

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG  
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA**

**RITMOS DE ACASALAMENTO E HABITAT  
DE RECRUTAMENTO DO CARANGUEJO-  
UÇÁ (*Ucides cordatus*), E SUAS  
IMPLICAÇÕES PARA GESTÃO EM  
MANGUEZAIS DE CARAVELAS, BA.**

**ANDERS JENSEN SCHMIDT**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia Biológica da Universidade Federal do Rio Grande - FURG, como requisito parcial à obtenção do título de DOUTOR.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Emílio Bemvenuti

Coorientadora: Dra. Karen Diele  
(ZMT-Bremen e Edimburgh Napier University)

**RIO GRANDE  
Julho de 2012**

## AGRADECIMENTOS

A história desta Tese começa na Ilha Grande, 1985, com uma criança enrugada de água, mergulhando e puxando uma câmara de ar “oceanográfica”, enquanto os pais sorridentes chamam para o almoço no barco a vela. Seguiu-se uma juventude aquática, velejando ou mergulhando com grandes amigos em Angra. Dez anos depois, ainda mergulhava, mas já como universitário da UFRJ, medindo ouriços com a primeira orientadora Andréa Junqueira, enquanto o chefe Sérgio Henrique esperava, também em um barco a vela. Logo veio a troca do Rio pela Bahia, e a paixão por tartarugas, e depois por caranguejos. Não mais mergulhava, mas chafurdava nos manguezais de Canavieiras com os amigos do Instituto Ecotuba, sempre com o apoio do Hotel Transamérica. A mortandade do caranguejo-uçá foi o passaporte para Caravelas, e várias cervejas na Praia do Grauçá sagraram a amizade com Ulisses Scofield e, na sequência, Sandra Miranda e Clerton Pontes. Com a confiança destas pessoas foi iniciada uma longa jornada na Base Avançada do CEPENE / ICMBio, a começar pelo Mestrado na USP, com Prof. Tararam. A boa estrutura da Base, amigos pesquisadores<sup>1</sup>, secretárias<sup>2</sup>, vigilantes<sup>3</sup>, colaboradores<sup>4</sup>, coletores de caranguejo<sup>5</sup> e inúmeros estagiários<sup>6</sup>, permitiram dar asas a imaginação científica. Em um ótimo ambiente de trabalho sempre surgem grandes amizades. Meu grande amigo Zezinho, companheiro de campo e de experimentos mirabolantes, tem seu nome por trás de cada palavra desta Tese. Cristina Theil foi a grande incentivadora do início do Doutorado na FURG, onde fui “apadrinhado” pelo Prof. César Costa, que logo

me apresentou a Prof. Bemvenuti. Este depositou toda confiança no meu projeto e forneceu a imprescindível orientação para cumprir todas as etapas do Doutorado. Na FURG, consegui uma bolsa da CAPES, convivi com brilhantes professores<sup>7</sup> e fiz bons amigos<sup>8</sup>, dentre os quais destaco Leonardo Moraes, companheiro e consultor para assuntos aleatórios. Em Caravelas, o amigo e Prof. Abrunhosa, foi o grande incentivador da minha ida para Alemanha. O acaso conspirou e, no COLACMAR, através de Profa. Schaeffer-Novelli, conheci o Prof. Saint-Paul, que acabou contribuindo para obtenção de uma bolsa CAPES/DAAD para ir para o ZMT-Bremen em 2009. Já no curso de alemão, formou-se uma divertida colônia brasileira que tornava tropical qualquer inverno europeu. Em Bremen, fui bem recebido por minha coorientadora, Dra. Karen Diele. Com ela aprendi como realmente funciona a Ciência, sua linguagem e suas manhas, sempre com muita empolgação. Indo além, nossa amizade foi o maior fruto desta Tese, marco zero para vários sonhos que ainda poremos em prática. Com um novo apoio do DAAD retornei para Alemanha em 2011, onde tive que superar os dias mais tristes da minha vida pela perda da minha melhor amiga, conselheira e avó Haideé. Nesta conturbada reta final surgiu um grande amor, minha “anjinha-da-guarda” Tatiana Gomes, que me deu todo o carinho e apoio (para o coração e para o computador) para eu superar as dificuldades e finalizar minha empreitada. Junto com meu pai Axel, minha mãe Moema, minha irmã Ingrid e minha sobrinha Barbara, Vó Haideé foi a grande incentivadora da minha carreira e esta Tese é dedicada a ela. Todo conhecimento científico gerado por um pesquisador não chega aos pés da experiência de viver 99 anos.

