. Dispersal strategies in patchy environments. *Theoretical Population Biology*, 26: 165-191.
- Light, T. 2003. Success and failure in a lotic crayfish invasion: the roles of hydrologic variability and habitat alteration. *Freshwater Biology*, 48(10): 1886-1897.

- Lopez, M. T. 1965. Estudios biológicos en *Aegla odebrechtti paulensis*, Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Boletim de Zoologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de São Paulo*, 25: 301-314.
- Luttrell, G.R.; Echelle, A.A.; Fisher, W.L. and Eisenhour, D.J. 1999. Declining status of two species of the *Macrhybopsis aestivalis* complex (Teleostei: Cyprinidae) in the Arkansas River Basin and related effects of reservoirs as barriers to dispersal. *Copeia*, 1999(4): 981-989.
- Lynch, B.R. and Rochette, R. 2007. Circatidal rhythm of free-roaming sub-tidal green crabs, *Carcinus maenas*, revealed by radio-acoustic positional telemetry. *Crustaceana*, 80(3): 345-355.
- Magris, R.A.; Bond-Buckup, G.; Magalhães, C.; Mantelatto, F.L.; Reid, J.W.; Elmoor-Loureiro, L.M.A.; Coelho, P.B.; Santana, W.; Buckup, L., Rocha, S.S.; Bueno, S.L.S.; Pinheiro, M.A.A.; D’Incao, F.; Ivo, C.T.C.; Neto, J.D.; Rodrigues, E.S.; Araujo, P.B.; Boos Júnior, H.; Duarte, L.F.A. 2010. Quantification of extinction risk for crustacean species: an overview of the National Red Listing process in Brazil. *Nauplius*, 18(2): 129-135.
- Manly, B.F.J. 1990. Multivariate statistical methods: a primer, 159 pp. Chapman and Hall, London.
- Manly, B.F.G. 2000. Multivariate statistical methods – a primer. 2nd ed. Boca Raton (FL): Chapman and Hall, London.
- Meyer-Rochow, V.B. 1994. Light-induced damage to photoreceptors of spiny lobsters and other crustaceans. *Crustaceana*, 67(1): 95-109.
- Momot, W.T. 1966. Upstream movement of crayfish in an intermittent Oklahoma stream. *American Midland Naturalist*, 75(1): 150-159.

- Morales J.M. and Ellner, S.P. 2002. Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: The importance of behavior. *Ecology*, 83(8): 2240-2247.
- Naura, M. and Robinson, M. 1998. Principles of using river habitat survey to predict the distribution of aquatic species: an example applied to the native white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Aquatic Conservation*, 8: 515-527.
- Nilsson, C.; Reidy, C.A.; Dynesius, M. and Revenga, C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308(5720): 405-408.
- Palmer, J.D. 1995. The biological rhythms and clocks of intertidal animals. Oxford University Press, New York.
- Patterson, T.A.; Thomas, L.; Wilcox, C.; Ovaskainen, O. and Matthiopoulos, J. 2008. State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(2): 87-94.
- Pérez-Losada, M.; Jara, C.G.; Bond-Buckup, G. and Crandall, K.A. 2002. Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura: Aeglididae): assigning priorities for aquatic habitat protection. *Biological Conservation*, 150: 345-353.
- Robinson, C.A.; Thom, T.J. and Lucas, M.C. 2000. Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshwater Biology*, 44(3): 509-521.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYS 2.1: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Exeter Software, New York.
- Santos, S.; Ayres-Peres, L.; Cardoso, R.C.F. and Sokolowicz, C.C. 2008. Natural diet of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Crustacea, Anomura, Aeglididae). *Journal of Natural History*, 42(13-14): 1027-1037.
- Santos, S.; Bond-Buckup, G.; Pérez-Losada, M.; Bartholomei-Santos, M.L. and Buckup, L. 2009. *Aegla manuinflata*, a new species of freshwater anomuran

- (Decapoda: Anomura: Aeglididae) from Brazil, determined by morphological and molecular characters. *Zootaxa*, 2088: 31-40.
- Schütze, S.; Stein, H. and Born, O. 1999. Radio telemetry observations on migration and activity patterns of restocked noble crayfish *Astacus astacus* (L.) in the small river Sempt, North-East of Munich, Germany. *Freshwater Crayfish*, 12: 688-695.
- Skajaa, K.; Ferno, A.; Lokkeborg, S. and Haugland, E.K. 1998. Basic movement pattern and chemo-oriented search towards baited pots in the edible crab (*Cancer pagurus* L.). *Hydrobiologia*, 371/372: 143-153.
- Smith, I.P.; Collins, K.J. and Jensen, A.C. 1998. Movement and activity patterns of the European lobster, *Homarus gammarus*, revealed by electromagnetic telemetry. *Marine Biology*, 132(4): 611-623.
- Smouse, P.E.; Long, J.C. and Sokal, R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 35(4): 627-632.
- Sokal, R.R. 1979. Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28(2): 227-232.
- Sokolowicz, C.C.; Ayres-Peres, L. and Santos, S. 2007. Atividade nictimeral e tempo de digestão de *Aegla longirostri* (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Iheringia, Série Zoologia*, 97(3): 235-238.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.
- Steinberg, E.K. and Kareiva, P.M. 1997. Challenges and opportunities for empirical evaluation of “spatial theory”, p. 368, In: Tilman, D and Kareiva, P.M. (eds), *Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press

