



GOVERNO DO ESTADO DO CEARÁ

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E
RECURSOS NATURAIS – PPGDR**

PAULO HENRIQUE PEREIRA NOBRE

**Estratégias comportamentais e dinâmicas de confronto dos caranguejos de água
doce do semiárido brasileiro**

CRATTO/CE

2024

PAULO HENRIQUE PEREIRA NOBRE

Estratégias comportamentais e dinâmicas de confronto dos caranguejos de água doce do semiárido brasileiro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri-URCA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. William Ricardo Amancio Santana

Coorientador: Prof. Dr. Alexandre Varaschin Palaoro

CRATO – CE

2024

PAULO HENRIQUE PEREIRA NOBRE

Estratégias comportamentais e dinâmicas de confronto dos caranguejos de água doce do semiárido brasileiro. Dissertação do Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do Cariri – URCA, para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

APROVADO EM: 30/07/2024

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. William Ricardo Amancio Santana (Presidente da banca) – Orientador
Instituição vínculo: Universidade Regional do Cariri – URCA

Assinatura



Documento assinado digitalmente

WILLIAM RICARDO AMANCIO SANTANA

Data: 30/07/2024 15:52:42-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Profa. Dra. Stefania Pereira Ventura dos Reis (Membro Externo da banca)
Instituição vínculo: Universidade de São Paulo - USP

Assinatura



Documento assinado digitalmente

STEFANIA PEREIRA VENTURA DOS REIS

Data: 30/07/2024 16:32:11-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. Samuel Cardozo Ribeiro (Membro Interno da banca)
Instituição vínculo: Universidade Federal do Cariri – UFCA

Assinatura



Documento assinado digitalmente

SAMUEL CARDOZO RIBEIRO

Data: 30/07/2024 19:37:13-0300

Verifique em <https://validar.it.gov.br>

DEDICATÓRIA

*Dedico a minha família, pai, irmão e em especial
a minha mãe, pois o pouco de bom que tenho
a oferecer, grande parte foi ela que me ensinou.
Obrigado mãe.*

AGRADESCIMENTOS

Nascido em uma família católica, não posso começar os agradecimentos de outra maneira, portanto... Agradeço primeiro a Deus por ter me concedido a paciência e a sabedoria, que peço quase todas as noites antes de dormir, para conseguir alcançar esse objetivo traçado em minha vida. Em segundo lugar, agradeço também a todos da minha família que me incentivaram a permanecer nessa luta que é o mestrado. Agradeço especialmente a minha mãe (motivo de tudo isso), pai e irmão. Agradeço também a minha namorada Aíla, por acreditar em mim muito mais do que eu mesmo (Te amo, minha...). Você me ajudou nesse mestrado tanto quanto qualquer outra pessoa. Sei que não sei expressar direito os meus sentimentos e considerações por vocês, mas quero que saibam que os admiro muito. Muito obrigado por tudo.

Como todos sabem, somos uma espécie com comportamento social e, portanto, não realizamos quase nada nas nossas vidas sem a influência e ajuda dos nossos semelhantes. Por isso, quero agradecer aos meus amigos que me ajudaram a dá mais esse passo importante na minha vida. Quero agradecer aos meus amigos, Carlito, Carlos, Juliana e Whanderson, que me ajudaram nas delicadas coletas da minha dissertação. Muito obrigado por terem aceitado sofrer junto comigo ao longo das três intensas coletas. Agradeço aos meus colegas e amigos do laboratório que também me ajudaram durante os experimentos. Quero agradecer a Universidade Regional do Cariri – URCA e ao Programa de Pós-graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais – PPGDR, por todo o suporte ao longo desses dois anos de mestrado. Agradeço também a Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico – FUNCAP, por todo o apoio financeiro ao meu projeto.

Agradeço a minha tia Ivone, por ser a minha segunda mãe, sou grato por tudo que fez em minha vida. Além da minha mãe, você foi a pessoa que mais se preocupou comigo, foi a pessoa que também esteve comigo no momento mais difícil da minha vida. Foi quem me aconselhou e me orientou nos momentos de irresponsabilidade. Foi quem também me deu apoio quando quis tentar uma vida diferente. Só quero que saiba, onde quer que esteja, tudo de bom que acontecer em minha vida será graças a você também.

Por fim, quero agradecer aos meu orientador Allysson Pinheiro e ao meu coorientador Alexandre Palaoro, por terem me ajudado e orientado durante esse processo de aperfeiçoamento profissional. Saiu do mestrado muito mais ciente do caminho que tenho que trilhar para conseguir alcançar o meu objetivo. Muito obrigo aos dois.

RESUMO

Os caranguejos de água doce que habitam rios e riachos na região semiárida brasileira enfrentam desafios complexos. Os corpos d'água nessa área recebem alta incidência solar durante todo o ano, o que eleva a temperatura da água e facilita a evaporação. A combinação de altas temperaturas e baixa pluviosidade, aliada à vegetação esparsa, faz com que esses riachos ofereçam poucas áreas de refúgio para organismos aquáticos durante os longos períodos de seca, tornando-se ambientes severo. Portanto, estudar o comportamento desses organismos aquáticos sob tais pressões ambientais é crucial para entender as interações desses caranguejos com o meio ambiente e como eles disputam os recursos presentes nesses lugares. Os objetivos desta dissertação são: descrever o repertório comportamental do caranguejo de água doce *Sylviocarcinus pictus*, que ocorre no rio Guaribas, um rio temporário no semiárido brasileiro, com ênfase nas estratégias comportamentais para viver em ambientes severo; e analisar como mudanças no valor do recurso alteram a dinâmica de confrontos agonísticos, usando o caranguejo de água doce *Kingsleya attenboroughi* como modelo. No primeiro artigo, nossos resultados demonstram que os caranguejos seguem o padrão esperado para os caranguejos de água doce, porém, apresentam frequências de quiescência maiores do que os caranguejos de água doce já estudados que ocorrem em ambientes com condições mais favoráveis. Isso sugere que esses diferentes padrões comportamentais podem ser adaptações para lidar com o estresse fisiológico de um ambiente aquático no semiárido brasileiro. No segundo artigo, nossos resultados demonstram que a discrepância entre as métricas usadas para estimar o custo do confronto ocorre devido à simplificação na relação entre a duração total da luta e o custo energético em confrontos estruturados em múltiplas fases, onde o acúmulo de custos não é linear ao longo de todas as fases da luta. Isso sugere que, em confrontos estruturados por fases, a análise da dinâmica do confronto através da análise sequencial e da duração das fases se mostrou melhor indicador de custo do confronto e motivação dos oponentes do que a métrica tradicionalmente usada, a duração total da luta.

Palavras-chaves: Caranguejos de água doce, semiárido brasileiro, ambiente severo, confrontos animais, valor do recurso.

ABSTRACT

Freshwater crabs that inhabit rivers and streams in the semiarid region of Brazil face complex challenges. The bodies of water in this area receive high solar incidence throughout the year, which raises the water temperature and facilitates evaporation. The combination of high temperatures and low rainfall, coupled with sparse vegetation, makes these streams offer few refuge areas for aquatic organisms during long dry periods, making them extreme environments. Therefore, studying the behavior of these aquatic organisms under such environmental pressures is crucial to understanding the interactions of these crabs with their environment and how they compete for the resources present in these places. The objectives of this dissertation are to describe the behavioral repertoire of the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus*, which occurs in the Guaribas River, a temporary river in the Brazilian semi-arid region, with an emphasis on behavioral strategies for living in extreme environments; and to analyze how changes in resource value alter the dynamics of agonistic encounters, using the freshwater crab *Kingsleya attenboroughi* as a model. In the first article, our results demonstrate that the crabs follow the expected pattern for freshwater crabs; however, they exhibit higher frequencies of immobility than freshwater crabs previously studied that occur in more favorable environments. This suggests that these different behavioral patterns may be adaptations to cope with the physiological stress of an aquatic environment in the Brazilian semi-arid region. In the second article, our results show that the discrepancy between the metrics used to estimate the cost of confrontation occurs due to the simplification in the relationship between the total duration of the fight and the energetic cost in confrontations structured in multiple phases, where the accumulation of costs is not linear throughout all phases of the fight. This suggests that in phase-structured confrontations, analyzing the dynamics of the confrontation through sequential analysis and phase duration proved to be better indicators of the cost of confrontation and the motivation of the opponents than the traditionally used metric, total fight duration.

Keywords: Freshwater crabs, Brazilian semiarid, extreme environment, animal confrontations, resource value.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Objetivo geral.....	13
Objetivos específicos.....	13
MÉTODOS.....	15
REFERÊNCIAS.....	16
ARTIGO 1.....	19
INTRODUÇÃO.....	22
METODOLOGIA.....	24
Área de estudo.....	24
Coleta e transporte dos caranguejos.....	24
Desenho experimental.....	25
Obtenção dos dados.....	26
Análise estatística.....	26
RESULTADOS.....	27
DISCUSSÃO.....	28
REFERÊNCIAS.....	33
ARTIGO 2.....	42
INTRODUÇÃO.....	45
METODOLOGIA.....	48
Coleta, transporte e manutenção dos caranguejos em laboratório.....	48
Desenho experimental.....	49
Obtenção dos dados.....	50
Análise sequencial do comportamento.....	52
Análise estatística.....	53
RESULTADOS.....	55
Análise sequencial do comportamento.....	55
Resultados tradicionais.....	57
Resultados focados na dinâmica.....	58
DISCUSSÃO.....	65
REFERÊNCIAS.....	69
CONCLUSÃO GERAL.....	74

LISTA DE FIGURAS

Artigo 1	16
Figura 1. Mapa da localização do ponto de coleta dos caranguejos adultos de <i>Sylviocarcinus pictus</i> . a= índice pluviométrico da Bacia do Parnaíba. b= localização do ponto de coleta e do Rio Guaribas dentro da Bacia do Parnaíba. c-f= imagens do Rio Guaribas mostrando o leito rochoso e o desmatamento da mata ciliar no ponto de coleta.	37
Figura 2. Tempo médio em minuto gasto com cada grupo comportamental pelos caranguejos adultos de <i>Sylviocarcinus pictus</i> em condições de laboratório. a= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental quiescência entre o dia, período de luz branca, e noite, período de luz vermelha; b= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental quiescência entre fêmeas e machos; c= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental atividade entre o dia, período de luz branca, e noite, período de luz vermelha; d= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental atividade entre fêmeas e machos. * indica uma diferença significativa.	38
Figura 3. Atividade comportamental diária dos caranguejos adultos de <i>Sylviocarcinus pictus</i> em condições de laboratório. As frequências dos comportamentos em cada hora foram calculadas a partir da média da duração diária de cada comportamento a cada hora.	39
Artigo 2	41
Figura 1. Análise sequencial do comportamento agonístico dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> submetidos a: (A) Tratamento com lutas sob o estímulo do recurso abrigo. (B) Tratamento com lutas sob o estímulo do recurso comida. (C) Tratamento controle, com lutas sem a presença do estímulo. Os círculos representam comportamentos; seu tamanho e cor correspondem à porcentagem do total de comportamentos observados. As setas indicam transições significativas entre comportamentos; a espessura das setas corresponde à probabilidade de transição.	55
Figura 2. Tempo total da luta em segundos, proporção do comportamento apertar e a proporção de cada fase da luta dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> sob tratamentos com os recursos abrigo, comida e controle (i.e., sem recurso). (A) A diferença na duração total da luta dos competidores entre cada tratamento. (B) A diferença na proporção do tempo gasto com o comportamento apertar ao longo da luta em cada tratamento. (C) A diferença na proporção de tempo gasto com a fase 2 da luta entre cada tratamento. (D) A diferença na proporção de tempo gasto com a fase 3 da luta entre cada tratamento. As proporções das fases são calculadas dividindo o tempo de cada fase pela duração total da luta do respectivo tratamento. Os <i>whiskers</i> representaram o desvio padrão. Letras iguais, indicam resultados semelhantes e letras diferentes indicam uma diferença significativa entre os resultados.	58

LISTA DE TABELAS

Artigo 1	16
Tabela 1. Etograma composto de categorias e descrição dos atos comportamentais de machos e fêmeas adultos de <i>Sylviocarcinus pictus</i> , em condições de laboratório.	35
Tabela 02. Frequência, distinta por fotoperíodo e sexo, do tempo gasto em cada ato comportamental pelos caranguejos adultos de <i>Sylviocarcinus pictus</i> em condições de laboratório.	36
Artigo 2	41
Tabela 1. Etograma com a descrição do comportamento agonístico de machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> , em condições de laboratório.	50
Tabela 2. Codificação representando o conjunto de dados das transições comportamentais dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> submetido ao tratamento controle, sem recurso....	52
Tabela 3. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> submetido ao tratamento com o abrigo como recurso.	60
Tabela 4. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> submetido ao tratamento com a comida como o recurso.	61
Tabela 5. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> submetido ao tratamento controle, sem recurso.	62
Tabela 6. Frequência dos comportamentos exibidos pelos competidores machos adultos de <i>Kingsleya attenboroughi</i> ao longo das lutas sob os tratamentos com os recursos abrigo, comida e controle, sem recurso.	64

INTRODUÇÃO GERAL

Os estudos comportamentais são cruciais para a compreensão de aspectos da ecologia e biologia dos animais (Del-Claro 2010). Em animais como os caranguejos de água doce, as investigações comportamentais são essenciais para a obtenção de informações sobre as interações intraespecíficas e também interações com o meio ambiente (Sant'Anna et al. 2014). Nesse aspecto, o repertório comportamental das espécies é considerado o estudo base para melhor entender os aspectos da ecologia e biologias dos animais (Del-Claro 2010), facilitando a compreensão sobre as interações ecológicas com o ambiente. Para isso, são elaborados etogramas com descrições sistemáticas e organizadas dos comportamentos apresentados pelas espécies, onde são revelados padrões comportamentais sobre alimentação, forrageio, acasalamento e as interações intraespecíficas (Azevedo et al. 2018). Além disso, dentre as interações intraespecíficas, aquelas que são marcadas por comportamentos agressivos são denominadas de encontros agonísticos ou simplesmente de confrontos animais, e geralmente ocorrem em resposta a disputas por recursos indivisíveis, como: comida, abrigo, território e até mesmo parceiros sexuais (Hardy e Briffa 2013). Nos caranguejos em geral, esses confrontos são importantes fatores das interações sociais, permitindo que os indivíduos aumentem suas chances de acesso a recursos limitados, o que, por sua vez, aumenta a probabilidade de sobrevivência e sucesso reprodutivo (Zhu et al. 2021). Entretanto, tanto essas interações sociais por acesso a recursos limitados quanto as interações com o meio ambiente, se tornam fatores ainda mais importantes na ecologia e biologia das espécies de caranguejos de água doce que ocorrem no semiárido brasileiro.

Os caranguejos de água doce que habitam rios e riachos na região semiárida brasileira enfrentam desafios complexos. Os corpos d'água nessa área recebem alta incidência solar durante todo o ano, o que eleva a temperatura da água e facilita a evaporação (Prado 2003, Wallace et al. 2015). A combinação de altas temperaturas e baixa pluviosidade, aliado a vegetação esparsa nesse ambiente semiárido faz com que esses riachos ofereçam poucas áreas de refúgio para organismos aquáticos durante os longos períodos de seca, tornando-se ambientes severo (Waterman 1999; Tobler et al. 2017). Portanto, estudar o comportamento desses organismos aquáticos sob tais pressões ambientais é crucial para entender dois aspectos importantes: um, como são as interações desses caranguejos com o meio ambiente, e dois, como eles disputam os recursos (abrigo e comida) presentes nesses lugares.

Os caranguejos de água doce da região Neotropical estão distribuídos em duas famílias: Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. Com uma distribuição altitudinal que pode alcançar até 3000 metros de altitude, as espécies dessas famílias ocorrem em uma grande variedade de habitats, como rios de planícies e montanhas, riachos, lagos, pântanos, cachoeiras e até mesmo cavernas (Magalhães e Türkay 2008; Magalhães e Türkay 2010; Cumberlidge et al. 2014). Eles são comumente encontrados associados a troncos e raízes submersas, além de rochas e macrófitas aquáticas (Collins et al. 2006). No Brasil, esses caranguejos se concentram notavelmente nas bacias amazônica e do rio Paraguai (Magalhães 2003; Magalhães 2016), muito provavelmente devido às condições favoráveis oferecidas pelas vastas redes de rios, riachos, planícies e várzeas alagadas, pois são organismos que possuem uma relação estreita com os recursos hídricos.

No entanto, embora se concentrem nessas áreas, os caranguejos de água doce das duas famílias ocorrem em todas as grandes bacias hidrográficas do Brasil, incluindo as bacias do semiárido brasileiro (Magalhães 2003; Pinheiro e Santana 2016; Pralon et al. 2020; Santos et al. 2020a). Apesar da sua ampla distribuição, os caranguejos de água doce que habitam rios e riachos na região semiárida brasileira enfrentam desafios complexos. A maioria dessas espécies são endêmicas e possuem distribuição restritas aos trechos dos riachos que ficam na faixa de mata úmida nas encostas das chapadas, chamadas popularmente de brejos de altitude (Santos et al. 2020b; Araújo et al. 2022; Nobre et al. no prelo). Entretanto, no período de estiagem a água para de correr em grande parte dos trechos dos riachos em que esses caranguejos ocorrem, formando várias poças de água. Nesse período, a densidade populacional aumenta, pois os caranguejos são obrigados a se deslocarem para essas poças em busca de territórios com uma boa disponibilidade de recursos como, abrigo e comida. Portanto, esses recursos são muito valiosos para esses caranguejos, em especial no período de estiagem, mas ainda não entendemos os efeitos desses recursos sobre a dinâmica das interações agonísticas.