<sup>1</sup>Pesquisadores: Adelson de Souza, Breno Barros, Darlan Simith, Felinto Guimarães, Henrique Dias, Jaqueline Garcia, Leandro Rabello e Orlando Galli.

<sup>2</sup>Secretárias: Andreia Soares, Gal Menezes, Gracielle Caetano e Siely Farias.

<sup>3</sup>Vigilantes: Denilson Barbosa, Flávio Amaral, Marcelo de Jesus (e Cuca), Reginaldo Soares e Uermerson Barata.

<sup>4</sup>Colaboradores: Edmilson Ferreira, Joelma de Jesus, José Bernardo de Jesus, José Augusto Serafim.

<sup>5</sup>Coletores de caranguejo: Augusto Serafim e Uelinton Lopes.

<sup>6</sup>Estagiários: Adriana Pedale, Amine Gonçalves, Angélica Otoni, Bia Dias, Camila Thompson, Clara Souza, Cristina Theil, Danielli Herbst, Denise Rodrigues, Luís Dias, Gelúcia Santos, Géssica Aguiar, Gleissianne Dias, Ivo Neto, Janine Menezes, Joseildo dos Santos, Karen Lima, Kelton Serafim, Laura Vieira, Leonardo Rezende, Loly Silvestre, Lotta Kluger, Lucas Moreira, Luciana Queiroz, Ludiana do Sacramento, Marcos Menezes, Mayne Assunção, Patrícia Miranda, Paula Souza, Ramon Gonçalves, Sabrina Neves, Sandra Souza, Sávia Pascoalini, Stéphaní Álvares, Suel de Jesus, Tamires Correia, Thiane Santos, Thamires Paranaguá, Uagnison Machado e Valdirene Ferreira.

<sup>7</sup>Entre eles, os professores da Banca de Examinadora da Tese, que sempre me incentivaram e contribuíram com ótimas sugestões: César Costa, Felipe Dumont, Fernando D’Incao, Nivaldo Nordi, Paul Kinas e Wilson Wasielesky.

<sup>8</sup>Entre eles: Vera Santos, Secretária da COMCUR, que sempre me “puxou a orelha” quando necessário, e André Colling e Raphael Pinotti, pelo apoio durante minha estada no Laboratório de Invertebrados Bentônicos da FURG e pela contribuição para a logística da defesa da Tese.

## ÍNDICE

	Página
RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	3
1- Justificativas e objetivo geral .....	5
2- Ritmos de acasalamento: problemática, hipóteses e objetivos .....	7
3- Habitat de recrutamento: problemática, hipóteses e objetivos .....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	13
1- Área de estudo .....	13
2- Monitoramento da abundância e comportamento nas andadas .....	13
3- Amostragens de recrutas em tocas de coespecíficos e em gradientes ....	16
SÍNTESE DOS RESULTADOS.....	19
1- Descrição e nomenclatura do comportamento na andada .....	19
2- Determinação da sincronia de ritmos de andada com ciclos geofísicos ...	21
3- Padrões espaço-temporais e facilitação ecológica do recrutamento .....	23
4- Distribuição espacial em padrões de zonação e definição de apicum.....	24
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	25
LITERATURA CITADA.....	29
FIGURAS .....	38
APÊNDICE I - Critical assessment of unifying animal movement classifications: the case of the mating-associated behaviour of the crab <i>Ucides cordatus</i> .....	48
APÊNDICE II - Effects of geophysical cycles on the rhythm of mass mate searching of a harvested mangrove crab .....	81
APÊNDICE III - Intra-specific facilitation of the recruitment of a burrowing mangrove crab along environmental gradients .....	113
APÊNDICE IV - Sobre a definição da zona de apicum e a sua importância ecológica para populações de caranguejo-uçá, <i>Ucides cordatus</i> .....	151