- Sutherland, W.J. 1996. From individual behaviour to population ecology. Oxford, University Press, UK.
- Turchin, P. 1998 Quantitative analysis of movement: Measuring and modelling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Turner, H.V.; Wolcott, D.L.; Wolcott, T.G. and Hines, A.H. 2003. Post-mating behavior, intramolt growth, and onset of migration to Chesapeake Bay spawning grounds by adult female blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 295(1): 107-130.
- Uttinger, J.; Roth, C. and Peter, A. 1998. Effects of environmental parameters on the distribution of bullhead *Cottus gobio* with particular consideration of the effects of barriers. *Journal of Applied Ecology*, 35(6): 882-892.
- Watson III, W.H.; Vetrovs, A. and Howell, W.H. 1999. Lobster movements in an estuary. *Marine Biology*, 134(1): 65-75.
- Wolcott, T.G. 1995. New options in physiological and behavioral ecology through multichannel telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1-2): 257-275.

Table 1. *Aegla manuiinflata*. Data of animals used on radio-telemetry experiment on Southern Brazil on February/2009. CL = Cephalothorax Length; RPL = Right Propod Length; LPL = Left Propod Length; PH = Propod Height; W = Weight of animal and TF – Transmitter Frequency.

Individual	CL (mm)	RPL (mm)	LPL (mm)	PH (mm)	W (g)	TF (MHz)
1	18.64	15.02	17.71	11.06	4.72	150.019
2	19.02	16.94	13.18	11.17	4.72	150.037
3	19.23	14.21	16.48	11.10	4.77	150.057
4	18.64	14.31	16.51	10.52	4.64	150.097

Table 2. *Aegla manuinflata*. Displacement of four individuals (1, 2, 3 and 4) monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009.

	Displacement (m)					
	Minimum	Maximum	Minimum	Maximum	Mean \pm sd	Total
	(3h)	(3h)	(24h)	(24h)	(8 days)	(8 days)
1	0	24	4.5	40.5	2.48 \pm 4.39	134
2	0	16.5	5.5	39	3.24 \pm 4.08	175
3	0	9.5	2.0	21	1.33 \pm 1.86	69
4	0	21	1.5	41	1.67 \pm 3.09	90.5
Mean	0	17.75	3.37	35.37	-	117.87

Table 3. *Aegla manuinflata* Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009: total sum in meters of displacements of four individuals, and in parenthesis the percentage (%) downstream and upstream during eight days of observation.

Displacement (m)	Day 1	Day 2	Day 3	Day 4	Day 5	Day 6	Day 7	Day 8	Total
Total downstream	6.5	14.5	20	45	11.5	23	20.5	31	172
	(46.4)	(11.9)	(42.6)	(73.2)	(31.5)	(23.6)	(38.7)	(82.7)	(36.7)
Total upstream	7.5	107	27	16.5	25	74.5	32.5	6.5	296.5
	(53.6)	(88.1)	(57.4)	(26.8)	(68.5)	(76.4)	(61.3)	(17.3)	(63.3)
Total displacement	14	121.5	47	61.5	36.5	97.5	53.05	37.5	468.5

Table 4. *Aegla manuinflata*. Circular statistical results indicating periods of higher circadian activity of four individuals. Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009. (*) Represents significant difference using Rayleigh’s Test.

	Indiv. 1	Indiv. 2	Indiv. 3	Indiv. 4
Mean Vector (μ)	02:25 a.m.	00:55 a.m.	00:35 a.m.	11:43 p.m.
Length of Mean Vector (r)	0.366	0.202	0.238	0.221
Rayleigh Test (Z)	21.116	8.076	5.838	5.776
Rayleigh Test (p)	6.75E-10*	3.11E-4*	0.003*	0.003*