Objetivos

Objetivo geral

O objetivo desse trabalho é estudar os seguintes aspectos comportamentais dos caranguejos de água doce que ocorrem no semiárido brasileiro: (1) descrever o repertório comportamental do caranguejo de água doce *Sylviocarcinus pictus*, caranguejo que ocorre no rio Guaribas, rio temporário no semiárido brasileiro, dando ênfase nas estratégias comportamentais para viver em ambientes severo; (2) analisar como mudanças no valor do recurso alteram a dinâmica de confrontos agonísticos, usando o caranguejo de água doce *Kingsleya attenboroughi* como modelo.

Objetivos específicos

Artigo 1.

Descrever e quantificar o repertório comportamental do caranguejo de água doce *Sylviocarcinus pictus*, testando se há distinção comportamental entre os sexos e os fotoperíodos. Além disso, testar se há alguma modificação no padrão de atividade desses indivíduos quando comparado a estudos de observações comportamentais de espécies em ambientes mais favoráveis.

Artigo 2.

Testar como mudanças no valor do recurso alteram a dinâmica de confrontos agonísticos, testando não só as métricas convencionais (e.g., duração total da luta e intensidade do comportamento mais agressivo), mas também métricas menos usadas, como transições comportamentais e a duração das fases da luta. De acordo com a teoria de confrontos animais vigente, lutas mais longas serão mais intensas, logo o confronto terá um custo energético maior, indicando uma maior motivação dos oponentes para disputar o recurso, que por sua vez indica um maior valor atribuído ao recurso. Baseando-se na teoria

vigente, nossa hipótese é de que quando os indivíduos disputam recursos mais valiosos, os confrontos serão mais custosos, o que se manifestará na forma de lutas mais longas, transições mais rápidas para comportamentos agressivos, fase agressiva da luta proporcionalmente maior e uma maior intensidade do comportamento mais agressivo.

MÉTODOS

Para o primeiro artigo, coletamos dez caranguejos adultos (Pralon et al. 2018) de *Sylviocarcinus pictus*, cinco fêmeas e cinco machos, no rio Guaribas (06°48'23.09"S; 41°18'30.57"O) (Figura 1A, B), município de São Luis do Piauí, estado do Piauí, Nordeste do Brasil, entre os dias 13 e 17 de novembro de 2022. Coletamos os espécimes nos períodos diurno e noturno usando busca ativa e armadilhas tipo covão, iscadas com uma mistura de sardinha e bolacha. Para o segundo artigo, coletamos 30 caranguejos machos adultos (Martins et al. no prelo) de *Kingsleya attenboroughi* sem nenhum dano físico no período noturno usando o método de busca ativa em um riacho na localidade Sítio Cocos (07°22'31.13"S; 39°16'24.30"O), município de Barbalha, sul do estado do Ceará, nos meses de novembro e dezembro de 2023. Devido as condições laboratoriais, coletas de dados e desenhos experimentais serem distintos, para mais informações detalhadas desses tópicos ver os métodos dos respectivos artigos.

REFERENCIA BIBLIOGRÁFICA

- Azevedo, C. S., Barçante, L., Teixeira, C. P. (2018). Comportamento animal: uma introdução aos métodos e à ecologia comportamental, 1 ed Curitiba: Appris. 221p.
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A. M., Nobre, P. H. P., Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. Check List, 18 (2), 363–367. doi:10.15560/18.2.363
- Collins, P. A., Williner, V., Giri, F. (2006). Trophic relationships in Crustacea Decapoda of a river with floodplain. In: Elewa AMT, editor. Predation in organisms: a distinct phenomenon. Heidelberg: Springer Verlag; p. 59-86.
- Cumberlidge, N., Alvarez, F., Villalobos, J. L. (2014). Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): the Neotropical region, with an update on diversity. ZooKeys, 457, 133–157. doi:10.3897/zookeys.457.6598
- Del-Claro, K. (2010). Introdução à Ecologia Comportamental: um manual para o estudo do comportamento animal, 1 ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 128p.
- Hardy, I. C. W., Briffa, M. (2013). Animal contests. Cambridge University Press.
- Magalhães, C. (2003). Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. In: Melo GAS, editor. Manual de identificação dos Crustácea Decapoda de água doce do Brasil. São Paulo: Editora Loyola; p. 143-287.
- Magalhães, C., Türkay, M. (2008). A new species of *Kingsleya* from the Yanomami Indians area in the upper Rio Orinoco, Venezuela (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Pseudothelphusidae). Senckenbergiana biológica, 88(2), 231–237.
- Magalhães, C., Türkay, M. (2010). A new freshwater crab of the genus *Brasiliothelphusa* Magalhães and Türkay, 1986 from Rio Aripuanã, southern Amazon Region, Brazil (Decapoda: Pseudothelphusidae). Nauplius, 18 (2), 103–108.
- Magalhães, C. (2016). Avaliação dos pseudotelfusídeos (Decapoda: Pseudotelfusidae). In: Pinheiro MAA, Boos H (Eds) Livro Vermelho dos crustáceos do Brasil: avaliação 2010–2014. Sociedade Brasileira de Carcinologia, Porto Alegre, Brazil, 441–458.

- Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2016). A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171 (2), 365–372. doi:10.11646/zootaxa.4171.2.9
- Prado, D. E. (2003). As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC Editores. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: Universitária da UFPE; p 3-73.
- Pralon, B. G., N; Pinheiro, J. F., Damasceno, V. E. S., Cavalcante, J. G. F., Alves, D. F. R. (2018). Relative growth and onset of morphological sexual maturity of the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* in a river of the Caatinga of northeastern Brazil, *Invertebrate Reproduction & Development*. doi:10.1080/07924259.2018.1513874
- Pralon, B., Pinheiro, A. P., Santana, W. (2020). New species of freshwater crab genus *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Piauí, northeastern Brazil. *Nauplius*, 28, 1–9. doi:10.1590/2358-2936e2020021
- Sant’Anna, B. S., Andrade, D. R., Watanabe, T. T., Hattori, G. Y. (2014). Behavioral repertoire and substrate choice of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae). In: Ardovalini C, editor. *Crabs: global diversity, behavior and environmental threats*. Hauppauge (NY): Nova Science Publisher Inc; p. 57–73
- Santos, L. C., Tavares, M., Silva, J. R., Cervini, M., Pinheiro, A. P., Santana, W. (2020a). A new species of freshwater crab genus *Fredius* Pretzmann, 1967 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from a naturally isolated orographic forest enclave within the semiarid Caatinga in Ceará, northeastern Brazil. *PeerJ*, 8: e9370. doi:10.7717/peerj.9370
- Santos, L. C., Nascimento, W. M., Matos, H. S., Pinheiro, A. P., Silva, J. R. F. (2020b). The distribution of the freshwater crab *Fredius reflexifrons* (Ortmann, 1897) (Brachyura, Pseudothelphusidae) in an Environmental Protection Area of the Planalto da Ibiapaba, northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92 (1): e20180814. doi:10.1590/0001-5202020180814
- Tobler, M., Kelley, J. L., Plath, M., Riesch, R. (2018). Extreme environments and the origins of biodiversity: Adaptation and speciation in sulphide spring fishes. *Molecular Ecology*. 27:843–859. doi: 10.1111/mec.14497

Wallace, J., Waltham, N., Burrows, D., McJannet, D. (2015). The temperature regimes of dry-season waterholes in tropical northern Australia: potential effects on fish refugia. *Freshwater Science*. 34:663–678. doi: 10.1086/681278

Waterman, T. H. (1999). The evolutionary challenges of extreme environments (part 1). *Journal of Experimental Zoology*. 285, 326–359. doi:10.1002/(SICI)1097-010X(19991215)285:4;326:: AID-JEZ3;3.0.CO;2-T

Zhu, B., Wang, F., Su, X., Lu, Y., Zhang, H. (2021). Effect of different amount of food and female resource on competitive strategy and agonistic behavior of swimming crab (*Portunus trituberculatus*), *Aquaculture*.736471. doi:10.1016/j.aquaculture.2021.736471

**ARTIGO 1: ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS DO CARANGUEJO DE
ÁGUA DOCE *SYLVIOCARCINUS PICTUS* (CRUSTACEA, BRACHYURA,
TRICHODACTYLIDAE) EM AMBIENTES AQUÁTICOS ADVERSOS NA
REGIÃO DO SEMIÁRIDO BRASILEIRO**

**Submetido na revista *Ethology Ecology & Evolution*, com *Qualis* A3 e fator de
impacto 1.2.**

Estratégias comportamentais do caranguejo de água doce *Sylviocarcinus pictus* (Crustacea, Brachyura, Trichodactylidae) em ambientes aquáticos adversos na região do semiárido brasileiro

Ambientes severo, caracterizados por altas temperaturas e escassa pluviosidade, desafiam os indivíduos, levando-os além de seus desempenhos fisiológicos ótimos. Embora haja uma quantidade significativa de estudos sobre adaptações comportamentais em ambientes terrestres e semi-terrestres, os ambientes aquáticos permanecem ainda pouco estudados, apesar de sua fundamental influência no desempenho fisiológico dos organismos aquáticos. Neste estudo, selecionamos uma população de caranguejos *Sylviocarcinus pictus* no semiárido brasileiro para investigar se há diferenças comportamentais em comparação com outras espécies de ambientes menos adversos. Utilizando observações laboratoriais durante 72 horas consecutivas, registramos os comportamentos dos caranguejos em intervalos de 20 minutos a cada hora, totalizando 240 horas de análises. Os dados resultaram na construção de um etograma, no qual identificamos nove comportamentos, que foram agrupados em quatro categorias: quiescência, exploração ambiental, alimentação e autolimpeza. Observações de campo também foram realizadas. Nossos resultados mostram que indivíduos de *S. pictus* tendem a permanecer imóveis na maior parte do tempo em ambos os fotoperíodos, com maior atividade durante a noite. Em comparação com outras espécies, *S. pictus* mostrou-se ainda mais imóvel, em especial durante o dia, possivelmente em respostas as condições extremas do ambiente. No ambiente natural, observamos que os caranguejos se abrigam sob rochas durante o dia, possivelmente em resposta às condições adversas do ambiente. Esses resultados sugerem que os caranguejos desenvolveram estratégias comportamentais para otimizar o uso de energia em um ambiente aquático severo.

Palavras chave: repertório comportamental, caranguejo de água doce, Trichodactylidae, *Sylviocarcinus pictus*, semiárido brasileiro, alta temperatura, ambiente severo.

*Corresponding author: Paulo Henrique Pereira Nobre, Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri (URCA), 63100-000 Crato, CE, Brasil. (E-mail: paulohenriquenobre01@gmail.com)

INTRODUÇÃO

Ambientes severo podem ser caracterizados por temperaturas altas, pouca pluviosidade, ou qualquer outro parâmetro físico-químicos em níveis letais ou que retire o organismo de seu desempenho fisiológico ótimo (Waterman 1999; Tobler et al. 2017). Quando um organismo habita esse tipo de ambiente, ele precisará encontrar alguma forma de compensar esse severo ambiental ou poderá sofrer consequências, como ter o crescimento, reprodução e até a movimentação mais lentas quando comparado com outros organismos em ambientes menos severo (Begon et al. 2007). Para organismos ectotérmicos, a adaptação a esses ambientes pode ser ainda mais complexa, pois pode envolver uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais para conseguir viver e tolerar estes ambientes. Dentre estas, as adaptações comportamentais têm um papel destacado por serem alterações que respondem rapidamente a modificações nas condições ambientais. Anuros que ocorrem em regiões semiáridas, por exemplo *Proceratophrys cristiceps* e *Pithecopus hypochondrialis*, apresentam comportamentos de estivação durante os meses mais quentes do ano. Além disso, também procuram micro-habitats que sejam termicamente mais confortáveis, como fendas em troncos de árvores ou tocas no solo, para conseguir manter a temperatura corporal em níveis adequados (Navas et al. 2004). Já o lagostim de água doce *Cherax quinquecarinatus* que habitam riachos sazonais, além de terem uma habilidade mais refinada para detectar e encontrar locais úmidos, eles diminuem a complexidade e profundidade das tocas construídas para conservar energia ao longo dos períodos de secas e temperaturas mais elevadas (Emery-Butcher et al. 2022). Portanto, as modificações comportamentais se mostram importantes para que animais consigam ocupar e tolerar ambientes severo sem comprometer a homeostase.

Apesar de termos muitos estudos sobre alterações comportamentais dos animais sob condições extremas em ambientes terrestres e semi-terrestres (Wingfield et al. 2011; Woods et al. 2014; Sentis et al. 2015), os ambientes aquáticos permanecem sendo pouco estudados. Entretanto, os ambientes aquáticos também podem ser severos devido a sua complexidade. Alterações de temperatura, oxigenação, pH, dureza, e outras características físico-químicas da água podem influenciar o metabolismo de animais aquáticos. Dentre essas características a mais simples é a temperatura, na qual quanto maior a temperatura, menos teor de oxigênio estará difundido na água, dificultando a

respiração dos organismos aquáticos ao mesmo tempo que pode retirar o indivíduo da homeostase (Wallace et al. 2015, Dallas e Ross-Gillespie 2015). Em organismos aquáticos como os caranguejos, essas altas temperaturas induzem uma diminuição do consumo de oxigênio e da taxa de batimentos cardíaco resultando em uma diminuição das atividades (Issartel et al. 2005; Lillywhit e Navas 2006; Vianna et al. 2020).

Caranguejos que vivem em zonas entre-marés podem se aproveitar da transição entre os ambientes para contornar esse problema; uma vez que essas áreas são termicamente heterogêneas e podem possuir vários micro-habitat favoráveis, mudar de área é uma modificação comportamental que pode favorecer a manutenção da temperatura corporal (Lagerspetz e Vainio 2006; Halal et al. 2020). Porém, caranguejos que habitam corpos d'água em regiões continentais, como os rios e riachos nas regiões semiáridas, enfrentam desafios ainda maiores e mais complexos. Corpos d'água nessas áreas possuem incidência solar o ano todo, o que aumenta a temperatura da água e facilita a evaporação (Prado 2003, Wallace et al. 2015). Quando aliamos as altas temperaturas a pouca pluviosidade e a vegetação esparsa dos ambientes semi-áridos, esses riachos tendem a ser termicamente homogêneos e terem poucas áreas de refúgio para organismos aquáticos durante os longos períodos de estiagem, tornando-se um ambiente que pode ser considerado severo (Waterman 1999; Tobler et al. 2017). Portanto, estudar como organismos aquáticos respondem as pressões do meio torna-se importante para entender como esses organismos conseguem lidar com esses tipos de ambientes severo.

Dentre os grupos que habitam riachos em regiões semiáridas, podemos citar o caranguejo de água doce *Sylviocarcinus pictus* (H. Milne Edwards, 1853) (Decapoda, Trichodactylidae). Esta espécie está amplamente distribuída nas grandes bacias hidrográfica de pelo menos sete países da América do Sul (Cumberlidge et al. 2014; Magalhães 2016). No Brasil, esta espécie se estende das planícies da bacia hidrográfica Amazônica na região Norte a bacia do rio Parnaíba no semiárido do Nordeste brasileiro (Magalhães 2003; Magalhães 2016). Portanto, *S. pictus* se distribui em áreas que podemos considerar favoráveis, até áreas que podem ser consideradas severas no semiárido do Brasil, tornando-a uma espécie ideal para estudar as adaptações comportamentais dos animais aquáticos que ocorrem em ambientes adversos. Apesar dessa ampla distribuição, há poucas informações comportamentais sobre esta espécie, qual se limitam ao cuidado parental (Sant'Anna et al. 2013) e resistência a dessecação (Silva e Sant'Anna 2019). Isso é agravado quando percebemos que a maior parte da informação comportamental sobre

caranguejos de água doce da região neotropical foca em espécies que ocorrem em ambientes tipicamente favoráveis para as espécies, com temperaturas amenas, áreas de refúgio e maior pluviosidade (Valente & Edwards 1955; Zimmermann et al. 2009; Sant’Anna et al. 2014; Arias-Pineda et al. 2016). Portanto, neste estudo, selecionamos uma população de caranguejos *S. pictus* da região semiárida do Brasil para investigar, descrever e quantificar o repertório comportamental dos caranguejos adultos em um ambiente de laboratório. Além disso, também analisamos se há modificações nos padrões de atividade desses caranguejos em comparação com observações comportamentais de outras espécies de caranguejos de água doce que ocorrem em ambientes mais favoráveis.

METODOLOGIA

Área de estudo

Realizamos nossa coleta no rio Guaribas. Com uma extensão de 160 km, o rio Guaribas é um dos principais afluentes de caráter temporário da porção leste da sub-bacia Médio Parnaíba no sudeste do Piauí (Figura 1A, B) (Pessôa e Façanha 2016; Sousa et al. 2023). Inserido inteiramente na região semiárida brasileira e possuindo uma precipitação anual entre 600 e 900 mm (Figura 1A) distribuídos ao longo de três a quatro meses do ano, a região do rio Guaribas apresenta uma temperatura elevada o ano inteiro, em torno de 36 °C, e uma vegetação predominantemente de caatinga (Sousa et al. 2021). Tendo a pecuária e agricultura como as principais atividades humanas nessa região, o Guaribas apresenta fortes sinais de pressões antrópicas como a derrubada da mata ciliar ao longo de quase todo o seu curso, incluindo o local de coleta (Figura 01 C-E).