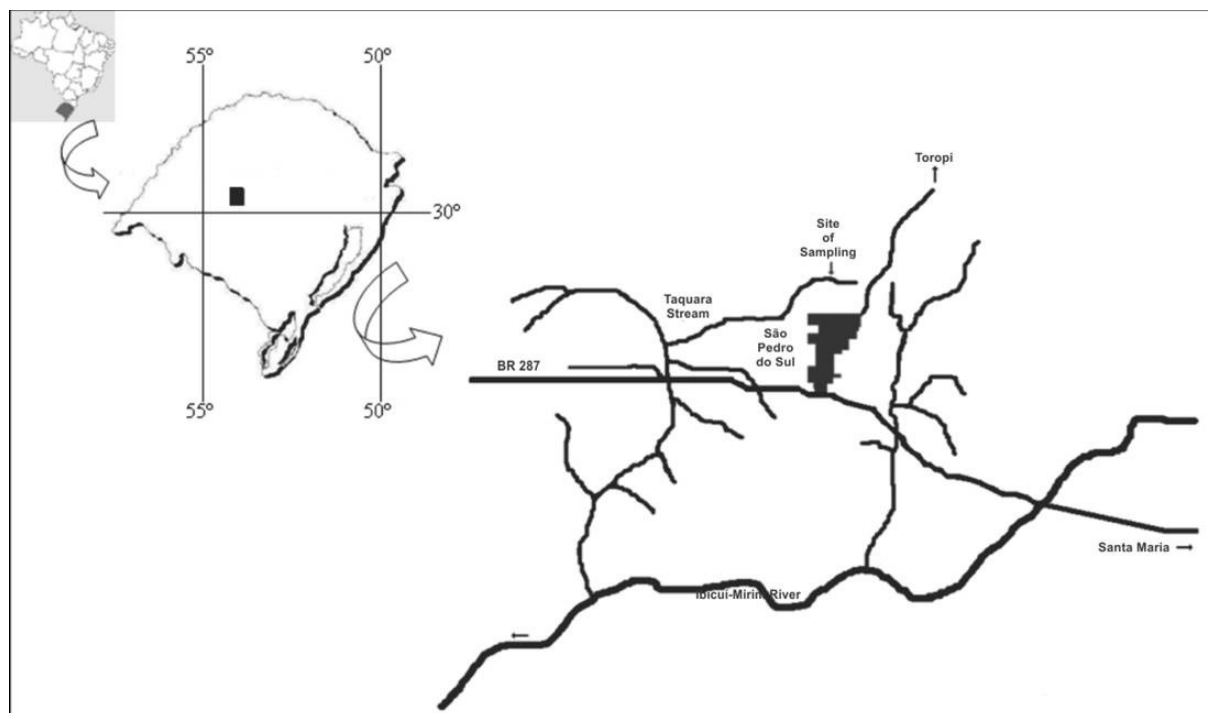


Figure 1. Schematic representation of localization of Passo da Taquara Stream on Southern Brazil.

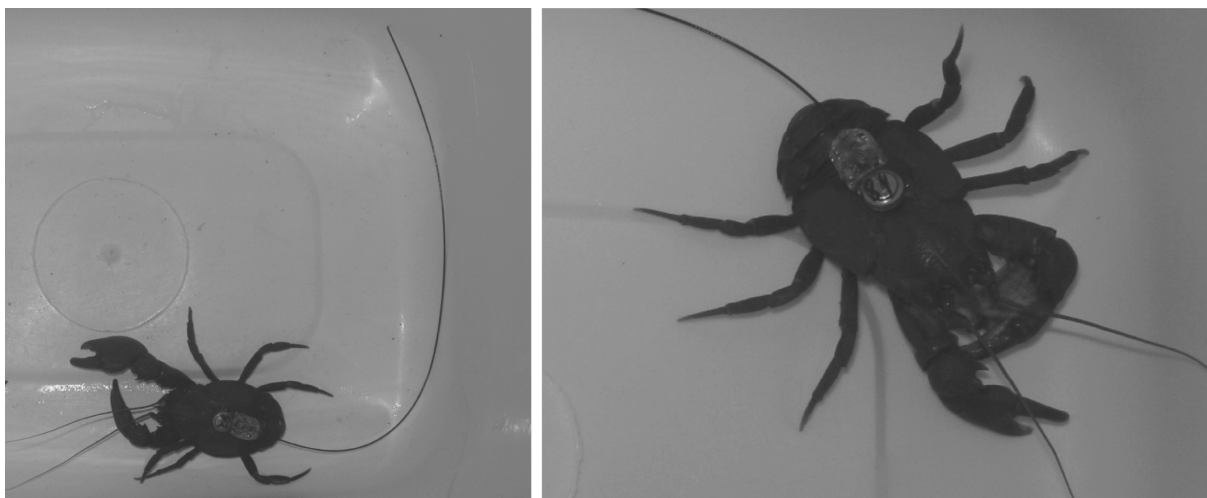


Figure 2. *Aegla manuiinflata*. Aeglid with transmitter attached on its cephalothorax.

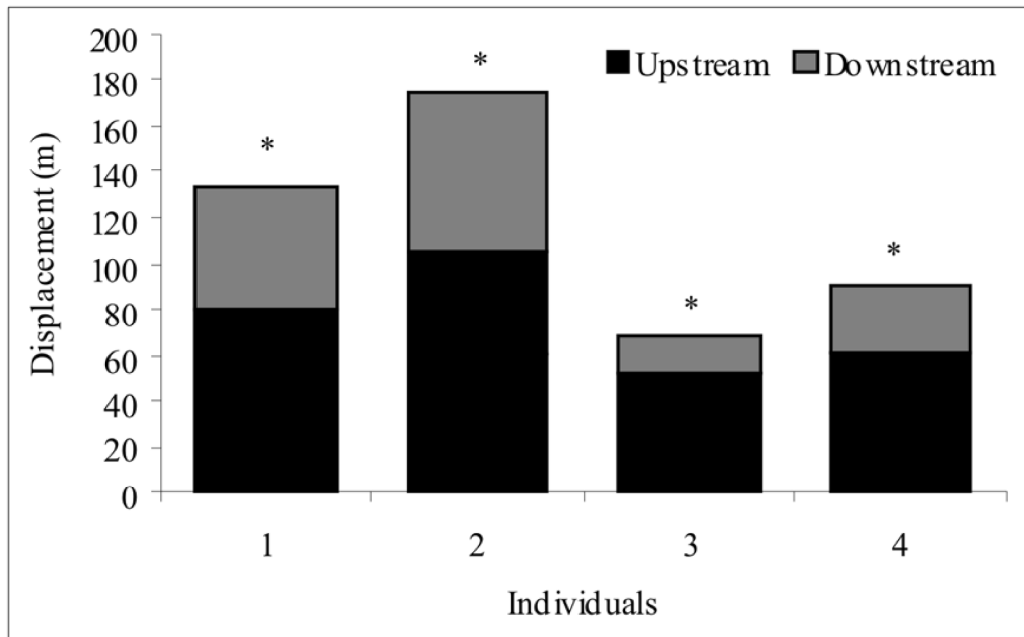


Figure 3. *Aegla manuinflata*, animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009: displacement of four individuals (1, 2, 3 and 4) downstream and upstream during eight days of observation. (*) Represents significant difference using χ^2 test ($p < 0.0001$).

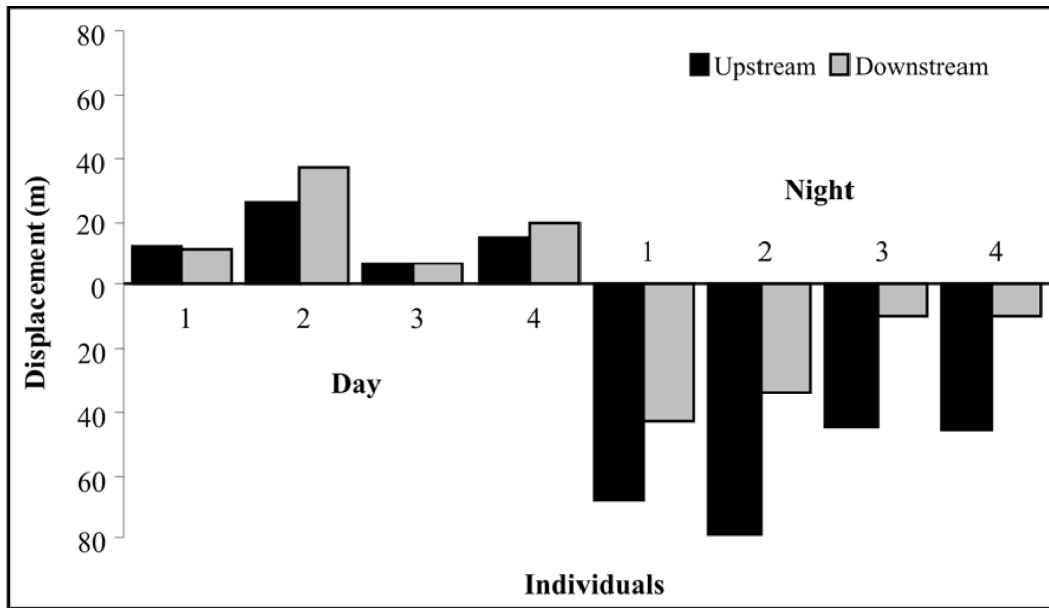


Figure 4. *Aegla manuinflata*. Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009: displacement of four individuals (1, 2, 3 and 4) downstream and upstream during eight days of observation considering displacement on day time (9 a.m., 12 a.m., 3 p.m. and 6 p.m.) and night time (12 p.m., 3 a.m., 6 a.m. and 9 p.m.).

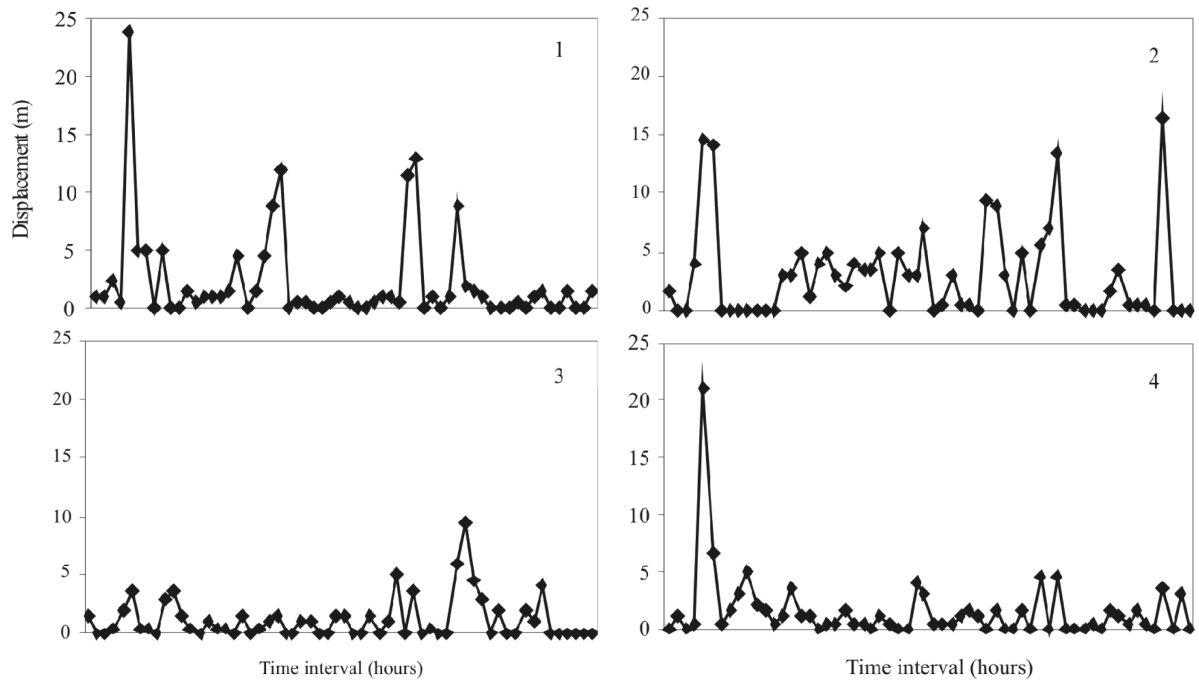


Figure 5. *Aegla manuinflata*. Daily locomotion activity (at each three hours) of four individuals. Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009.