Coleta, transporte e manutenção dos caranguejos

Coletamos dez caranguejos adultos de *Sylviocarcinus pictus*, cinco fêmeas e cinco machos na fase intermuda e sem qualquer injúria corporal, no rio Guaribas

(06°48'23.09"S; 41°18'30.57"O) em um trecho de aproximadamente 300 metros (Figura 1 C), no município de São Luiz do Piauí, estado do Piauí, Nordeste do Brasil, entre os dias 13 e 17 de Novembro de 2022. Coletamos os espécimes nos períodos diurno e noturno usando busca ativa e armadilhas tipo covão feitas com garrafa PET e iscadas com uma mistura de sardinha e cracker. Utilizamos essa isca devido sua eficiência em experiências anteriores. As armadilhas ficaram instaladas 24 horas por dia durante todo o período de coleta, posicionadas sempre próximo as margens do rio, e durante o dia preferencialmente nas áreas sombreadas também próximo as margens do rio. Identificamos os sexos dos caranguejos ainda no local de coleta, com a presença de gonópodos nos machos e de pleópodos nas fêmeas (Magalhães 2003). Após a coleta, acondicionamos os caranguejos individualmente em potes plásticos com água do local aerada e os transportamos até o laboratório em caixas térmicas.

Em laboratório, mensuramos a largura da carapaça (distância entre os primeiros espinhos pós-orbitais da carapaça) dos caranguejos usando um paquímetro digital, precisão de 0,01 mm. Os machos variaram de 34,68 a 44,20 mm em largura da carapaça e as fêmeas de 37,93 a 39,95 mm. Posteriormente, os aclimatamos individualmente por dez dias em aquários de vidro (40 x 30 x 30 cm) (Fig. 2A) com as laterais recobertas com material opaco para minimizar a visualização dos indivíduos em aquários próximos. Cada aquário continha areia e rochas, como no local de coleta (Fig. 1D-E), configurados para permitir a emersão dos caranguejos e proporcionar locais de refúgio para a sua segurança. Além disso, os aquários foram preenchidos com 15 litros de água em temperatura ambiente, mantida em um sistema de circulação fechado, equipado com filtros UV e SUMP, responsáveis pela filtragem química, mecânica e biológica. Durante esse período, alimentamos os indivíduos duas vezes ao dia com filé de peixe. Antes de fornecer o alimento, sempre mensuramos a temperatura e pH da água, o qual variou de 25,6 °C a 27,9 °C e 6,50 a 7,78 respectivamente. Ainda no período de aclimação, realizamos um teste para verificar a adequação dos equipamentos de filmagem, aquários e elaborar um etograma baseado em Zimmermann et al. (2009) com a descrição dos comportamentos mais comuns exibidos pelo *S. pictus* (Tabela 1).

Desenho experimental

Após o período de aclimatação, filmamos todos os caranguejos individualmente por 72 horas ininterruptas usando uma câmera SJ8 AIR em cada aquário, posicionada perpendicularmente ao eixo do aquário. Durante o fotoperíodo noturno, utilizamos lâmpadas vermelhas de led (25 W) para possibilitar a gravação dos caranguejos e evitar interferência no comportamento dos indivíduos, visto que os crustáceos apresentam baixa sensibilidade a esse espectro de luz (Hazlett 1966). Dessa forma, o fotoperíodo durante o experimento foi de 12 horas de luz branca de led (dia) e 12 horas de luz vermelha (noite), ambas as luzes foram controladas por temporizador digital (FEC Eletrônica). O processo de transição da noite para o dia foi programado para iniciar às 05:00 am, com duração de 20 minutos. E a transição do dia para noite programado para iniciando às 05:00 pm, com o mesmo tempo de duração de 20 minutos. A lâmpada vermelha foi controlada por um temporizador digital bivolt Lcd programável de tomada, programado para ligar as lâmpadas às 05:00 pm e desligar às 05:20 am.

Obtenção dos dados

Utilizamos o software livre de análise de vídeo/áudio BORIS - Behavioral Observation Research Interactive Software (versão 7.13.9) para contabilizar a quantidade de tempo que os caranguejos ficaram em cada ato comportamental. Este software permite uma análise mais refinada da frequência dos atos comportamentais, usando o etograma construído pelo usuário (Friard & Gamba 2016). Com a definição do etograma, construído a partir do nosso experimento teste (Tabela 1), categorizamos os atos comportamentais no software BORIS como “estado”, ocorrendo em um período de tempo, possibilitando o registro do tempo que os caranguejos passaram em todos os atos. Para obter os dados, analisamos intervalos de 20 minutos a cada hora, garantindo que cada indivíduo seja observado por 24 horas ao longo das 72 horas gravadas, totalizando 240 horas ou 14.400 minutos de gravações analisadas.

Análise estatística

Para testarmos se adultos de *S. pictus* apresentaram variação no tempo de atividade diária entre os fotoperíodos (claro e escuro) e entre os sexos (macho e fêmea), organizamos as categorias comportamentais em dois grupos. O primeiro grupo, chamado de comportamentos inativos, incluiu a categoria quiescência. O segundo grupo, chamado de comportamentos ativos, incluiu as categorias exploração ambiental, alimentação e autolimpeza. Além disso, usamos esses grupos para determinar as estratégias comportamentais apresentadas pelos caranguejos para viverem no semiárido brasileiro. Posteriormente, inspecionamos a normalidade e homocedasticidade dos dados utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Levene test, os quais mostraram uma distribuição normal (teste Shapiro-Wilk, $p > 0.05$) e homogênea (teste Levene, $p > 0.05$) (Sokal & Rohlf 1995). Para testar se o tempo gasto pelos caranguejos em cada grupo diferem entre o sexo e fotoperíodo utilizamos o teste-t de “Student” para o sexo e o teste-t de “Student” pareado para o fotoperíodo. Nestas análises, usamos o tempo gasto em cada grupo como variável resposta, enquanto, o sexo e fotoperíodo usamos separadamente em testes distintos como variáveis explicativas. As análises estatísticas foram realizadas no software R (Development Core Team 2019) com um valor de significância de 5% (Zar 2010). Para calcularmos as frequências de cada ato comportamental distinguindo por sexo e fotoperíodo, usamos a frequência média de cada ato comportamental ao longo das 72 horas de cada indivíduo. Todas as representações gráficas das atividades diárias foram também criadas no software R utilizando o pacote “ggplot2” (Wickham 2016).

RESULTADOS

Observamos nove atos comportamentais em *S. pictus*, os quais dividimos em quatro categorias: quiescência, exploração ambiental, alimentação e autolimpeza (Tabela 1). Os machos passaram a maior parte do período claro (dia) inativos 10,11 hr ($\pm 1,14$), gastando 82,71% do tempo durante o dia com a categoria comportamental quiescência (Tabela 2). Nesse período, eles ficaram ativos em média apenas 1,53 hr ($\pm 1,12$), com destaque para as categorias comportamentais exploração ambiental e autolimpeza, com os indivíduos passando respectivamente 12,08% e 3,82% do tempo durante o dia nestas categorias (Tabela 2). Assim como nos machos, as fêmeas também passaram a maior parte do tempo durante o período claro (dia) inativas 11,03 hr ($\pm 0,91$), representando

91,96% do tempo gasto por elas neste período. As fêmeas ficaram ativas durante o dia em média por 0,83 hr ($\pm 0,83$), com destaque para as categorias comportamentais exploração ambiental e alimentação, representando respectivamente 4,79% e 2,26% do tempo gasto nesse período (Tabela 2). No período escuro (noite), os machos também passaram a maior parte do tempo inativos 7,70 hr ($\pm 0,64$), com a categoria comportamental quiescência representando 64,24% do tempo dos indivíduos (Tabela 2). Durante a noite, os machos passaram em média 2,84 hr ($\pm 0,73$) ativos, com destaque para as categorias comportamentais exploração ambiental e autolimpeza, representando respectivamente 22,56% e 12,08% do tempo dos indivíduos neste período (Tabela 2). As fêmeas apresentaram o mesmo padrão comportamental dos machos, na qual os indivíduos passaram a maior parte do tempo durante a noite inativos 8,03 hr ($\pm 1,41$), com a categoria comportamental quiescência representando 67% do tempo (Tabela 2). Durante esse período, as fêmeas ficaram ativas em média 2,75 hr ($\pm 1,17$), com destaque também para as categorias exploração ambiental e autolimpeza, representaram respectivamente 17,90% e 10,83% do tempo dos indivíduos (Tabela 2).

Apesar da categoria quiescência ser a mais frequente, os caranguejos foram mais inativos durante o período claro quando comparado com a frequência de inatividade durante o período escuro ($T = 3,67$, $P < 0,05$) (Figura 3A). Os sexos não diferiram quanto ao tempo que permanecem quiescentes ($T = 0,87$, $P = 0,3991$) (Figura 3B). Quanto a atividade, os indivíduos foram mais ativos durante o período escuro, especificamente entre as 06:00 e 01:00, com destaque para autolimpeza e exploração ambiental ($T = 3,67$, $P < 0,05$) (Figura 3C, Figura 4). Além disso, os sexos tiveram o mesmo padrão de atividade ($T = 0,87$, $P = 0,3991$) (Figura 3D).

DISCUSSÃO

Os principais comportamentos apresentados por machos e fêmeas adultos de *S. pictus* em ambos os períodos foram relacionados à quiescência, especialmente durante o dia. Esses resultados são semelhantes aos observados em outros caranguejos de água doce da América do Sul (Zimmermann et al. 2009; Sant'Anna et al. 2014; Arias-Pineda et al. 2016; Nascimento et al. 2019). No entanto, as frequências de quiescência apresentadas pelos caranguejos adultos de *S. pictus* do rio Guaribas em ambos os períodos (Figura 3),

são superiores as frequências dos demais caranguejos de água doce já estudados na região Neotropical, e.g. *Trichodactylus panoplus* que apresentou uma frequência de 56,5% de quiescência (Zimmermann et al. 2009), *Kingsleya attenboroughi* que apresentou uma frequência de quiescência para machos e fêmeas entorno de 42% durante o dia e 32% durante a noite (Nascimento et al. 2019) e *Poppiana dentata* que apresentou uma frequência de quiescência entorno de 12,7% durante o dia e 33,2% a noite (Singh et al. 2021). Além disso, os caranguejos apresentaram um aumento de 21,72% na frequência dos comportamentos relacionados a atividade no período escuro, com destaque para a exploração ambiental e autolimpeza. Devido ao aumento da atividade no período noturno, ambos os sexos demonstram hábitos noturnos, tendo uma clara distinção comportamental entre os fotoperíodos apesar de não diferirem quanto as categorias comportamentais. Portanto, o caranguejo *S. pictus* seguem o mesmo padrão comportamental de outras espécies de caranguejos de água doce (Yeo et al. 2008), porém permanecendo mais imóveis do que as outras espécies já estudadas.

É possível que as condições adversas que os indivíduos enfrentam no ambiente natural tenha moldado o comportamento dos caranguejos mesmo em locais com condições mais controladas, como o laboratório. Aparentemente, mesmo espécies que vivem em ambientes não severo mantém o comportamento quando transportados para ambiente laboratorial (Valente & Edwards 1955; Turra & Denadai 2003; Vianna et al. 2020). Na maior parte do ano, o rio Guaribas possui pouca água, temperatura média elevada e alta incidência solar (Sousa et al. 2021). Por exemplo, a temperatura da água durante o dia no período da nossa coleta chegou a 34,5 °C na sombra. Essas condições limitam a atividade fora da água, pois diminui a humidade do ambiente no entorno do riacho elevando a taxa de dessecação dos caranguejos (Warburg et al. 1982). Por outro lado, a alta temperatura também dificultam qualquer tipo de atividade realizada dentro da água, pois essas temperaturas diminuem a concentração de oxigênio da água, (Van Aardt 1993), aumentando o custo energético do *S. pictus* com a respiração. Logo, qualquer tipo de atividade realizado durante o período de dia pode causar altas demandas energéticas dos indivíduos, fazendo com que os indivíduos permaneçam imóveis a maior parte do tempo para evitar gastos energéticos.

Nós observamos que os indivíduos ficaram imóveis dentro da água próximos as rochas no ambiente laboratorial – comportamento similar ao ambiente natural, pois todos os indivíduos que observamos e capturamos estavam dentro de poças de água, em especial

durante o dia, onde os encontramos dentro da água escondidos embaixo de rochas em áreas sombreadas. Este padrão difere do que é observado em outras populações de *S. pictus* da região Amazônica no norte do Brasil. Nessas regiões de maior umidade, os caranguejos *S. pictus* são observados em cavidades no solo, ravinas e sob troncos próximos as margens do rio (Silva & Sant'Ana 2019). Portanto, é possível que a alta frequência dos comportamentos relacionados ao grupo inatividade, a ausência de exposição ao ar e a preferência por ambientes sombreados ao longo do dia sejam estratégias comportamentais dessa população de caranguejos *S. pictus* para viver no semiárido brasileiro. Essas estratégias comportamentais parecem ser mecanismos termorreguladores em resposta ao estresse fisiológico para evitar a dessecação fora da água e grandes gastos energéticos com a respiração dentro da água. Comportamento o qual não é perdido pelos caranguejos em ambiente laboratorial – pelo menos não em curto prazo.

O elevado estresse fisiológico provocado pelas condições adversas do ambiente pode ter levado esta população de *S. pictus* do semiárido a concentrar os comportamentos que elevam as taxas metabólicas, como por exemplo a locomoção, forrageio e escavar o sedimento, para o período de menor estresse fisiológico: o período escuro. Com isso, os caranguejos otimizariam o balanço energético ao realizarem atividades metabolicamente custosas nos períodos em que é menos custoso manter a homeostase. Essas atividades concentradas à noite com a predominância de quiescência em ambos os fotoperíodos, além de representar uma resposta ao estresse fisiológico durante o dia, também podem estar associadas a estratégias de defesa contra predadores, uma vez que muitos predadores desses caranguejos são visualmente orientados, como mamíferos, peixes e aves (Collins et al. 2006; Williner & Collins 2013).

Mesmo observando um pico na frequência de autolimpeza nas primeiras horas do período noturno (32,79% às 18:00), os caranguejos *S. pictus* apresentaram uma frequência baixa do comportamento de autolimpeza em ambos os fotoperíodos. Baixas frequências de autolimpeza não são incomuns entre os caranguejos de água doce (Zimmermann et al. 2009; Sant'Anna et al. 2014; Nascimento et al. 2019; Singh et al. 2021), pois muitos caranguejos além de não possuírem estruturas especializadas para a autolimpeza, não apresentam bons cuidados com a higiene corporal (Bauer 1981). Adicionalmente, isso já era esperado para o *S. pictus*, pois a maioria dos caranguejos capturados ou observados em campo apresentavam muitos detritos incrustados no corpo

e incidência de helmintos epibiontes. No entanto, durante esse pico de autolimpeza, os caranguejos limpam principalmente os pereópodos, quelípodos e peças bucais. Nestes três apêndices há uma quantidade significativa de quimio- e mecanorreceptores (Shelton & Lavarack 1970; Hatt 1984; Weissburg & Derby 1995). Portanto, o pico de autolimpeza nas primeiras horas do período escuro apresentado pelos caranguejos pode ser uma resposta comportamental para prevenir a incrustação dos detritos acumulados ao longo do dia nas estruturas sensoriais, pois elas auxiliam nas principais atividades apresentadas pelo *S. pictus* no período noturno, como forrageio, alimentação e exploração ambiental.

Nossos resultados sugerem que, mesmo os machos e fêmeas de *S. pictus* tenham permanecidos imóveis a maior parte do tempo independentemente do fotoperíodo, eles possuem um hábito noturno, pois todos os comportamentos de atividade, como exploração ambiental, alimentação e autolimpeza, tiveram uma forte associação com o período noturno. Além disso, quando comparada a outros caranguejos, essa população de *S. pictus* permaneceu imóvel por mais tempo. Essa população de *S. pictus* também não se expôs ao ar nem habitou fendas ao longo das margens do rio, um comportamento comum em outras populações de *S. pictus* que habitam ambientes mais amenos (Silva & Sant`Anna 2019). Esses padrões comportamentais podem ser soluções comportamentais para lidar com o estresse fisiológico de um ambiente aquático na região semiárida do Brasil. Dessa forma, os caranguejos otimizariam o gasto energético concentrando comportamentos que aumentam as taxas metabólicas durante períodos de menor estresse fisiológico (à noite). Adicionalmente, permanecer imóveis e escondidos durante o dia (e à noite) pode ser uma estratégia para minimizar encontros com predadores orientados visualmente que frequentemente caçam esses indivíduos.

AGRADECIMENTO

We would like to thank the Regional University of Cariri (URCA), the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico (FUNCAP), the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and the entire team at the Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE) for support during the development of the work.