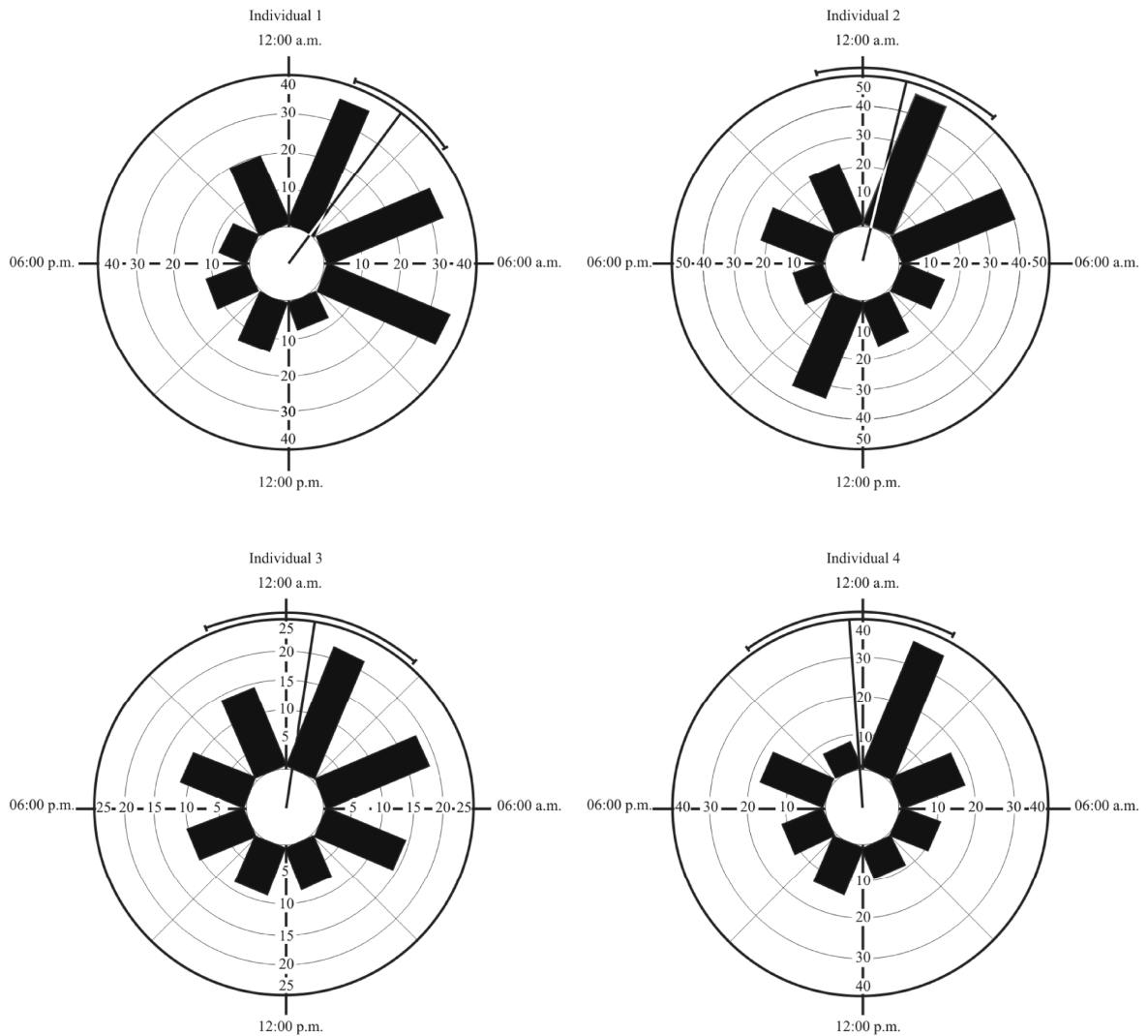


Figure 6. *Aegla manuinflata*. Circadian activity of four individuals during seven days of observation (at each three hours). Bars represent the total sum of displacement (in meters) and vectors indicate the average and confidence intervals (95%). Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009.