FUNDING

This work was supported by the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) through a scholarship granted and financial support to PHPN and APP, respectively (#BMD-0008-02422.01.08/22; #BMD-0008-1102422.01.08/22) and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for scholarships to CAN, CAMM, JGA and WMN (88887.637365/2021-00; 88887.717864/2022-00; 88887.717871/2022-00; 88887.511078/2020-00, respectively).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

PHPN collected the data, performed the statistical analyses, wrote and edited the manuscript. AVP reviewed the statistical analyses, and reviewed the manuscript. CAN collected the data and reviewed the manuscript. JGA collected the data and reviewed the manuscript. CAMM collected the data and revised the manuscript. WMN collected the data and reviewed the manuscript. APP collected the data and reviewed the manuscript.

ORCID

Paulo Henrique P. Nobre <http://orcid.org/0000-0002-6104-3392>

Alexandre V. Palaoro <https://orcid.org/0000-0002-8629-0728>

Carlito A. Nascimento <http://orcid.org/0000-0002-5010-9384>

Carlos A. M. Martins <http://orcid.org/0000-0003-0409-0560>

Juliana G. Araújo <http://orcid.org/0000-0002-7159-4905>

Whanderson M. Nascimento <http://orcid.org/0000-0002-4304-0980>

Allysson P. Pinheiro <http://orcid.org/0000-0003-1565-6371>

REFERÊNCIAS

- Bauer RT. 1981. Grooming behavior and morphology in the decapod Crustacea. *J Crust Biol.* 1:153–173.
- Collins PA, Williner V, Giri F. 2006. Trophic relationships in Crustacea Decapoda of a river with floodplain. In: Elewa AMT, editor. *Predation in organisms: a distinct phenomenon*. Heidelberg: Springer Verlag; p. 59-86.
- Friard O, Gamba M. 2016. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/ audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol.* 7:1325–1330. doi:10.1111/ 2041-210X.12584
- Hatt H. 1984. Structural requirements of amino acids and related compounds for stimulation of receptors in crayfish walking legs. *J Comp Physiol A.* 155:219–231.
- Hazlett BA. 1966. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao Caribb. Isl.*, 23:1-143.
- Magalhães C. 2003. Famílias Pseudoscorpionidae e Trichodactylidae. In: Melo GAS, editor. *Manual de identificação dos Crustácea Decapoda de água doce do Brasil*. São Paulo: Editora Loyola; p. 143-287.
- Nascimento CA, Nascimento WM, Lima SL, Macêdo RS, Filho FMA, Pinheiro AP. 2019. Behavioral repertoire of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana 2016 (Crustacea Brachyura) under laboratory conditions. *Ethol Ecol Evol.* 32:227–236. doi:10.1080/03949370.2019.1693431
- Prado DE. 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC Editores. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: Universitária da UFPE; p 3-73.
- R Development Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Sant’Anna BS, Takahashi ELH, Hattori GY. 2013. Parental care in the freshwater crab *Sylviocarcinus pictus* (Milne-Edwards, 1853). *Open Journal of Ecology.* 3:161-163. doi:10.4236/oje.2013.32019
- Sant’Anna BS, Andrade DR, Watanabe TT, Hattori GY. 2014. Behavioral repertoire and substrate choice of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae). In: Ardovini C, editor. *Crabs: global diversity, behavior and environmental threats*. Hauppauge (NY): Nova Science Publisher Inc; p. 57–73
- Shelton RGJ, Lavarack MS. 1970. Receptor hair structure and function in the lobster *Homarus gammarus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4:201-210.
- Sentis A, Morisson J, Boukal D. 2015. Thermal acclimation modulates the impacts of temperature and enrichment on trophic interaction strengths and population dynamics. *Global Change Biology*, 21:3290–3298, doi: 10.1111/gcb.12931

- Silva EF, Sant'Anna BS. 2019. Desiccation tolerance of two freshwater crabs of the Amazon: *Dilocarcinus pagei* and *Sylviocarcinus pictus* (Decapoda, Trichodactylidae). *Crustaceana*. 92:1025-1037. doi:10.1163/15685403-00003933
- Singh DS, Alkins-Koo M, Rostant LV, Mohammed A. 2021. Behavioural repertory of juveniles of the freshwater crab *Poppiana dentata* (Randall 1840) under laboratory conditions, *Ethology Ecology & Evolution*, doi:10.1080/03949370.2021.1882581
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry 3rd Edition* New York WH Freeman & Company.
- Turra A, Denadai MR. 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from Southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 63:537-544. doi: [10.1590/S1519-69842003000300020](https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000300020)
- Valente D, Edwards GA. 1955. The regulation of the activity rhythm of the crab (*Trichodactylus petropolitanus*). *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo* 20:5-12.
- Van Aardt WJ. 1993. The influence of temperature on the haemocyanin function and oxygen uptake of the freshwater crab *Potamonautes warreni* calman. *Comp. Biochem. Physiol.* 106:31-35. doi: 10.1016/0300-9629(93)90034-2
- Vianna BS, Miyai CA, Augusto A, Costa TM. 2020. Effects of temperature increase on the physiology and behavior of fiddler crabs. *Physiology & Behavior*. doi:10.1016/j.physbeh.2019.112765
- Warburg MR, Shoshana G, Rankevich D. 1982. Temperature effect on the behavior and locomotor activity rhythm as related to water balance in the aquatic/land crab *Potamon potamios* Olivier (Crustacea, Brachyura, Potamonidae). *Journal of crustacean biology*. 2:420-429. doi:10.2307/1548057
- Weissburg MJ, Derby CD. 1995. Regulation of sex-specific feeding behavior in fiddler crabs: physiological properties of chemoreceptor neurons in claws and legs of males and females. *J Comp Physiol A*. 176:513–526.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York (NY): Springer-Verlag.
- Williner V, Collins P. 2013. Feeding ecology of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Trichodactylidae) in the floodplain of the Paraná River, Southern South American. *J Aquat Res.* 41(4):781–792. doi:10.3856/vol141-issue4-fulltex-15
- Wingfield JC, Kelley JP, Angelier F. 2011. What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? *Current Zoology*. 57:363–374.
- Woods HÁ, Dillon ME, Pincebourde S. 2015. The roles of microclimatic diversity and behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change, *Journal of Thermal Biology*. 54:86-97. doi:10.1016/j.jtherbio.2014.10.002

- Yeo DCJ, Ng PKL, Cumberlidge N, Magalhães C, Daniels SR, Campos MR. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595:275–286. doi:10.1007/s10750-007-9023-3
- Zar JH. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ. 944 pp.
- Zimmermann BL, Aued AW, Machado S, Manfio D, Scarton LP, Santos S. 2009. Behavioral repertory of *Trichodactylus panoplus* (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions. *Zoologia*. 26:5–11.

Tabelas

Tabela 01: Etograma composto de categorias e descrição dos atos comportamentais de machos e fêmeas adultos de *Sylviocarcinus pictus*, em condições de laboratório.

Categorias	Descrição dos atos comportamentais
Quiescência	Total: o indivíduo permanece imóvel, sem movimentar nenhum apêndice. Parcial: o indivíduo permanece imóvel, movimentando apenas os maxilípodos ou pereópodos.
Exploração ambiental	Locomoção: o indivíduo eleva seu corpo do substrato, posiciona seus quelípodos flexionados com a ponta em direção ao substrato, porém sem encostar, e usa os pereópodos para se movimentar pelo aquário. Escalar o vidro: o indivíduo se eleva nos primeiros pares de pereópodos enquanto os últimos pares ficam em contato com a lateral do aquário, ou, o indivíduo se eleva nos pereópodos de um lado enquanto os pereópodos do outro lado ficam em contato com a lateral do aquário, um ato similar a subir nas laterais do aquário Escalar a rocha: o indivíduo escala a rocha com movimentação corporal similar ao ato de escalar o vidro, permanece nas laterais da rocha ou sobre a rocha. Escavar o sedimento: o indivíduo cava o substrato com os últimos pares de pereópodos de um lado, e utiliza os primeiros pares de pereópodos do mesmo lado para puxar ou empurrar o sedimento cavado.
Alimentação	Forragear: o indivíduo se locomove pelo aquário tocando e revolvendo o substrato, geralmente com seu quelípodo menor. Durante esse ato o indivíduo leva o quelípodo a boca algumas vezes. Alimentação: o indivíduo usa os dois quelípodos para direcionar a comida até os maxilípodos e/ou maxilas. Algumas vezes, pode usar o quelípodo maior para segurar a comida, enquanto usa o quelípodo menor para arrancar um pedaço do alimento e direcioná-lo até os maxilípodos e/ou maxilas.
Autolimpeza	Autolimpeza: o indivíduo usa as cerdas dos seus pereópodos e maxilípodos para limpar os olhos, quelípodos, pereópodos, região anterior do cefalotórax e pleópodos. Também foi observado uma movimentação do abdome para limpar seus pleópodos.

Tabela 02: Frequência, distinta por fotoperíodo e sexo, do tempo gasto em cada ato comportamental pelos caranguejos adultos de *Sylviocarcinus pictus* em condições de laboratório.

Categorias	Ato comportamentais	Frequência (%)			
		Período claro		Período escuro	
		M	F	M	F
Quiescência		82.71	91.96	64.24	67.00
	Total	47.78	72.68	29.3	32.44
	Parcial	34.93	19.27	34.94	34.56
Exploração ambiental		12.08	4.79	22.56	17.9
	Locomoção	2.18	1.14	3.80	2.90
	Escalando o vidro	4.86	0.97	10.13	7.01
	Escalando a rocha	3.26	1.81	6.84	5.21
	Cavando o sedimento	1.77	0.86	1.78	2.77
Alimentação		1.39	2.26	1.13	4.27
	Forragear	0.47	1.20	0.69	1.62
	Alimentação	0.93	1.06	0.43	2.64
Autolimpeza	Autolimpeza	3.82	0.99	12.08	10.83
Total (4 categorias comportamentais)		100	100	100	100
Total (9 atos comportamentais)		100	100	100	100

Figuras

Figura 1.

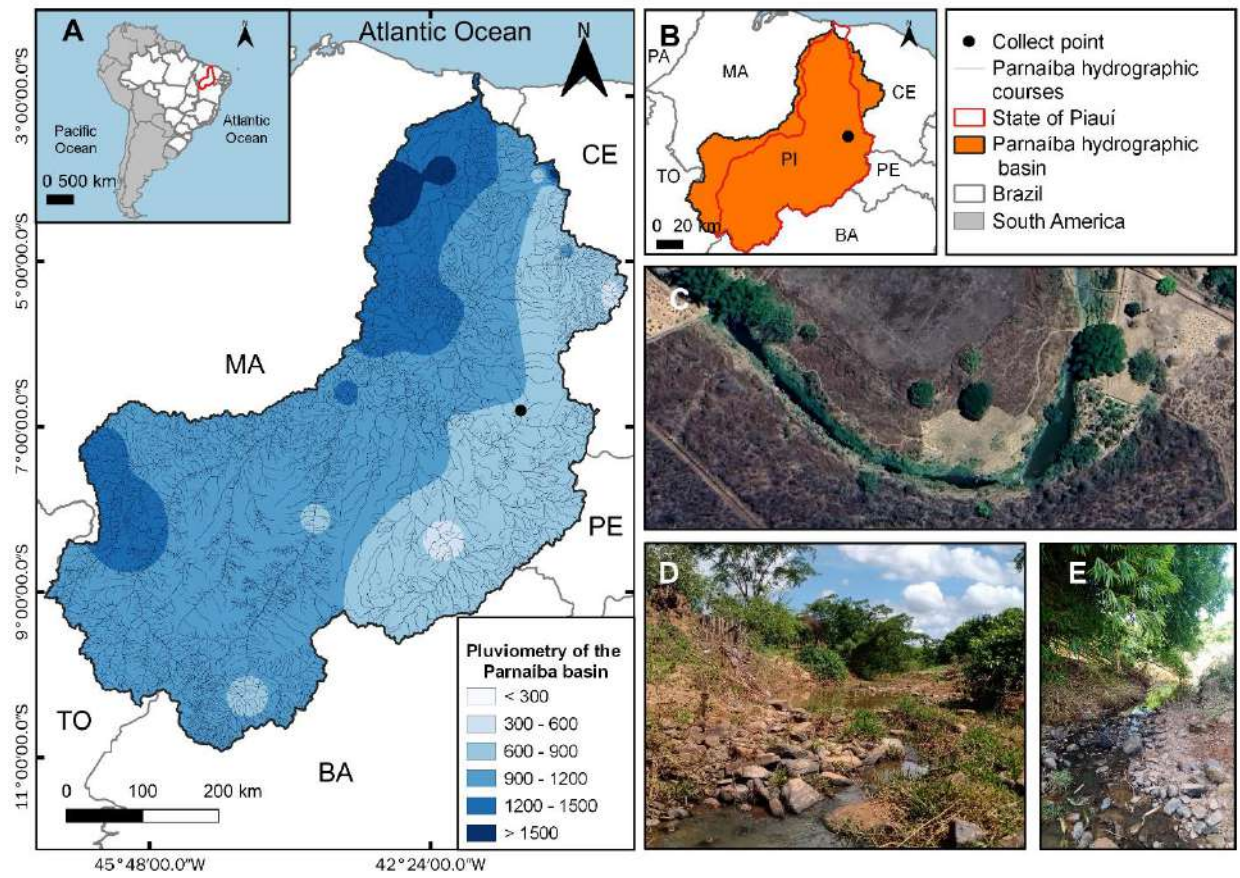


Figura 2.

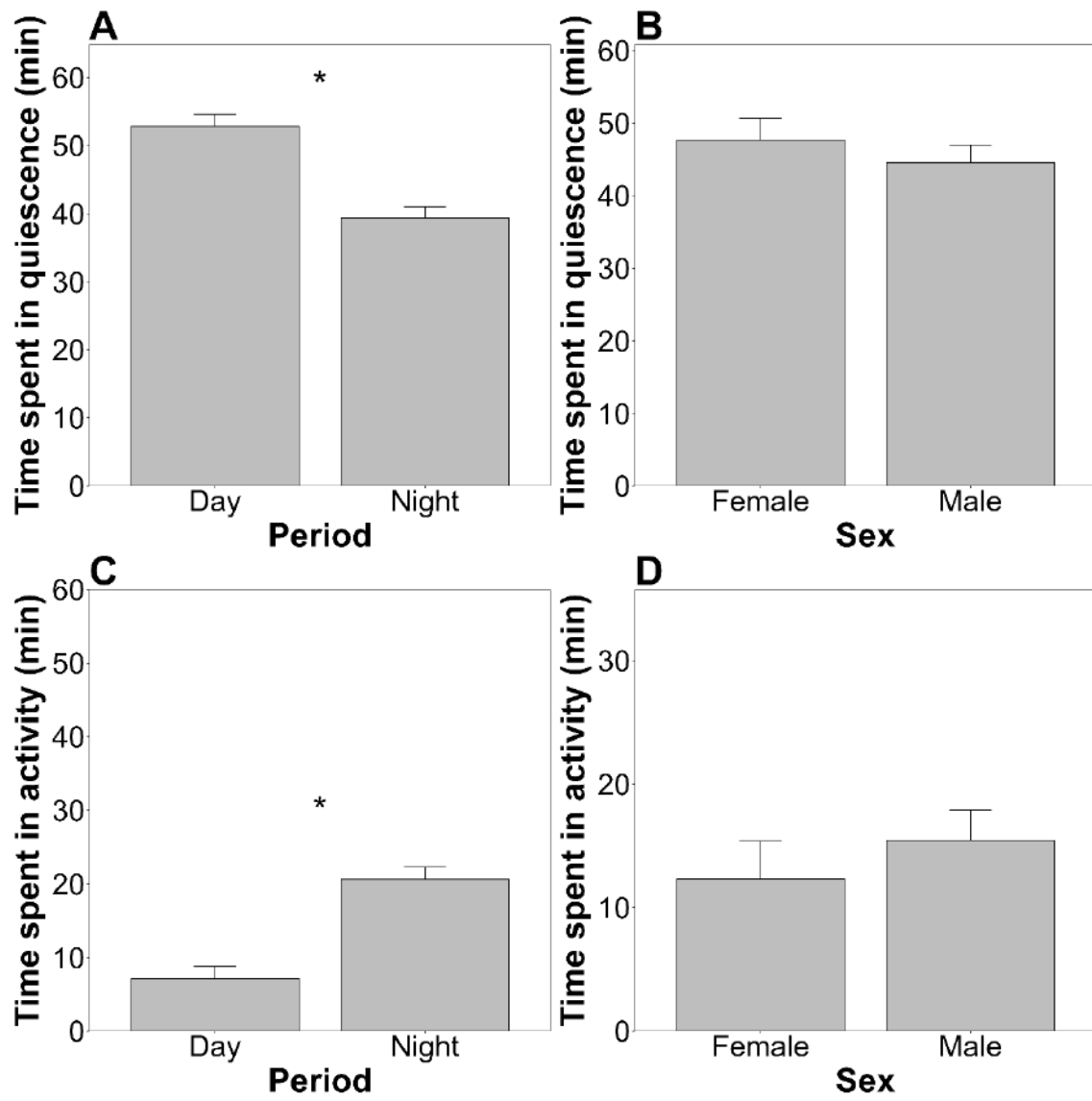
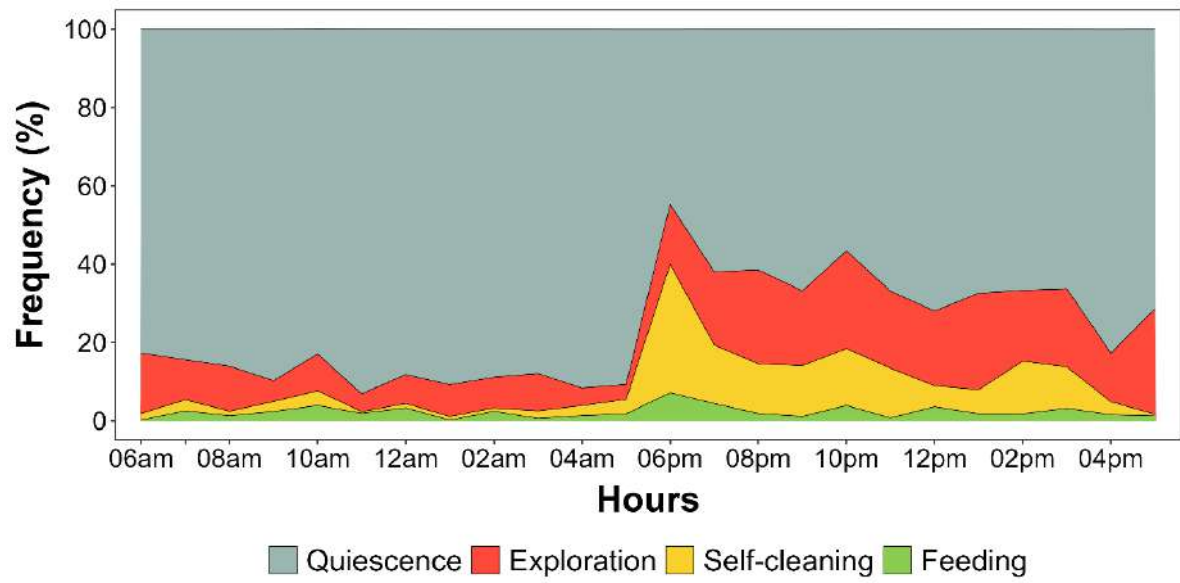


Figura 3.