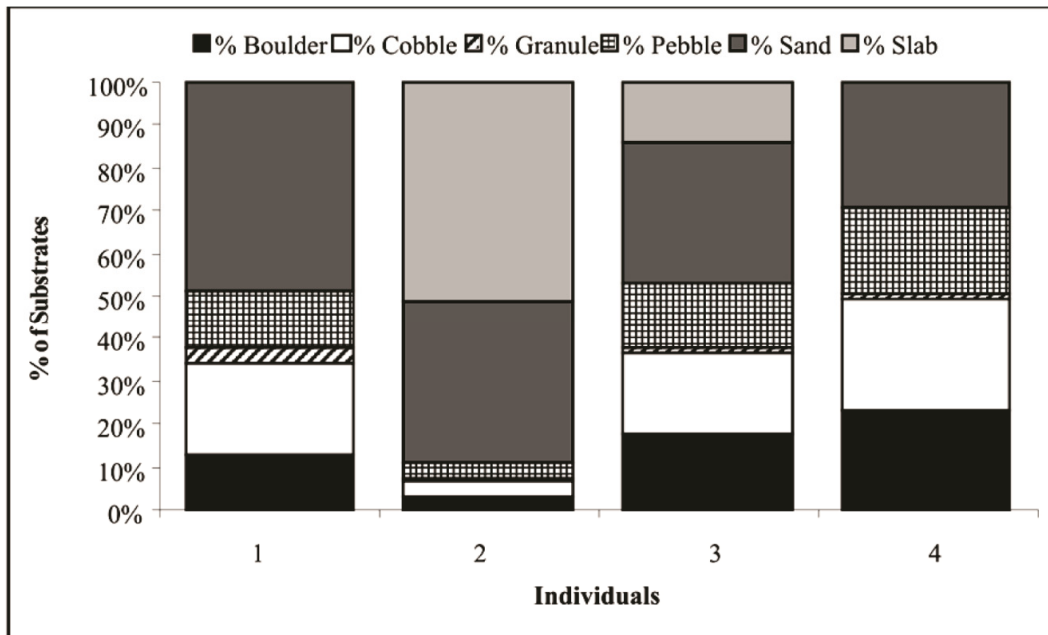


Figure 7. *Aegla manuinflata*. Occupation percentage of different types of substrate (sand, cobble, granule, slab, boulder and gravel) by four individuals (1, 2, 3 and 4) at natural environment. Animals monitored by radio-telemetry at a stream on Southern Brazil on February/2009.

Considerações finais

Com a realização desse estudo começou-se a preencher uma lacuna a respeito do conhecimento sobre o comportamento agressivo dos anomuros de água doce. Apesar de ser um grupo com forte endemismo e ter sido amplamente estudado sob diversos aspectos nas últimas décadas, pouca atenção foi concentrada em tentar entender o comportamento desses animais. A elaboração dessa tese implicou no início de uma nova linha de pesquisa no Brasil, e como tal, necessitou ser meticulosamente pensada e executada. A realização de experimentos com manutenção de organismos vivos em laboratório, apesar de ser o ideal para esse tipo de estudo, levantou algumas dificuldades, como a sobrevivência dos mesmos. Assim, o primeiro obstáculo enfrentado seria como mantê-los vivos e em condições ideais para o experimento, depois de adequadas as condições de manutenção, outro problema enfrentado seria como obter imagens com qualidade suficiente para que atos sutis, como os realizados com as antenas e/ou antênulas e/ou maxílípodos fossem acompanhados. O que gerou um grande esforço, e muitas tentativas, em diversas condições de iluminação, tamanhos de arenas, disposição da câmara filmadora, até chegar ao que foi considerado o de melhor qualidade, só assim podendo realizar as pesquisas que foram descritas.

Eglídeos têm uma história evolutiva bem conhecida, apesar da existência de poucos registros fósseis, muito já se sabe e é aceito sobre os processos de colonização dos ambientes de água doce. Além disso, muitas espécies, principalmente as que ocorrem no Brasil, têm sua biologia e ecologia bem conhecidas. Apesar dos estudos sobre comportamento agressivo em crustáceos terem sido iniciados aproximadamente na década de 1950, no Brasil esse assunto raramente foi abordado. O conhecimento do

comportamento agressivo constitui importante base para o entendimento de uma série de relações entre os animais, tanto intra como interespecificamente, auxiliando a compreender muitos resultados obtidos em diversos outros tipos de estudos. O comportamento agonístico é uma faceta muito importante das relações entre os indivíduos dentro de uma população. Em estudos realizados previamente, avaliando aspectos bio-ecológicos dos eglídeos, muitas inferências foram realizadas, algumas das quais, foram possíveis averiguar aqui. Há muito tempo era discutida a capacidade de movimentos à montante por parte de *Aegla*, porém os estudos clássicos de captura e recaptura não ofereciam respostas precisas quanto a isso, o que foi satisfatoriamente respondido através do estudo com a técnica de rádio-telemetria. Além do que, várias comunicações sobre segregação espacial de machos e de fêmeas, através de observações em campo, ou de técnicas de coleta diferenciadas já haviam sido realizadas, comparando tais resultados com os que foram obtidos nesse estudo, pode-se dizer que uma das causas que pode levar a tal segregação seria a maior agressividade dos machos quando comparados às fêmeas, o que explicaria, em parte, muitas situações observadas em outros estudos.

Como referido anteriormente, no Brasil, são escassas as pesquisas sobre comportamento agressivo, e a base para esse tipo de estudo é a compreensão de que tipos de atos são realizados, ou seja, a elaboração de etogramas. Dessa forma, para realização dessa tese iniciou-se com a determinação de metodologias adequadas para observação desses animais em condições laboratoriais. Com base em estruturas utilizadas para análise do comportamento de lagostins, através de várias tentativas, adaptou-se uma metodologia que se mostrou eficiente para obtenção de dados de comportamento, em condições laboratoriais e noturnas, visto que, eglídeos apresentam hábitos preferencialmente noturnos, como já havia sido observado em estudos

realizados em laboratório e confirmou-se através da pesquisa em ambiente natural com *Aegla manuinflata*, na presente tese. A partir disso, realizou-se a descrição do comportamento agressivo de uma espécie de *Aegla*; esse etograma serviu de base para a realização dos demais estudos (Capítulo I).