Legenda das figuras

Figura 1. Mapa da localização do ponto de coleta para caranguejos *Sylviocarcinus pictus* adultos. (A) índice pluviométrico da Bacia do Parnaíba (dados referentes aos anos 2019 a 2024, retirados da Agência Nacional de Águas e Saneamento Básico – ANA); (B) localização do ponto de coleta e do Rio Guaribas dentro da Bacia do Parnaíba; (C) imagem aérea mostrando o trecho do Rio Guaribas que foi realizado todas as coletas; (D-E) imagens do local de coleta ao longo do Rio Guaribas mostrando o leito rochoso, baixo nível da água e o desmatamento da mata ciliar. Coordenadas geográficas DATUM SIRGAS 2000, Base cartográfica: Agência Nacional de Águas e Saneamento Básico (ANA).

Figura 2. Tempo médio (em horas) gasto com cada grupo comportamental pelos caranguejos adultos de *Sylviocarcinus pictus* em condições de laboratório. a= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental quiescência entre o dia, período de luz branca, e noite, período de luz vermelha; b= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental quiescência entre fêmeas e machos; c= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental atividade entre o dia, período de luz branca, e noite, período de luz vermelha; d= diferença do tempo gasto com o grupo comportamental atividade entre fêmeas e machos. * indica uma diferença significativa.

Figura 3. Atividade comportamental diária dos caranguejos adultos de *Sylviocarcinus pictus* em condições de laboratório. As frequências dos comportamentos em cada hora foram calculadas a partir da média da duração diária de cada comportamento ao longo dos 20 minutos de observação a cada hora.

**ARTIGO 2. EFEITO DO RECURSO SOBRE A DINÂMICA DOS CONFRONTOS
ANIMAIS INTRAESPECÍFICOS**

Efeito do recurso sobre a dinâmica dos confrontos animais intraespecíficos

Confrontos intraespecíficos ocorrem por recursos indivisíveis, como território, abrigo, comida ou parceiros sexuais, e envolvem custos energéticos, tempo e lesões. Apesar de o valor do recurso influenciar a intensidade e o custo da luta, as estimativas baseadas apenas na duração total do confronto podem ser enviesadas, especialmente em confrontos estruturados em fases. Por isso, nosso objetivo foi investigar como o valor do recurso afeta a dinâmica dos confrontos em *Kingsleya attenboroughi*, um caranguejo de água doce da Chapada do Araripe, usando tanto a duração total quanto as outras métricas de intensidade de confronto e probabilidade de transições comportamentais. Nós pareamos os caranguejos pela largura da carapaça e submetidos a três tratamentos: abrigo, comida e controle; além de usarmos o software BORIS para quantificar o tempo gasto em comportamentos agonísticos. Nós testamos a influência dos tratamentos na duração das lutas, frequência do comportamento mais custoso e a duração das fases mais agressivas dos confrontos usando modelos lineares generalizados (GLMs). Nossos resultados indicam que os competidores lutaram por menos tempo pelo abrigo, mas com maior intensidade. A análise da agressividade do confronto revelou que indivíduos disputando o abrigo passaram mais tempo na fase mais agressiva do que nas outras fases, indicando maior motivação e gasto energético. Portanto, se analisássemos somente a duração da luta, nosso resultado demonstraria que o abrigo é o recurso menos valioso para os indivíduos. Porém, ao adicionar métricas mais diretamente relacionadas aos custos do confronto, nossos resultados demonstram que animais podem passar menos tempo brigando, mas usar comportamentos mais agressivos. Essa nova perspectiva pode modificar como entendemos confrontos animais e as estratégias usadas pelos animais durante o confronto.

Palavras chave: Confrontos animais, valor do recurso, custo do confronto, Análise sequencial e *Kingsleya attenboroughi*

*Corresponding author: Paulo Henrique Pereira Nobre, Laboratório de Crustáceos do Semiárido (LACRUSE), Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Regional do Cariri (URCA), 63100-000 Crato, CE, Brasil. (E-mail: paulohenriquenobre01@gmail.com)

Comportamento agonístico entre indivíduos do mesmo sexo e espécie, mais comumente chamados de ‘confrontos’, ocorrem principalmente pelo acesso ou manutenção dos recursos indivisíveis, como território, abrigo, comida ou parceiro sexual (Hardy e Briffa 2013). Tais confrontos tendem a envolver custos, tanto em termos de gasto de tempo quanto em gastos energéticos para realizar os comportamentos (Neat et al. 1998). Outra fonte de custos podem ser injúrias, que podem ocasionar graves lesões físicas e em alguns casos até a morte (Green e Patek 2015). Devido a esses custos, pesquisadores se indagaram o porquê da existência de confrontos no reino animal por muitos anos – e a resposta desse porquê perpassava aparentemente por uma estratégia evolutivamente estável, já que diversas linhagens de animais apresentam esse comportamento (kokko 2013). O principal marco teórico foi a análise de confrontos animais usando o arcabouço teórico e prático da teoria de jogos evolutiva, na qual os confrontos passam a ser analisados como uma razão entre custos e benefícios (Hardy e Briffa 2013). Sempre que os benefícios forem mais altos do que os custos do confronto, torna-se econômico engajar em confrontos pela posse do recurso que está sendo disputado. Portanto, os custos e os benefícios são variáveis importantes para entender a dinâmica de confrontos animais.

Os benefícios são geralmente chamados de valor do recurso (V), ou melhor, o valor que os competidores atribuem ao recurso disputado. Esse V atribuído pelo competidor depende tanto de fatores intrínsecos ao recurso (V objetivo), como por exemplo a disponibilidade de fêmeas para acasalar (Jennings et al. 2004) ou a qualidade de conchas usadas como abrigo (Doake e Elwood 2011), quanto a fatores intrínsecos ao competidor (V subjetivo), como por exemplo a fome (Laidre e Elwood 2008) ou a idade (Humphries et al. 2006; Mathiron et al. 2018). Com isso, competidores diferentes podem, a partir da relação entre o V objetivo e subjetivo, atribuir valores diferentes a um mesmo recurso que está sendo disputado, e quando dois competidores com habilidades de luta muito similares se envolvem em um confronto, o competidor que atribui um V maior tende a ganhar o confronto (Enquist e Leimar 1987). Uma vez que o V conseguir prever o resultado e a intensidade do confronto, o V também pode ser usado para prever os custos desses confrontos (Arnott e Elwood 2008). Como o V está positivamente relacionado com a motivação para lutar, é esperado que o custo da luta também se relacione positivamente com o valor do recurso, pois quanto maior for o valor atribuído ao recurso, maior será a motivação para iniciar e permanecer na luta, e, portanto, o

competidor estará disposto a pagar um custo maior pelo benefício do recurso (Arnott e Elwood 2008). Por exemplo, o caranguejo ermitão *Pagurus bernhardus* lutam com uma maior frequência de batidas de conchas quando o seu oponente possui uma concha de tamanho mais adequado do que a sua (Doake e Elwood 2011). Os machos de peixes *Cichlasoma nigrofasciatum* e dos insetos *Anastatus disparis* lutam mais intensamente, em termos de transições rápidas para fases mais agressivas da luta e número de injúrias sofridas, respectivamente, quando estão na presença de uma fêmea virgem do que na presença de fêmea já acasalada (Keeley e Grant 1993; Liu e Hao 2019). Portanto, vários táxons de animais apresentam a capacidade de mudar a dinâmica, intensidade e o custo do confronto conforme a motivação para acessar o recurso em disputa, e essa motivação tipicamente é expressa em termos de lutas mais longas e/ou intensidade dos comportamentos mais custosos.

O uso da duração total da luta junto com uma métrica de intensidade é amplamente usado nos estudos de confrontos animais para estimar custo, intensidade e motivação (Verrell 1986; Jennings et al. 2004; Morrell et al. 2005; Gruber et al. 2016; Palaoro et al. 2017). A duração total da luta é amplamente usada como uma métrica de custo devido a razões como: é facilmente mensurada, modelos teóricos usam a duração total da luta para realizar suas previsões e os custos energéticos se acumulam com tempo (Billock e Dunbar 2009; Bergman et al. 2010; McGinley et al. 2015; Lane e Briffa 2018). Porém, dependendo da dinâmica da luta, a motivação do competidor, a intensidade e os custos do confronto podem ser estimados enviezadamente pela associação com a duração total da luta. Quando as lutas são compostas de uma única fase e por comportamentos com um único nível de custo energético, é mais provável que os custos acumulem uniformemente ao longo da luta. Por exemplos, nas disputas da borboleta *Pararge aegeria* (Kemp et al. 2006), os machos se confrontam por meio de disputas aéreas sem contato. Nessas disputas, os dois indivíduos performam voos circulares próximos um do outro até que um dos competidores sai em retirada. Como são comportamentos similares a *displays*, a duração total da luta pode servir como uma boa métrica para estimar o quanto o competidor está disposto a gastar para se manter fazendo o display por um longo período de tempo. Entretanto, a grande maioria das lutas são compostas por duas ou mais fases com níveis crescentes de agressividade, como observado nas disputas da vespa parasita *Goniozus legneri* (Stockermans e Hardy 2013) e nas disputas da aranha *Trichonephila clavipes* (Almeida et al. 2024). Nesse tipo de confronto, o custo, a intensidade da luta, e

a motivação dos indivíduos podem apresentar uma relação diferente com a duração da luta. Nesses casos, é possível que comportamentos diferentes causem custos diferentes nos competidores envolvidos na briga. Portanto, usar comportamentos mais custosos logo de início pode fazer com que a luta dure menos tempo, mas seja mais custoso devido ao uso desse tipo de comportamento. Com isso, atrelar apenas duração da luta a motivação dos indivíduos e aos custos de um confronto é problemático. Por exemplo, a anêmona *Actinia equina* possui lutas mais longas quando o valor de recurso é mais alto. Porém, os comportamentos usados durante este confronto são menos custosos do que quando os indivíduos se confrontam por recursos menos valiosos (Palaoro et al. 2017). O caranguejo ermitão *P. longicarpus* também tem um padrão similar, no qual os comportamentos mais custosos são usados logo no início da luta quando o valor do recurso é mais alto (Gherardi 2006). Portanto, usar somente a duração da luta para avaliar motivação e custos de um confronto pode ser problemático em lutas constituído por duas ou mais fases. Neste tipo de confronto, as métricas usadas para a luta inteira não necessariamente se aplicam a cada uma de suas fases, e com isso perdermos informações sobre a dinâmica da luta e as possíveis estratégias que os animais usam quando a motivação aumenta.

Nosso objetivo é testar como mudanças no valor do recurso alteram a dinâmica de confrontos agonísticos, testando não só as métricas convencionais (e.g., duração total da luta e intensidade do comportamento mais agressivo), mas também métricas menos usadas, como transições comportamentais e o tamanho (duração) das fases da luta. Baseando-se na teoria vigente, nossa hipótese é de que quando os indivíduos disputam recursos mais valiosos, os confrontos serão mais custosos, o que se manifestará na forma de lutas mais longas, transições mais rápidas para comportamentos agressivos, fase agressiva da luta proporcionalmente maior e uma maior intensidade do comportamento mais agressivo. Para isso, usamos o *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro e Santana, 2016 (Decapoda: Brachyura) como nosso modelo de estudo. O *K. attenboroughi* é um caranguejo de água doce endêmico da Chapada do Araripe, no sul do estado do Ceará (Pinheiro e Santana 2016), e os machos da espécie mostram interações agonísticas estruturadas em fases (P.H. Nobre, observação pessoal). A sua distribuição se limita a faixa de mata húmida da porção norte da chapada, onde ocorrem exclusivamente nos riachos próximos a áreas de nascente (Pinheiro e Santana 2016; Araújo et al. 2022). Estas são as únicas áreas que possuem condições favoráveis a ocorrência da espécie ao longo de todo o ano. No período de estiagem, correspondendo de maio a dezembro, a água para

de correr em grande parte dos trechos dos riachos em que os caranguejos ocorrem, formando várias poças de água. Nesse período, a densidade populacional aumenta, pois os caranguejos são obrigados a se deslocarem para essas poças em busca de territórios com uma boa disponibilidade de recursos como, abrigo e comida. Portanto, esses recursos são muito valiosos para o *K. attenboroughi*, em especial no período de estiagem, mas ainda não entendemos os efeitos desses recursos sobre a dinâmica das interações agonísticas.

MÉTODOS

Coleta, transporte e manutenção dos caranguejos em laboratório

Coletamos 30 caranguejos machos adultos (Martins et al. no prelo) de *Kingsleya attenboroughi* sem nenhum dano físico no período noturno usando o método de busca ativa em um riacho na localidade Sítio Cocos (07°22'31.13"S; 39°16'24.30"O), município de Barbalha, sul do estado do Ceará, nos meses de novembro e dezembro de 2023. Sexamos os caranguejos no local de coleta, distinguindo os machos das fêmeas pela presença de pleópodos (Magalhães 2003). Após a coleta, acondicionamos os espécimes coletados individualmente em potes plásticos com água do local e os transportamos até o laboratório em caixas térmicas. No laboratório, mensuramos a largura da carapaça dos caranguejos, com o uso de um paquímetro digital com 0,1 mm de precisão, para parearmos os oponentes com base nas similaridades de suas carapaças. Posteriormente, os aclimatamos individualmente em aquários de vidro (15 x 40 x 30 cm) por oito dias para eliminar qualquer experiência passada (Zulandt et al. 2008). Durante esse período, mantivemos os caranguejos isolados quimicamente em aquários separados e com as laterais recobertas com material opaco para minimizar a visualização dos indivíduos em aquários próximos. Cada aquário continha uma toca (cano PVC) areia e uma rocha, como no local de coleta, preenchido com 06 litros de água aerada em temperatura ambiente sob um ciclo claro:escuro de 12:12 horas. Todos os aquários foram configurados para que os caranguejos pudessem emergir, dado que esse comportamento foi bastante observado quando os caranguejos são submetidos a condições de laboratório (Nascimento et al. 2019). Durante todo o período de aclimação e experimental, alimentamos os indivíduos uma vez ao dia com filé de peixe e realizamos a limpeza e a troca parcial da água dos aquários a cada 72 horas.

Desenho experimental

Após o período de aclimação, definimos o pareamento dos competidores com base na similaridade da largura da carapaça para eliminar o efeito do potencial de retenção de recurso (RHP, do inglês “*Resource holding potential*”) associado ao maior tamanho corporal (Palaoro e Peixoto 2022). Para distinguir os indivíduos, marcamos com tinta não tóxica a carapaça de um dos caranguejos para facilitar a identificação durante as análises dos vídeos. Posteriormente, submetemos todos os caranguejos a um período de cinco dias sem comida para igualar as condições iniciais de todos os competidores. Estabelecemos esse período de estivação com base em alguns testes pilotos que mostraram que com cinco dias sem o fornecimento de comida os caranguejos brigavam mais. Em seguida, dividimos os 15 pares de oponentes em três tratamentos aleatoriamente. Com isso, alocamos 5 pares de oponentes para receber o tratamento no qual o recurso ofertado foi o abrigo (cano PVC), 5 pares de oponentes para receber o tratamento no qual o recurso foi a comida (filé de peixe) e 5 pares de oponentes para receber o tratamento controle, sem recurso.