Com a descrição do comportamento agressivo, verificou-se que os embates entre eglídeos cabem nas predições da Teoria dos Jogos, com animais iniciando os confrontos com atos de menor intensidade agressiva e à medida que o tempo passa, aumentando em intensidade. Tal comportamento é semelhante ao visto em outros crustáceos decápodos, porém, cabe destacar que eglídeos investem continuamente em encontros agressivos, enquanto em outros grupos, como lagostins e lagostas, depois de um vencedor (animal dominante) ser reconhecido, poucos encontros ocorrem (Capítulo I). Essas informações possibilitaram a continuidade dos estudos, e mais do que isso, permitiram, após a análise dos confrontos, a observação minuciosa dos vídeos, a formulação de muitas perguntas, algumas aqui respondidas, mas outras tantas ainda por serem investigadas. O fato de eglídeos serem agressivos, mesmo com co-específicos não surpreende, pois, riachos são ambientes com grande diversidade de animais, muitos dos quais, possíveis predadores, e eglídeos serem agressivos parece ser um requerimento mínimo para a sobrevivência, além disso, cabe ressaltar também a relação com outros indivíduos da população (competição por abrigo, parceiros sexuais, etc.).

Após a descrição do comportamento agressivo de *A. longirostri*, foi possível desenvolver outros estudos, analisando outros fatores, como a origem dos animais (Capítulo II) ou o sexo (Capítulo III). Os eglídeos apresentam uma história evolutiva relativamente bem conhecida. Esses animais tiveram uma origem marinha e as espécies mais antigas do grupo encontram-se na vertente do Pacífico do sul da América do Sul. Com isso, foi estudado o comportamento de quatro espécies de eglídeos, duas da

vertente do Pacífico e duas do Atlântico, e verificou-se que, de maneira geral, o comportamento agressivo é muito semelhante entre elas, porém o que se modifica é a frequência com os atos são realizados, e, por conseguinte, sua intensidade. Observou-se que uma espécie da vertente do Atlântico, a mais derivada, *A. longirostri*, foi a que apresentou a maior intensidade agressiva, enquanto a espécie mais basal, da vertente do Pacífico, *Aegla denticulata denticulata* foi a menos agressiva. Com isso, levantou-se a hipótese de que, possivelmente o comportamento agressivo seja conservado entre os eglídeos, porém, ao longo do tempo evolutivo, deve ter ocorrido uma mudança na frequência com que os atos ocorrem (Capítulo II). A realização dessa etapa forneceu informações que podem vir a colaborar com um maior entendimento do relacionamento desses animais. Porém, ainda faz-se necessário expandir não apenas o número de espécies estudadas, bem como os diferentes habitats por elas explorados, assim, se conseguirá responder, com precisão se as adaptações comportamentais são uma resposta ligada com a origem e a filogenia do grupo, ou estão mais relacionadas às pressões ambientais por eles sofridas.

A maioria dos estudos avaliando o comportamento agonístico de crustáceos foi realizado utilizando machos das espécies. Porém, compreender se as fêmeas apresentam a mesma motivação agressiva é muito importante para traçar um perfil completo do comportamento dos animais. Fêmeas de *A. longirostri* e *A. manuinflata* apresentaram marcada agressividade quando realizados confrontos intra-específicos, ambas as espécies apresentaram padrões muito similares de comportamento, e verificou-se que *A. longirostri* foi a espécie com maior intensidade agressiva (Capítulo III). Como mencionado anteriormente, esse resultado pode ter forte relação com que já foi observado para muitas espécies de eglídeos em estudos de biologia e ecologia, os machos são maiores e mais agressivos pois apresentam um maior investimento na

competição por parceiros sexuais, enquanto isso, possivelmente para as fêmeas os custos de investir em confrontos sejam maiores que os benefícios, mas em algumas situações, esses benefícios podem se elevar, então os animais se engajam em interações agressivas. Porém, seria interessante avaliar as interações entre machos e fêmeas para possibilitar uma resposta mais exata a cerca da agressão entre os sexos.

A despeito de todos experimentos realizados em condições laboratoriais, seguia a questão de como eglídeos se comportam em ambiente natural. Observações sobre o comportamento desses animais tornam-se muito difíceis a partir do fato de os mesmos normalmente refugiarem-se em baixo de rochas nos arroyos, além disso, eles apresentam uma coloração muito semelhante ao substrato, o que dificulta ainda mais o seu acompanhamento. Para resolver esse problema, e compreender um pouco de como eglídeos agem em hábitat natural, utilizou-se uma técnica ainda inédita para o estudo dos crustáceos no Brasil, a rádio-telemetria. Com esse estudo verificou-se que *A. manuinflata* é capaz de grandes deslocamentos à montante, principalmente no período de menor intensidade luminosa. Essas informações contribuem muito para o que já se conhecia a respeito da biologia dos eglídeos, e também permite melhorar as condições de cultivo, a partir do momento em que se conhece seu ritmo circadiano e fornece mais uma informação relevante quando tratada a preservação das espécies, já que, com esse estudo, comprovou-se que o movimento à montante é o mais usual para os animais, então, enfatizando a importância de preservar os ambientes naturais visando a conservação das espécies de eglídeos, visto que, a construção de grandes barreiras artificiais pode bloquear o deslocamento de eglídeos à montante (Capítulo IV).