Para realizar os confrontos, transferimos os pares para a arena do confronto e seus respectivos tratamentos. A arena era constituída de um aquário (40 x 30 x 30 cm) com as laterais cobertas com material opaco para minimizar o efeito dos estímulos externos, contendo areia fina e 5,4 litros de água sem circulação. A arena foi dividida em três compartimentos iguais por duas divisórias opacas. Após inserirmos um competidor em cada lado da arena e o recurso no compartimento do meio, os aclimatamos por 10 minutos antes do início dos experimentos. Após esse período, retiramos as divisórias opacas e filmamos os competidores durante 40 minutos com uma câmera SJ8 Air por arena, posicionada em um ângulo de 90° a 30 cm acima das arenas. Realizamos todas as filmagens entre as 18:30 e 01:00 da noite, uma vez que a espécie apresenta um hábito noturno com uma maior atividade nesse período (Nascimento et al. 2019). Usamos lâmpadas vermelhas de led (14W) para possibilitar as filmagens dos confrontos sem interferir no comportamento dos caranguejos, visto que os crustáceos apresentam baixa sensibilidade ao espectro de luz vermelha (Hazlett 1966). Após os confrontos, fornecemos um pedaço de filé de peixe aos caranguejos e devolvemos todos aos seus respectivos aquários para observarmos eles por uma semana.

Após uma semana, qualquer caranguejo que morresse ou passasse por uma muda seria excluído da análise para evitar viés nos resultados (Moore 2007). Os caranguejos que permaneceram vivos, sem ferimentos e sem terem passado por uma muda tiveram seus dados validados e foram submetidos novamente a um período de cinco dias sem comida para um novo confronto. Todos os caranguejos foram usados no máximo duas vezes, e no segundo confronto, os animais foram pareados com outros oponentes e submetidos a um novo tratamento diferente da vez anterior. Por tanto, tivemos ao todo 10 confrontos em cada tratamento. Destes, desconsideramos dois confrontos do tratamento com comida, dois do tratamento com abrigo e um do tratamento controle. Restando ao todo 25 confrontos válidos, oito do tratamento com comida, oito do tratamento com abrigo e nove do tratamento controle.

Obtenção dos dados

Utilizamos o software BORIS - Behavioral Observation Research Interactive Software (versão 7.13.9) para contabilizar a quantidade de tempo que cada competidor passou executando cada comportamento agonístico e a transição sequencial entre um comportamento e outro executado por cada competidor. Com este software é possível fazer uma análise mais refinada da frequência dos comportamentos usando um etograma construído pelo usuário, além de possibilitar a exportação dos dados de diversas formas para realizar várias análises a partir de uma única observação dos vídeos (Friard & Gamba 2016). Com a definição do etograma com 12 comportamentos agonísticos mutuamente excludentes de *K. attenboroughi* (Tabela 1), categorizamos os comportamentos no software BORIS como “estado” (i.e., comportamento que ocorre em um período de tempo), possibilitando o registro do tempo que os competidores gastaram em cada um dos comportamentos. A única exceção foi o comportamento socar, que foi categorizado como “evento”, possibilitando a contagem do número de vezes que cada competidor realizou esse comportamento. Para obtenção dos dados de tempo que cada competidor gastou em cada comportamento e as sequências das transições comportamentais, analisamos apenas a primeira luta de cada confronto para evitar o efeito das experiências de lutas passadas (Hsu et al. 2006). Consideramos início de uma luta quando os oponentes se alinharam e um caranguejo se aproximou do oponente iniciando claramente uma

interação com contato físico. A luta foi considerada encerrada quando um caranguejo se afastou do seu oponente, e permaneceram distantes por mais de 10 segundos.

Tabela 1. Etograma com a descrição do comportamento agonístico de machos adultos de *Kingsleya attenboroughi*, em condições de laboratório.

Fase	Comportamento	Descrição
Fase 1	Alinhar	O caranguejo alinha-se de frente para o seu oponente e se posiciona para aproximação, dando início a luta.
	Aproximar	O caranguejo posiciona a quela maior na frente do seu corpo (como um escudo) e a quela menor estendida para frente, e move-se em direção ao oponente.
Fase 2	Face a face	O caranguejo usa suas quelas fechadas e o 2º par de pereópodos para tocar a quela ou corpo do oponente.
	Pausar	O caranguejo durante a fase 2 fica parado próximo ao oponente sem interagir com ele.
Fase 3	Empurrar	O caranguejo usa suas quelas fechadas para empurra as quelas do oponente.
	Apertar	O caranguejo usa suas quelas abertas para apertar e agarrar as quelas ou corpo do oponente.
	Socar	O caranguejo usa suas quelas abertas ou fechadas para socar o corpo do oponente.
	Pausar	O caranguejo durante a fase 3 fica parado próximo ao oponente sem interagir com ele.
Fase 4	Perseguir	O caranguejo move-se em direção ao oponente após ele se afastar rapidamente em um comportamento de recuo ou fuga.
	Recuar	O caranguejo se afasta devagar do oponente após uma aproximação sem contato físico ou atos agressivos.
	Fugir	O caranguejo se afasta rapidamente do oponente após um contato físico com atos agressivos.
	Fim da luta	O caranguejo se afasta do oponente após um recuo ou fuga, e os competidores permanecem afastados sem interação por no mínimo 10 segundos.

Análise sequencial do comportamento

Usamos a análise sequencial das transições comportamentais para ver como o *K. attenboroughi* altera a dinâmica da luta diante dos diferentes tratamentos. A análise sequencial é uma técnica usada para analisar o comportamento intraindividual ou até mesmo a interação de grupos inteiros de animais (Bakeman e Quera 1995). Apesar de ainda ser pouco usada em pesquisas com comportamento agonístico (mas veja Egge et al. 2011; Green e Patek 2018; Dinh et al. 2020), essa análise tem a capacidade de refinar ainda mais a análise da dinâmica comportamental durante as interações agonísticas, pois nos permite ver a sequência comportamental do competidor durante a escalada agressiva que pode ocorrer durante a luta.

Para realizarmos a análise sequencial, primeiro exportamos todas as transições comportamentais da primeira luta de todos os confrontos dos três tratamentos analisados no software BORIS, usando o etograma da Tabela 1. Posteriormente, criamos para cada tratamento um conjunto de dados organizados em uma tabela com duas colunas (ver Tabela 2), em que as codificações das transições sequenciais dos comportamentos são representadas em cada linha da tabela de dados. Para cada linha, a primeira coluna representa o primeiro comportamento ou o comportamento precedente e a segunda coluna representa o segundo comportamento da transição ou o comportamento subsequente. Em uma notação que L é igual a linha e C é igual a coluna, [L1,C1] representa o primeiro comportamento de uma sequência, e, [L1,C2] representa o comportamento subsequente. Na próxima linha, [L2,C1] representa o comportamento precedente, portanto esse comportamento é igual ao [L1,C2], e [L2,C2] representa o comportamento subsequente da sequência de transição. A Tabela 2 traz uma pequena amostra do nosso conjunto de dados do tratamento controle representando a codificação das transições sequenciais dos comportamentos.

Tabela 2. Codificação representando o conjunto de dados das transições comportamentais dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* submetido ao tratamento controle, sem recurso. Este conjunto de dados representa a sequência de transições; $l \rightarrow v \rightarrow s \rightarrow v \rightarrow e \rightarrow p \rightarrow b$.

	Comportamento precedente	Comportamento subsequente
Transição 1	l	v
Transição 2	v	s
Transição 3	s	v
Transição 4	v	e
Transição 5	e	p
Transição 6	p	b

Em seguida, exportamos os conjuntos de dados dos três tratamentos para o software R para criarmos uma matriz de adjacência com a frequência de todas as transições entre os comportamentos, chamada de matriz de transições observadas. Depois, simplificamos essa matriz de transições observadas usando uma permutação para mantermos apenas aquelas transições que ocorreram com uma frequência maior do que seria esperado por acaso (Berzins e Caldwell 1986; Bakeman et al. 1996), chamadas de transições significativas. Para realizar a permutação, primeiro aleatorizamos a segunda coluna dos nossos três conjuntos de dados de transições comportamentais 10.000 vezes, mantendo a frequência relativa dos comportamentos, mas alterando aleatoriamente as transições entre eles. Para o processo de permutação, estabelecemos, assim como Green e Patek (2018), o quantil de 95% de 10.000 conjuntos de dados randomizados. A partir desse processo, criamos uma matriz com a frequência das transições esperadas ao acaso, em que todos os comportamentos podem transitar para qualquer outro comportamento. Por fim, identificamos em nossas matrizes de dados observados em cada tratamento quais transições comportamentais ocorreram com uma frequência maior do que a frequência da matriz de dados esperado ao acaso. Após simplificarmos os três conjuntos de dados observados mantendo apenas aqueles comportamentos com maior frequência do que o esperado ao acaso, plotamos os dados das transições significativas em um grafo de redes para cada tratamento usando o pacote ‘*igraph*’ (Csardi e Nepusz 2006).

Análise estatística

Nossa hipótese era de que quando os indivíduos disputam recursos mais valiosos, os competidores ficarão mais motivados a lutar pelo recurso e os confrontos serão mais

custosos, o que se manifestará na forma de lutas mais longas, uma maior intensidade do comportamento mais agressivo e a fase agressiva da luta proporcionalmente maior. Para testarmos nossa hipótese precisamos, portanto, realizar três testes. O primeiro teste, consiste em analisar como o valor do recurso (no nosso caso, os tratamentos) influencia na duração total da luta. Para isso usamos inicialmente a ANOVA, tendo como variável resposta a duração total das lutas, em segundos, e como variáveis explicativas os tratamentos (abrigo, comida e controle). Após realizar o teste, porém, percebemos que os resíduos dos nossos dados não se adequaram aos pressupostos de homoscedasticidade exigidos pela ANOVA. Portanto, também testamos os mesmos dados usando dois tipos diferentes de modelos lineares generalizados (GLMs), um GLM Gaussiano e um outro GLM com a uma distribuição Gamma e uma ligação identidade, além de uma análise de Mínimos Quadrados Generalizados (GLS). No modelo GLS, nós alteramos a estrutura de variância baseando-nos na distribuição dos nossos dados. Isso é uma prática recorrente quando dados são heterocedásticos, pois ao alterar a estrutura da variância, retiramos o pressuposto de homoscedasticidade da análise. Posteriormente, testamos qual desses modelos se ajustou melhor ao tipo de distribuição dos nossos dados. Para isso, calculamos os ajustes dos modelos utilizando as pontuações do critério de informação de Akaike (AIC) e, em seguida, determinamos as probabilidades e os pesos dos modelos (Burnham et al. 2011). O modelo com a menor pontuação AIC, que resultou na maior probabilidade e no maior peso do modelo, foi o que melhor previu a influência do recurso na duração da luta. O modelo que melhor se ajustou foi o GLM com uma distribuição Gamma e uma ligação identidade, também tendo como variável resposta a duração total das lutas, em segundos, e como variáveis explicativas os tratamentos (abrigo, comida e controle). Utilizamos o pacote “*lme4*” no software R (Bates et al. 2015) para realizarmos a análise de GLS.

No segundo teste, investigamos como o recurso influencia na frequência do comportamento mais energeticamente custoso da luta, comportamento “Apertar” da fase três (Figura 1). Para obtermos a frequência, primeiro calculamos separadamente a proporção do tempo gasto pelos competidores com o comportamento “Apertar” nas lutas de cada tratamento. Fizemos isso dividindo o valor do tempo gasto, em segundos, com o comportamento “Apertar” em cada tratamento pelo valor da duração total da luta do respectivo tratamento. Com isso, geramos um conjunto de dados contínuos com valores variando entre 0 e 1. Posteriormente, aplicamos um GLM para dados com distribuição

beta, utilizando o pacote “*betareg*” também no software R, modelo adequado para conjuntos de dados com esse tipo de distribuição (Ferrari e Cribari-Neto 2004). Nesse segundo teste, as variáveis respostas foram a proporção do comportamento apertar em cada tratamento e as variáveis explicativas foram os tratamentos (abrigo, comida e controle).

No terceiro e último teste, analisamos como o recurso influencia a duração da fase mais agressiva e possivelmente de maior custo energético: a terceira fase da luta do caranguejo *K. attenboroughi* (Figura 1). Para investigarmos isso, calculamos separadamente para cada tratamento a proporção de tempo gasto nas fases dois e três da luta, dividindo o valor da duração das fases, em segundos, pelo valor da duração total da luta do respectivo tratamento. Gerando também para cada fase da luta um conjunto de dados contínuos com valores variando entre 0 e 1. Posteriormente, usamos dois GLM também para dados com distribuição beta (um modelo para a fase dois e o outro para a fase três), tendo a proporção das fases dois e três das lutas em cada tratamento como variável resposta, enquanto os tratamentos (abrigo, comida e controle) foram a variável explicativa. A representação gráfica da duração total das lutas, proporção do comportamento apertar e a proporção das fases dois e três para cada tratamento foram criadas também no software R utilizando o pacote “*ggplot2*”.

RESULTADOS

Análise sequencial do comportamento

A análise sequencial mostrou que o *K. attenboroughi* apresenta transições comportamentais progressivas entre fases ao longo da luta. Independentemente do tratamento, os comportamentos progrediram em fases, da fase (1) com comportamentos iniciadores de luta, como alinhamento ou aproximação, para fase (2) com comportamentos como face a face com contatos físicos sem agressividade, para fase (3) com comportamentos como luta intensa com comportamento agressivo e golpes fortes, e, finalmente, para fase (4) com comportamentos finalizadores de lutas (Tabela 1; Figura 1). Essas fases são claramente delineadas ao observarmos a probabilidade de transição entre os comportamentos, já que os competidores dos três tratamentos mostraram maior propensão a realizar transições entre comportamentos dentro da mesma fase do que entre fases diferentes (Tabelas 3, 4 e 5; Figura 1). Além disso, não observamos transições

significativas entre uma fase superior com comportamentos altamente intensos para fases inferiores com comportamentos com baixa intensidade (Tabelas 3, 4 e 5; Figura 1), nos revelando a natureza progressiva das lutas do *K. attenboroughi*. Não consideramos as transições comportamentais entre a fase 4, com comportamentos finalizadores de luta, para a fase 1, com comportamentos iniciadores de luta, como desescalada, pois não classificamos esses comportamentos finalizadores de luta como de baixa ou alta intensidade.

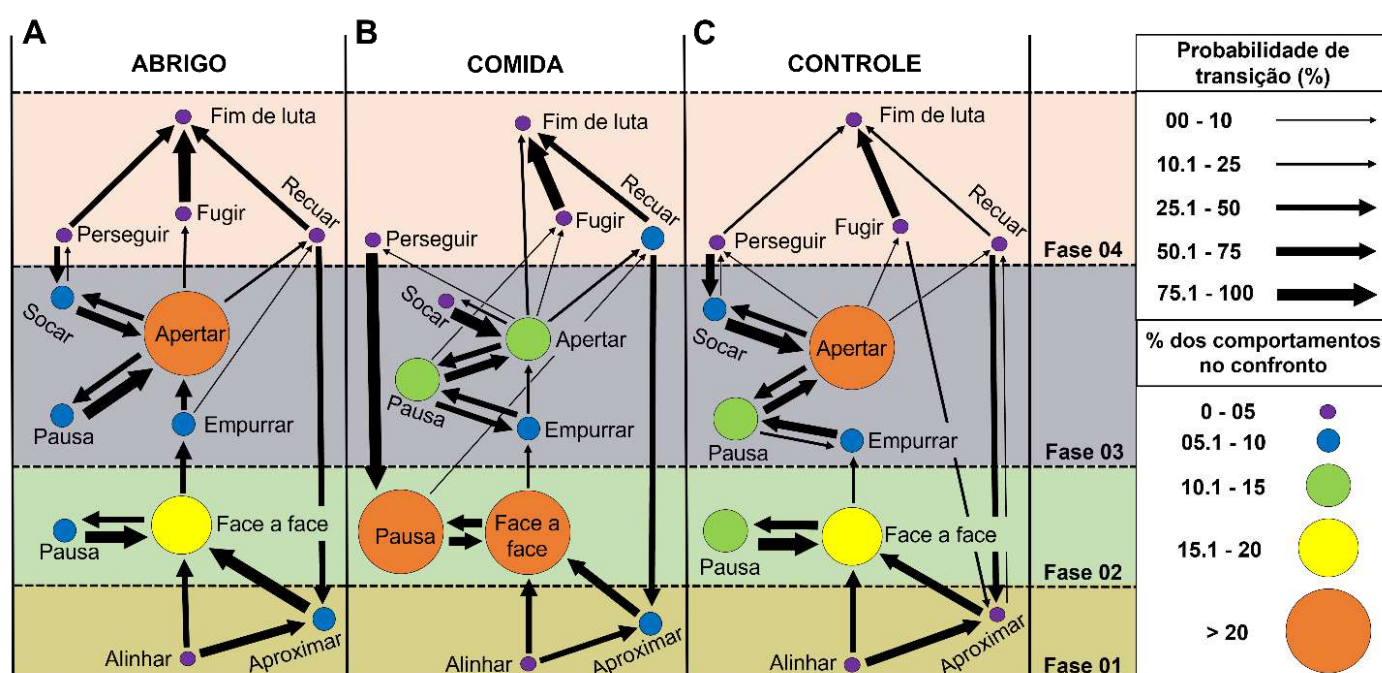


Figura 1. Análise sequencial do comportamento agonístico dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* submetidos a: (A) Tratamento com lutas sob o estímulo do recurso abrigo. (B) Tratamento com lutas sob o estímulo do recurso comida. (C) Tratamento controle, com lutas sem a presença do estímulo. Os círculos representam comportamentos; seu tamanho e cor correspondem à porcentagem do total de comportamentos observados. As setas indicam transições significativas entre comportamentos; a espessura das setas corresponde à probabilidade de transição.

A análise sequencial também revelou como os competidores variaram o uso de comportamentos dentro das lutas e entre os tratamentos. Quando observamos os comportamentos que compõe a fase 2 (Face a face e pausa), observamos que os

competidores no tratamento com a comida usaram esses comportamentos com uma frequência maior (21,20% e 21% respectivamente) do que os competidores dos tratamentos com abrigo e controle (18,40% e 7,40%; 19,50% e 13,40% respectivamente) (Tabela 6; Figura 1). No entanto, quando observamos os comportamentos “apertar” e “socar” da fase 3, observamos que os competidores no tratamento com o abrigo usam o comportamento “apertar” quase o dobro de vezes a mais (23%) do que os competidores usaram no tratamento com a comida (14,2%) (Tabela 6; Figura 01A, B). Além disso, os competidores do tratamento com o abrigo usaram “socar” cinco vezes mais (10%) do que o tratamento com comida (2%) (Tabela 6; Figura 1A, B). Em ambos os comportamentos da fase 3, os competidores do tratamento controle usaram esses comportamentos com uma frequência semelhante à usada pelos competidores no tratamento com o abrigo, 22,6% e 13% respectivamente (Tabela 6; Figura 1A, C).

Também observamos uma diferença entre os tratamentos na probabilidade de transição entre os comportamentos. Os competidores lutando no tratamento com o abrigo apresentaram uma probabilidade de transição entre os comportamentos (face a face → empurrar, que representa a transição entre a segunda e terceira fase da luta, Figura 1) duas vezes maior (30%) do que os competidores lutando no tratamento com a comida (15%) (Tabelas 3, 4; Figura 2A, B), e um terço maior do que os competidores lutando no tratamento controle (20%) (Tabelas 3, 5; Figura 2A, C). Além disso, os competidores lutando no tratamento com o abrigo apresentou a probabilidade de transição entre os comportamentos (empurrar → apertar) também duas vezes maior (50%) do que os competidores no tratamento com comida (25%) (Tabelas 3, 4; Figura 2A, B). Os competidores no tratamento controle não apresentaram transições significativas direta entre esses dois comportamentos (Tabelas 5; Figura 2C).

Portanto, a análise sequencial tanto nos revelou que os competidores no tratamento com o abrigo usaram o comportamento “apertar” quase o dobro de vezes a mais do que os competidores no tratamento com a comida, quanto que eles transitaram para os comportamentos agressivos da fase três mais rapidamente do que os competidores dos tratamentos com comida e controle. Além disso, nossa análise também revelou que os competidores no tratamento com a comida usaram o comportamento “face a face” mais vezes do que os competidores nos tratamentos com o abrigo e controle.

Resultados tradicionais

Ao analisarmos como o valor do recurso influencia tanto o custo do confronto quanto a motivação dos oponentes, medidos pela duração da luta e pela intensidade do comportamento mais intenso, observamos que o valor do recurso exerceu uma influência significativa no tempo de luta dos competidores. Os indivíduos do tratamento com o abrigo lutaram por menos tempo do que os competidores dos tratamentos com comida ($p = 0,041$) e controle ($p = 0,028$) (Figura 2A). No entanto, os competidores no tratamento com a comida lutaram pelo mesmo período de tempo que aqueles no tratamento controle ($p = 0,93$, Figura 2A). Além disso, o recurso também influenciou na quantidade de tempo gasto em comportamentos de maior intensidade agressiva (comportamento “apertar”). Apesar de lutarem por menos tempo, os competidores no tratamento com o abrigo tiveram lutas mais intensas, pois gastaram proporcionalmente mais tempo nesse comportamento do que aqueles no tratamento com a comida ($p = 0,006$, Figura 2B). Adicionalmente, eles não diferiram significativamente da proporção de tempo gasto com esse comportamento daquele gasto pelos competidores no tratamento controle ($p = 0,854$, Figura 2B). Já as lutas dos competidores no tratamento com a comida foram menos intensas do que as lutas do tratamento controle, pois gastaram proporcionalmente menos tempo com o comportamento “apertar” do que os competidores do tratamento controle ($p = 0,006$, Figura 2B).

Resultados focados na dinâmica

Quando analisamos a dinâmica da luta focando na duração de cada fase, ao invés da duração total do confronto, observamos que o recurso também exerceu uma influência igualmente importante sobre a dinâmica dos confrontos. Os competidores em cada tratamento mostraram uma variação no tempo gasto com cada fase da luta dependendo do recurso. Ao analisarmos o tempo gasto pelos competidores nos três tratamentos com os comportamentos menos agressivos da segunda fase da luta, observamos que os competidores no tratamento com o abrigo gastaram proporcionalmente menos tempo nessa fase do que os competidores gastaram no tratamento com a comida ($p = 0,035$, Figura 2C). Adicionalmente, os competidores no tratamento com o abrigo não diferiram significativamente do tratamento controle, gastando o mesmo tempo na segunda fase que eles ($p = 0,383$, Figura 2C). Além disso, os competidores no tratamento com comida também gastaram proporcionalmente o mesmo tempo na segunda fase da luta que os competidores gastaram no tratamento controle ($p = 0,186$, Figura 2C). No entanto, quando

analisamos o tempo gasto na terceira fase da luta, os competidores no tratamento com o abrigo gastaram proporcionalmente mais tempo com os comportamentos agressivos da terceira fase, do que os competidores gastaram no tratamento com a comida ($p = 0,049$, Figura 2D). Entretanto, assim como observado nos resultados da segunda fase, a proporção de tempo gasto na terceira fase das lutas no tratamento com o abrigo continuam sem diferir significativamente do tempo gasto no tratamento controle ($p = 0,857$, Figura 2D). A fase três das lutas no tratamento com a comida, quando comparada com o tratamento controle, foi proporcionalmente menor ($p = 0,028$, Figura 1D).

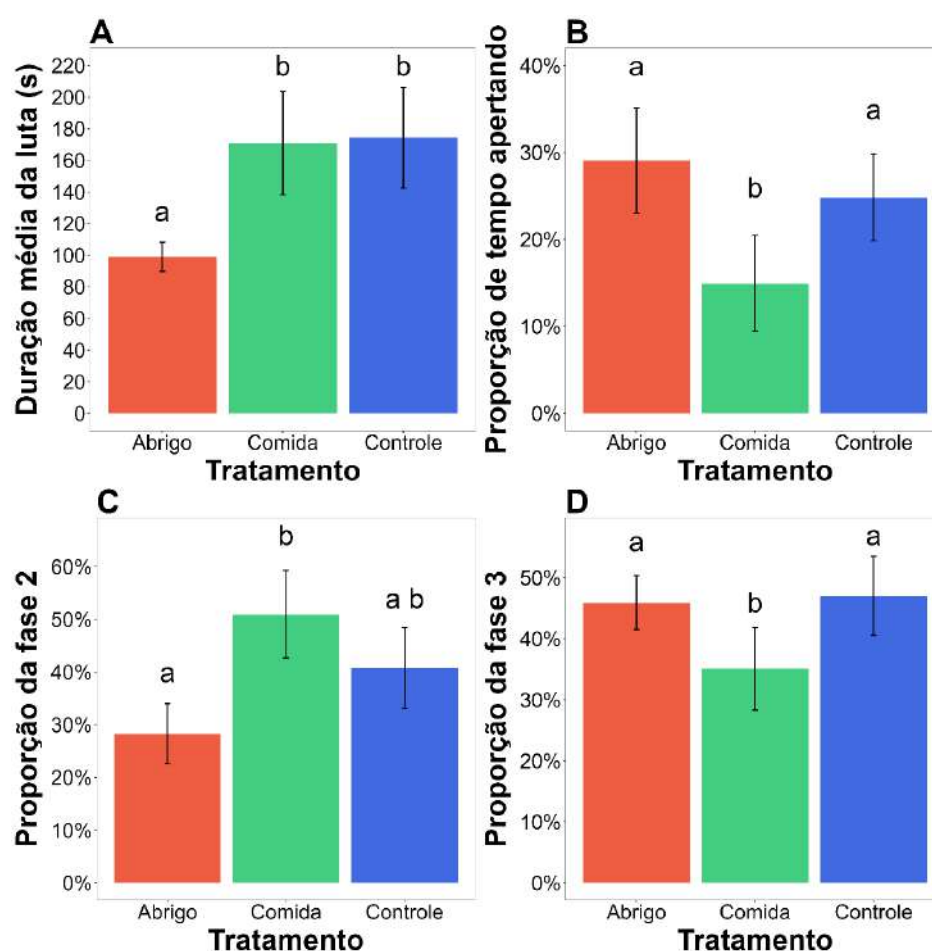


Figura 2. Tempo total da luta em segundos, proporção do comportamento apertar e a proporção de cada fase da luta dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* sob tratamentos com os recursos abrigo, comida e controle (i.e., sem recurso). (A) A diferença na duração total da luta dos competidores entre cada tratamento. (B) A diferença na proporção do tempo gasto com o comportamento apertar ao longo da luta em cada tratamento. (C) A diferença na proporção de tempo gasto com a fase 2 da luta entre cada

tratamento. (D) A diferença na proporção de tempo gasto com a fase 3 da luta entre cada tratamento. As proporções das fases são calculadas dividindo o tempo de cada fase pela duração total da luta do respectivo tratamento. Os *whiskers* representaram o desvio padrão. Letras iguais, indicam resultados semelhantes e letras diferentes indicam uma diferença significativa entre os resultados.

Tabela 3. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* submetido ao tratamento com o abrigo como recurso. Os valores fora dos parênteses e colchetes indicam a frequência de transições observadas, os valores entre parênteses indicam a frequência de transições esperadas e os valores entre colchetes indicam a probabilidade de transição. Em nossa análise sequencial do comportamento, simplificamos a matriz de dados observados para as transições com frequência maior do que o esperado (valores em negrito).

	Alinhar	Aproximar	Face a face	Pausar F2	Empurrar	Apertar	Socar	Pausar F3	Perseguir	Recuar	Fugir	Fim de luta
Alinhar	0(0) [0,00]	9(3) [0,56]	6(6) [0,38]	0(2) [0,00]	0(3) [0,00]	1(6) [0,00]	0(4) [0,00]	0(4) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(2) [0,00]	0(4) [0,00]
Aproximar	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	10(4) [0,83]	0(2) [0,00]	0(2) [0,00]	1(5) [0,00]	0(3) [0,00]	1(3) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(3) [0,00]
Face a face	0(0) [0,00]	0(4) [0,00]	0(0) [0,00]	12(4) [0,40]	9(4) [0,30]	7(10) [0,00]	0(5) [0,00]	0(5) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	1(3) [0,00]	1(5) [0,00]
Pausar F2	0(0) [0,00]	0(2) [0,00]	11(4) [0,92]	0(0) [0,00]	1(2) [0,00]	0(5) [0,00]	0(3) [0,00]	0(3) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(3) [0,00]
Empurrar	0(0) [0,00]	0(2) [0,00]	1(4) [0,00]	0(2) [0,00]	0(0) [0,00]	5(5) [0,50]	1(3) [0,00]	2(3) [0,00]	0(1) [0,00]	1(1) [0,10]	0(1) [0,00]	0(3) [0,00]
Apertar	0(0) [0,00]	0(5) [0,00]	0(10) [0,00]	0(5) [0,00]	0(5) [0,00]	0(0) [0,00]	14(6) [0,38]	11(6) [0,30]	1(2) [0,00]	4(3) [0,11]	4(3) [0,11]	3(6) [0,00]
Socar	0(0) [0,00]	0(3) [0,00]	0(5) [0,00]	0(3) [0,00]	0(3) [0,00]	11(6) [0,69]	0(0) [0,00]	1(4) [0,00]	1(1) [0,06]	0(2) [0,00]	0(2) [0,00]	3(4) [0,00]
Pausar F3	0(0) [0,00]	1(3) [0,00]	2(5) [0,00]	0(3) [0,00]	0(3) [0,00]	12(6) [0,75]	0(4) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	1(2) [0,00]	0(4) [0,00]
	0(0)	0(1)	0(1)	0(1)	0(1)	0(1)	1(1)	0(1)	0(0)	0(1)	0(1)	1(1)

Perseguir	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,05]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,05]
Recuar	0(0) [0,00]	2(1) [0,40]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(3) [0,00]	0(2) [0,00]	1(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	2(2) [0,40]
Fugir	0(0) [0,00]	0(2) [0,00]	0(3) [0,00]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(3) [0,00]	0(2) [0,00]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	6(2) [1,00]
Fim de luta	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]

Tabela 4. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* submetido ao tratamento com a comida como o recurso. Os valores fora dos parênteses e colchetes indicam a frequência de transições observadas, os valores entre parênteses indicam a frequência de transições esperadas e os valores entre colchetes indicam a probabilidade de transição. Em nossa análise sequencial do comportamento, simplificamos a matriz de dados observados para as transições com frequência maior do que o esperado (valores em negrito).

	Alinhar	Aproximar	Face a face	Pausar F2	Empurrar	Apertar	Socar	Pausar F3	Perseguir	Recuar	Fugir	Fim de luta
Alinhar	0(0) [0,00]	8(3) [0,50]	7(6) [0,44]	0(6) [0,00]	0(3) [0,00]	0(5) [0,00]	0(1) [0,00]	0(5) [0,00]	0(1) [0,00]	1(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(3) [0,00]
Aproximar	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	12(7) [0,71]	2(6) [0,00]	1(4) [0,00]	1(5) [0,00]	0(1) [0,00]	0(5) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	1(3) [0,00]
Face a face	0(0) [0,00]	0(7) [0,00]	0(0) [0,00]	44(16) [0,73]	9(9) [0,15]	5(12) [0,00]	0(3) [0,00]	0(13) [0,00]	0(1) [0,00]	1(6) [0,00]	0(2) [0,00]	1(6) [0,00]
Pausar F2	0(0) [0,00]	5(6) [0,00]	36(16) [0,72]	0(0) [0,00]	3(8) [0,00]	1(11) [0,00]	0(2) [0,00]	0(11) [0,00]	1(11) [0,00]	5(5) [0,10]	0(2) [0,00]	0(6) [0,00]
	0(0)	0(4)	0(9)	0(8)	0(0)	6(6)	0(2)	17(6)	0(1)	1(3)	0(1)	0(3)

Empurrar	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,25]	[0,00]	[0,71]	[0,00]	[0,00]	[0,00]	[0,00]
Apertar	0(0) [0,00]	0(5) [0,00]	0(12) [0,00]	0(11) [0,00]	0(6) [0,00]	0(0) [0,00]	4(2) [0,11]	20(4) [0,53]	1(1) [0,03]	5(4) [0,13]	2(2) [0,05]	6(5) [0,16]
Socar	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(3) [0,00]	0(2) [0,00]	1(2) [0,00]	4(2) [0,80]	0(0) [0,00]	0(2) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]
Pausar F3	0(0) [0,00]	1(5) [0,00]	5(13) [0,00]	0(11) [0,00]	10(6) [0,25]	21(9) [0,52]	1(2) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	1(4) [0,00]	1(2) [0,00]	0(5) [0,00]
Perseguir	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	1(1) [1,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]
Recuar	0(0) [0,00]	3(2) [0,21]	0(6) [0,00]	4(5) [0,00]	0(3) [0,00]	0(4) [0,00]	0(1) [0,00]	2(4) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	5(2) [0,36]
Fugir	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(1) [0,00]	0(2) [0,00]	0(0) [0,00]	0(1) [0,00]	0(0) [0,00]	3(1) [1,00]
Fim de luta	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]	0(0) [0,00]

Tabela 5. Matriz de dados das transições comportamentais dos machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* submetido ao tratamento controle, sem recurso. Os valores fora dos parênteses e colchetes indicam a frequência de transições observadas, os valores entre parênteses indicam a frequência de transições esperadas e os valores entre colchetes indicam a probabilidade de transição. Em nossa análise sequencial do comportamento, simplificamos a matriz de dados observados para as transições com frequência maior do que o esperado (valores em negrito).

	Alinhar	Aproximar	Face a face	Pausar F2	Empurrar	Apertar	Socar	Pausar F3	Perseguir	Recuar	Fugir	Fim de luta
	0 (0)	10(2)	8(6)	0 (5)	0 (3)	0(7)	0 (4)	0 (5)	0 (1)	0 (1)	0 (2)	0 (2)

[illegible]

Tabela 6. Frequência dos comportamentos exibidos pelos competidores machos adultos de *Kingsleya attenboroughi* ao longo das lutas sob os tratamentos com os recursos abrigo, comida e controle, sem recurso.