Em síntese, os principais resultados encontrados ao longo dos quatro capítulos foram:

- ◆ *Aegla longirostri* mostrou um comportamento agonístico fortemente marcado pelo uso das antenas e quelípodos;
- ◆ Vinte e seis atos comportamentais foram descritos, dos quais, dezesseis foram classificados como agonísticos;
- ◆ Uma tabela de intensidade dos atos agressivos foi desenvolvida especificamente para eglídeos;
- ◆ Machos vencedores apresentam uma intensidade agressiva superior a verificada para animais perdedores;
- ◆ Padrão comportamental semelhante a outros crustáceos, porém com algumas peculiaridades, como a realização de atos como empurrar, subir e virar o oponente;
- ◆ Eglídeos não apresentaram perda de apêndices ou lesões sérias durante os confrontos.
- ◆ Quatro espécies (*A. abtao*, *A. d. denticulata*, *A. longirostri* e *A. manuinflata*) de eglídeos, todos os animais do sexo masculino, com diferentes origens e posições filogenéticas, apresentaram atos agressivos muito semelhantes, porém, com uma frequência de realização distinta;
- ◆ *Aegla denticulata denticulata* apresentou tanatose durante uma interação agressiva, comportamento até então não registrado para eglídeos;
- ◆ O período de latência (1°, 2° e 3°) foi superior a todos os encontros agressivos;
- ◆ *Aegla longirostri*, da vertente do Atlântico, foi a que apresentou maior intensidade agressiva média tanto para vencedores como para perdedores, enquanto *A. d. denticulata*, do Pacífico, apresentou a menor intensidade agressiva média para vencedores e perdedores;

-
- ◆ Foi verificada reversão da dominância, a partir do segundo encontro agonístico, ou seja. *Aegla manuinflata* apresentou a maior reversão de dominância (66,7%), enquanto *A. longirostri* a menor (21,05%);
 - ◆ Vencer o primeiro encontro foi um bom indicativo de ser o vencedor geral dos confrontos para machos das espécies mencionadas acima.
 - ◆ Fêmeas de eglídeos (*A. longirostri* e *A. manuinflata*) são agressivas quando pareadas em condições controladas;
 - ◆ Fêmeas lutaram ou usaram os quelípodos para prender ou agarrar a maior parte do tempo, sendo o segundo ato mais freqüente, o uso das antenas;
 - ◆ *Aegla longirostri* e *A. manuinflata* mostraram padrões similares de comportamento entre si e também com os machos das espécies.
 - ◆ Através da técnica de rádio-telemetria verificou-se que *Aegla manuinflata* é capaz de deslocar-se ativamente tanto à jusante como à montante;
 - ◆ Eglídeos (*A. manuinflata*) são capazes de transpor obstáculos, como pequenas cascatas (1 m);
 - ◆ *Aegla manuinflata* foi ativa principalmente durante à noite, em seu hábitat natural;
 - ◆ Houve entre os indivíduos de *A. manuinflata*, diferença na ocupação dos distintos substratos em ambiente natural.

Com esse estudo, foi possível traçar um padrão da agressividade e atividade em ambiente natural dos eglídeos, que são animais fundamentais para o funcionamento do ambiente onde ocorrem e encontram-se fortemente ameaçados devido a distúrbios causados nos ambientes onde vivem. A despeito das dificuldades em estabelecer protocolos consistentes de observação, adequar as metodologias para análise, bem como

da realização de um estudo em ambiente natural, durante um ciclo de 24h, por vários dias; com a finalização dessa tese, algumas questões foram respondidas, porém, muitas outras formuladas, como: 1) na presença de recursos, como alimentos ou parceiros sexuais, como esses animais se comportam?; 2) pareando animais com marcada diferença no tamanho corpóreo (cefalotórax), os confrontos progrediriam da mesma maneira como em animais com aproximadamente o mesmo tamanho?; 3) como se dariam as interações se realizadas entre sexos diferentes (macho x fêmea)?; 4) com mais espécies, de ambas as vertentes, Pacífico e Atlântico, o padrão de agressividade observado aqui se confirmaria?; 5) uma filogenia baseada em dados comportamentais entraria em acordo com o que já é conhecido da filogenia desses animais a partir de dados moleculares?; 6) eglídeos podem ser considerados territorialistas, ou apenas mantenedores de áreas de vida temporárias?. Entre muitas outras questões que poderão ser levantadas.

Os resultados apresentados aqui contribuem para um melhor conhecimento de Aeglidae, e permitirão futuras comparações com demais espécies que venham a ser estudadas. Espera-se que novas pesquisas sejam realizadas com distintas espécies de *Aegla*, apenas dessa maneira, poderá se testar os padrões observados, bem como investigar outros aspectos que não foram abordados aqui.

Anexo: “Normas dos periódicos”

Abaixo se encontram os endereços eletrônicos das revistas nos quais são disponíveis as normas utilizadas na elaboração de cada capítulo dessa tese (publicados, submetidos ou a serem submetidos).

Capítulo I – Description of the agonistic behavior of *Aegla longirostri* (Decapoda: Aeglidae).

Artigo publicado no Journal of Crustacean Biology:

<http://web.vims.edu/tcs/jcb.html?svr=www>

Capítulo II – Agonistic behavior in Aeglidae (Crustacea, Anomura) from the Pacific and Atlantic Slopes.

Artigo submetido para publicação na Naturwissenschaften:

<http://www.springer.com/life+sciences/journal/114?detailsPage=editorialBoard>

Capítulo III – As fêmeas de eglídeos (Crustacea, Anomura) são agressivas?

Artigo redigido nas normas da Revista Iheringia, Série Zoologia:

<http://www.scielo.br/revistas/isz/iinstruc.htm>

Capítulo IV – Radio-telemetry techniques in the study of displacement of freshwater anomurans.

Artigo publicado na Revista Nauplius.

http://www.crustacea.org.br/nauplius/Nauplius_Instructions%20for%20Contributors_March%202011.pdf