Comportamento	Tratamento		
	Abrigo	Comida	Controle
Alinhar	5	3	2
Aproximar	7	6	5
Face a face	18,40	21,20	19,50
Pausar F2	7,40	21	13,40
Empurrar	6,20	9	6,50
Apertar	23	14,20	22,60
Socar	10	2	10
Pausar F3	10	15	13
Perseguir	1	0	1
Recuar	3	4,60	2
Fugir	4	1	3
Fim de luta	5	3	2

DISCUSSÃO

A aplicação da análise sequencial dos comportamentos confirmou que o *Kingsleya attenboroughi* apresenta uma luta estruturada em fases. Em todos os três tratamentos, observamos que a probabilidade de os oponentes transitarem de um comportamento para outro dentro da mesma fase é maior do que a de transitarem para comportamentos de outras fases da luta (Enquist et al. 1990). Além disso, essa análise destacou a natureza de escalonamento de agressão das lutas, pois, independentemente do tratamento, todos os competidores seguem um claro padrão de aumento de agressividade. Eles sempre iniciam o confronto com comportamentos leves e não agressivos, passando gradualmente para fases de maior intensidade, marcadas por comportamentos agressivos e potencialmente de alto custo energético.

Além desse padrão geral evidenciado pela análise sequencial, ela também nos revelou diferenças mais detalhadas do efeito do recurso sobre a dinâmica da luta dos competidores em cada tratamento. Comportamentos de baixa intensidade como “face a face” e “pausa F2” foram mais usados pelos competidores no tratamento com a comida. Por outro lado, os competidores nos tratamentos com o abrigo e controle usaram mais o comportamento “apertar” do que os competidores no tratamento com comida, sendo também o comportamento mais usado dentro dos seus respectivos tratamentos. Segundo a teoria dos jogos, os animais avaliam o valor do recurso e ajustam suas estratégias de luta para que os custos do confronto não excedam os benefícios da posse do recurso disputado (Hardy e Briffa 2013). Portanto, as variações observadas entre os tratamentos na frequência dos comportamentos usados pelos competidores, captadas pela análise sequencial, podem ser uma evidência de que os caranguejos *K. attenboroughi* conseguem avaliar os recursos disponíveis e, a partir dessa avaliação, ajustam suas estratégias de luta com base no valor atribuído ao recurso disputado, resultando em dinâmicas de confronto distintas entre os três tratamentos.

Apesar dos competidores terem apresentado padrões gerais de escalada muito semelhantes nos três tratamentos, as escaladas em cada tratamento aconteceram com frequências de probabilidade de transição distintas. Os competidores no tratamento com o abrigo apresentaram probabilidade de transição entre a segunda e terceira fase da luta (face a face → empurrar) e entre os comportamentos (empurrar → apertar) maiores do que os outros dois tratamentos. Mostrando que eles transitaram mais rapidamente para a fase com os comportamentos mais agressivos da luta e potencialmente com o maior custo energético. Transições mais rápidas para fases da luta mais agressivas indicam que os competidores estão mais motivados a lutar e pagar mais custos para ter a posse do recurso em disputa (Keeley e Grant 1993). Portanto, as maiores probabilidades de transição entre a fase dois e os comportamentos mais agressivos da fase três apresentada pelos competidores no tratamento com o abrigo, sugere que eles estavam mais motivados a lutar pelo recurso em disputa do que os demais tratamentos. Adicionalmente, isso pode explicar a menor duração das lutas nesse tratamento, pois confrontos mais intensos acumulam custos rapidamente (), levando os competidores a alcançarem seus limites de custo mais rápido do que em lutas com baixa intensidade.

Nossos resultados sobre a frequência do comportamento “apertar”, duração total e proporção das fases da luta, demonstram claramente que o recurso é uma variável

importante nas estratégias das interações agonísticas do *K. attenboroughi*. Os competidores no tratamento com o abrigo lutaram por menos tempo do que os competidores no tratamento com a comida e controle. Segundo a teoria vigente, a menor duração da luta nesse tratamento evidencia que a disputa teve uma baixa intensidade e pouco custo energético, indicando que os competidores atribuíram um menor V ao abrigo (Arnott e Elwood 2008). Esperávamos, portanto, que esses mesmos competidores também apresentassem um menor tempo do comportamento “apertar”, indicando uma menor motivação para lutar pelo recurso em disputa, o que contrariaria os resultados observados na análise sequencial. No entanto isso não aconteceu, pois, apesar de lutarem por menos tempo, esses competidores apresentaram proporcionalmente uma maior frequência do comportamento “apertar” do que aqueles no tratamento com comida, indicando que suas lutas foram mais agressivas. Isso implica, por sua vez, que esses competidores estavam mais motivados a lutar e pagar custos mais altos pelo abrigo (Arnott e Elwood 2008). Com base nessas métricas, os nossos resultados são claramente contraditórios e, de acordo com a relação custo/motivação dentro da teoria vigente, nos apontam em direções opostas. Portanto, no nosso trabalho a força de associação dessas métricas se mostrou fraca, resultando em um suporte contraditório que nos impossibilitou de estabelecer uma relação linear positiva entre o custo da luta e a motivação do competidor.

Entretanto, quando analisamos a proporção de tempo gasto nas fases dois e três das lutas de *K. attenboroughi* ao invés da sua duração total, identificamos o seguinte cenário: apesar de os competidores no tratamento com abrigo terem tido lutas mais curtas, eles dedicaram uma maior proporção de tempo à terceira fase da luta, que inclui comportamentos mais agressivos, em comparação com os competidores no tratamento com comida. Por outro lado, os competidores no tratamento com comida tiveram lutas mais longas e dedicaram uma maior proporção de tempo à segunda fase, caracterizada por contatos físicos leves e sem agressividade, em comparação com os competidores no tratamento com abrigo. Assim, a maior proporção de tempo dedicada à terceira fase pelos competidores no tratamento com abrigo evidencia que suas lutas, apesar de mais curtas em duração total, foram proporcionalmente mais agressivas e, conseqüentemente, envolveram custos energéticos mais elevados, indicando uma maior motivação para disputar o abrigo. Portanto, ao analisarmos distintamente as fases da luta considerando o peso de cada uma sobre o custo final do confronto, tanto a métrica de duração quanto a

intensidade dos comportamentos mais custosos passaram a nos direcionaram para o mesmo sentido dentro da relação custo/motivação.

Nossos resultados demonstram que essa discrepância entre as métricas usadas para estimar o custo do confronto observada no nosso trabalho, ocorre devido à simplificação na relação entre a duração total da luta e o custo energético em confrontos estruturados em múltiplas fases, onde o acúmulo de custos não é linear ao longo de todas as fases da luta (McGinley et al. 2015). Considerando que os confrontos de *K. attenboroughi* são estruturados em fases e envolvem escaladas, a análise da dinâmica do confronto através da análise sequencial e da duração das fases se mostraram melhores indicadores de custo do confronto e motivação dos oponentes do que a métrica tradicionalmente usada, duração total da luta. Portanto, simplificar a análise dos custos em confrontos estruturados em mais de duas fases é problemático, pois as métricas aplicadas ao confronto como um todo nem sempre se aplicam igualmente a cada uma de suas partes.

REFERÊNCIAS

- Almeida, J. G. L., Arnott, G., Peixoto, P. E. C. (2024). Vibrating aggression: spider males perform an unusual assessment strategy during contest displays. *Behavioral Ecology*, 35(3), arae028. doi:10.1093/beheco/arae028
- Araújo, J. G., Nascimento, W. M., Martins, C. A. M., Nobre, P. H. P., Pinheiro, A. P. (2022). An observational record of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro & Santana, 2016 (Decapoda, Pseudothelphusidae), an endemic species from the Chapada do Araripe, southern Ceará, Brazil. *Check List*, 18 (2), 363–367. doi:10.15560/18.2.363
- Arnott, G., & Elwood, R. W. (2008). Information gathering and decision making about resource value in animal contests. *Animal Behaviour*, 76(3), 529-542. doi:10.1016/j.anbehav.2008.04.019
- Bakeman, R., & Quera, V. (1995). Log-Linear Approaches to Lag-Sequential Analysis When Consecutive Codes May and Cannot Repeat. *Psychological Bulletin*, 118(2), 272-284.
- Bakeman, R., Robinson, B. F., Quera, V. (1996). Testing Sequential Association: Estimating Exact p Values Using Sampled Permutations. *Psychological Methods*, 1(1), 4-15.
- Bergman, M., Olofsson, M., Wiklund, C. (2010). Contest outcome in a territorial butterfly: the role of motivation. *Proc. R. Soc.*, 277, 3027–3033 doi:10.1098/rspb.2010.0646
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Berzins, I. Z., & Caldwell, R. L. (1983). The effect of injury on the agonistic behavior of the Stomatopod, *Gonodactylus Bredini* (manning). *Marine Behaviour and Physiology*, 10(2), 83-96. doi:10.1080/10236248309378609
- Billock, W. L., & Dunbar, S. G. (2009). Influence of motivation on behaviour in the hermit crab, *Pagurus samuelis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(4), 775–779. doi:10.1017/S0025315408002543

- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23-35. doi:10.1007/s00265-010-1029-6
- Csardi, G., Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695. <https://igraph.org>.
- Doake, S., & Elwood, R. W. (2011). How resource quality differentially affects motivation and ability to fight in hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society B*, 278(1705), 567-573. doi:10.1098/rspb.2010.1418
- Egge, A. R., Brandt, Y., Swallow, J. G. (2011). Sequential analysis of aggressive interactions in the stalk-eyed fly *Teleopsis dalmanni*. *Behav Ecol Sociobiol*, 65, 369–379. doi:10.1007/s00265-010-1054-5
- Enquist, M., & Leimar, O. (1978). Evolution of Fighting Behaviour: The Effect of Variation in Resource Value. *J. theor. Biol*, 127, 187-205.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y., Segerdahl, N. (1990). A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour*, 40, 1-14.
- Ferrari, S., & Cribari-Neto, F. (2004). Beta regression for modelling rates and proportions. *Journal of applied statistics*, 31(7), 799-815.
- Friard, O., Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/ audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol*. 7:1325–1330. doi:10.1111/ 2041-210X.12584
- 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(4), 500-510. doi:10.1007/s00265-005-0074-z
- Green, P. A., & Patek, S. N. (2015). Contests with deadly weapons: Telson sparring in mantis shrimp (Stomatopoda). *Biology Letters*, 11, 1-4. doi:10.1098/rsbl.2015.0558
- Green, P. A., & Patek, S. N. (2018). Mutual assessment during ritualized fighting in mantis shrimp (Stomatopoda). *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1871), 1e9. doi:10.1098/rspb.2017.2542

- Gruber, C., Tulonen, J., Kortet, R., & Hirvonen, H. (2016). Resource availability and predation risk influence contest behavior and dominance hierarchies in crayfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(8), 1305-1317. doi:10.1007/s00265-016-2139-6
- Hardy, I. C. W., & Briffa, M. (2013). *Animal contests*. Cambridge University Press.
- Hazlett, B. A. (1966). Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao Caribb. Isl.*, 23:1-143.
- Hsu, Y., Earley, R. L., & Wolf, L. L. (2006). Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: Mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews*, 81(1), 33-74. doi:10.1017/S146479310500686X
- Humphries, E. L., Hebblethwaite, A. J., Batchelor, T. P., & Hardy, I. C. (2006). The importance of valuing resources: Host weight and contender age as determinants of parasitoid wasp contest outcomes. *Animal Behaviour*, 72(4), 891-898. doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.015
- Jennings, D. J., Gammell, M. P., Carlin, C.o. M., & Hayden, T. J. (2004). Effect of body weight, antler length, resource value and experience on fight duration and intensity in fallow deer. *Animal Behaviour*, 68(1), 213-221. doi:10.1016/j.anbehav.2003.11.005
- Keeley, E. R., & Grant, J. W. (1993). Asymmetries in the expected value of food do not predict the outcome of contests between convict cichlids. *Animal Behaviour*, 45(5), 1035-1037.
- Kemp, D. J., Wiklund, C., Dyck, H. V. (2006). Contest behaviour in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): seasonal phenotypic plasticity and the functional significance of flight performance. *Behav Ecol Sociobiol*, 59, 403–411. doi:10.1007/s00265-005-0064-1
- Kokko, H. (2013). Dyadic contests: modelling fights between two individuals. In: Hardy, I. C. W., & Briffa, M. editores. *Animal contests*. Cambridge University Press.
- Laidre, M. E., & Elwood, R. W. (2008). Motivation matters: Cheliped extension displays in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*, are honest signals of hunger. *Animal Behaviour*, 75(6), 2041-2047. doi:10.1016/j.anbehav.2007.11.011

- Lane, S. M., & Briffa, M. (2018). How does the environment affect fighting? The interaction between extrinsic fighting ability and resource value during contests. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb187740. doi:10.1242/jeb.187740
- Liu, P. C., & Hao, D. J. (2019). Effect of variation in objective resource value on extreme male combat in a quasi-gregarious species, *Anastatus disparis*. *BMC Ecology*, 19(1), 21. doi:10.1002/jsid.742
- Mathiron, A. G. E., Pottier, P., & Goubault, M. (2018). Let the most motivated win: Resource value components affect contest outcome in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 29(5), 1088-1095. doi:10.1093/beheco/ary084
- Magalhães, C. (2003). Famílias Pseudothdphusidae e Trichodactylidae. In: Melo, G. A. S., editor. *Manual de identificação dos Crustácea Decapoda de água doce do Brasil*. São Paulo: Editora Loyola; p. 143-287.
- McGinley, R. H., Prenter, J., Taylor, P. W. (2015). Assessment strategies and decision making in male-male contests of *Servaea incana* jumping spiders. *Animal Behaviour*, 101, 89-95. doi:10.1016/j.anbehav.2014.12.014
- Moore, J. C., Obbard, D. J., Reuter, C., West, S. A., & Cook, J. M. (2008). Fighting strategies in two species of fig wasp. *Animal Behaviour*, 76, 315-322. doi:10.1016/j.anbehav.2008.01.018
- Morrell, L. J., Backwell, P. Y., & Metcalfe, N. B. (2005). Fighting in fiddler crabs *Uca mjoebergi*: what determines duration? *Animal Behaviour*, 70, 653-662. doi:10.1016/j.anbehav.2004.11.014
- Nascimento, C. A., Nascimento, W. M., Lima, S.L., Macêdo, R. S., Filho, F. M. A., Pinheiro, A. P. (2019). Behavioral repertoire of *Kingsleya attenboroughi* Pinheiro and Santana 2016 (Crustacea Brachyura) under laboratory conditions. *Ethol Ecol Evol*. 32, 227-236. doi:10.1080/03949370.2019.1693431
- Neat, F. C., Huntingford, F. A., & Beveridge, M. M. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: The effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, 55(4), 883-891.

- Palaoro, A. V., Velasque, M., Santos, S., & Briffa, M. (2017). How does environment influence fighting? The effects of tidal flow on resource value and Fighting costs in sea anemones. *Biology Letters*, 13(5), 20170011. doi:10.1098/rsbl.2017.0011
- Palaoro, A. V., & Peixoto, P. E. C. (2022). The hidden links between animal weapons, fighting style, and their effect on contest success: a meta-analysis. *Biol. Rev*, pp. 000–000. doi: 10.1111/brv.12877
- Pinheiro, A. P., & Santana, W. (2016). A new and endangered species of *Kingsleya* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Ceará, northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4171 (2): 365–372. doi:10.11646/zootaxa.4171.2.9
- Stockermans, B.C., & Hardy, I. C. (2013). Subjective and objective components of resource value additively increase aggression in parasitoid contests. *Biology Letters*, 9(4), 20130391. doi:10.1098/rsbl.2013.0391
- Verrell, P. A. (1986). Wrestling in the red-spotted newt (*Notophthalmus viridescens*): Resource value and contestant asymmetry determine contest duration and outcome. *Animal Behaviour*, 34(2), 398-402.
- Zulandt, T., Zulandt-Schneider, R. A., Moore, P. A. (2008). Observing agonistic interactions alters subsequent fighting dynamics in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Animal Behaviour*. 75 (1), 13–20. doi:10.1016/j.anbehav.2007.04.017.

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados desse trabalho trazem respostas interessantes sobre alguns aspectos ainda não abordados sobre os caranguejos de água doce que ocorrem no semiárido brasileiro, além de contribuições com potenciais para ajudar a esclarecer os problemas encontrados nos estudos sobre o efeito do recurso na dinâmica dos confrontos animais. O primeiro artigo, por exemplo, demonstra que o padrão de quiescência predominante durante o dia e noite, com um aumento da atividade durante a noite é mantida pelos caranguejos *S. pictus* que ocorrem no semiárido brasileiro. No entanto, esses caranguejos demonstram frequências de quiescência durante o dia maior do que aqueles caranguejos já estudados que ocorrem em ambientes com condições mais favoráveis. Sugerindo que esses diferentes padrões comportamentais podem ser adequações comportamentais para lidar com o estresse fisiológico de um ambiente aquático no semiárido brasileiro. O segundo artigo por sua vez, demonstra que a discrepância entre as métricas usadas para estimar o custo do confronto, ocorre devido à simplificação na relação entre a duração total da luta e o custo energético em confrontos estruturados em múltiplas fases, onde o acúmulo de custos não é linear ao longo de todas as fases da luta. Sugerindo que em confrontos estruturados por fases, a análise da dinâmica do confronto através da análise sequencial e da duração das fases se mostraram melhores indicadores de custo do confronto e motivação dos oponentes do que a métrica tradicionalmente usada, duração total da luta.