## RESUMO

O caranguejo-uçá, *Ucides cordatus*, é uma espécie chave para o manguezal, tem grande importância socioeconômica e seus estoques vêm sendo reduzidos por mortalidades em massa. Para subsidiar a gestão deste recurso pesqueiro, este estudo objetivou gerar conhecimento sobre sua reprodução e recrutamento. As ocorrências das chamadas “andadas” reprodutivas foram registradas de 2006 a 2011, sendo que, em 2008 e 2010, a abundância e comportamento de *U. cordatus* foram monitorados. Um total de 1441 caranguejos foi observado, dos quais 80% exploravam tocas. Em torno de 90% dos caranguejos que estavam explorando tocas eram machos a procura de parceiras. Foram registrados 78 caranguejos escalando árvores, sendo 78% deles, fêmeas realizando extrusão de ovos. Estes movimentos foram utilizados para análise crítica de classificações unificadoras de movimento animal e concluiu-se que é ainda necessária uma nomenclatura que permita uma classificação sem ambiguidades e um agrupamento coerente de movimentos de diferentes taxa, de acordo com suas causas evolutivas. Foi constatado que as andadas podem ocorrer de dia e de noite e que o ritmo de procura de parceiros é ligado ao “ciclo de desigualdade de maré de sizígia”. Em sincronia com este ciclo, as andadas variaram entre lua cheia ou nova, dependendo de qual fase apresentava a maior amplitude de maré. A causa evolutiva mais provável da andada é permitir a maior sobrevivência das larvas através da liberação sincronizada com a maré de maior amplitude, um mês depois. Este conhecimento facilitará a determinação de períodos de defeso, reduzindo conflitos entre os coletores e o órgão gestor. Para estudar o recrutamento,

juvenis foram amostrados mensalmente de Abril/08 a Maio/09. Dos 474 recrutas encontrados, 96% estavam associados a tocas de coespecíficos, indicando facilitação ecológica. O recrutamento foi maior em zonas intermediárias do gradiente ambiental, com altura de inundação estimada de 18,5 cm, evitando a alta predação das zonas mais inundadas e o estresse físico-químico das menos inundadas. Amostragens em outras 6 áreas, com diferentes padrões de zonação, também revelaram maior recrutamento em zonas de manguezal arbóreo menos inundadas, próximas à transição para terra-firme. Ressalta-se, portanto, a importância da conservação e da nomenclatura adequada desta zona de transição, sugerindo-se que esta seja definida tendo como critério a estrutura herbácea de sua vegetação e não medições de salinidade e inundação, que podem variar espaço-temporalmente e, portanto, serem subjetivas. O conhecimento sobre recrutamento habitat-específico poderá indicar se ações de repovoamento são realmente necessárias para a recuperação de estoques de *U. cordatus* afetados por mortalidades em massa.

Palavras chave: apicum, bioturbação, ciclo de desigualdade de maré de sizígia, ciclo geofísico, facilitação, movimento.

## ABSTRACT

The land crab, *Ucides cordatus*, is a keystone species for the mangrove, has an important socioeconomic role and their stocks have been reduced by mass mortalities. To support the management of this fisheries resource, the aim of the study was produce knowledge about its reproduction and recruitment. The occurrences of the so-called reproductive *andadas* (= “walk” in Portuguese), were recorded from 2006 to 2011. In 2008 and 2010, the abundance and behaviour of *U. cordatus* were also monitored. A total of 1441 crabs were observed, 80% exploring burrows. About 90% of exploring crabs were males searching for mates. We recorded 78 crabs climbing on trees and 78% of them were females extruding eggs. We used these movements for the critical assessment of unifying animal movement classifications. We conclude that a nomenclature allowing an unambiguous classification and a coherent grouping of movements across different taxa, according to their ultimate causes is still lacking. We found that *andada* occurred during the day and night and that the rhythm of mate searching was linked to the “syzygy tide inequality cycle” (STIC). In sync with this cycle, *andada* shifted between new and full moon, depending upon which moon phase had the higher amplitude tides. The likely ultimate cause of *andada* is increased larval survival after synchronous release at highest amplitude spring tides one month later. This knowledge will support the establishment of capture bans and reduce conflicts between fishers and regulatory agencies. To study the recruitment, juveniles were sampled monthly from April 2008 to May 2009. Of the 474 recruits found, 96% were associated with burrows of conspecifics, indicating ecological facilitation. Recruitment was



higher in intermediate zones of the environmental gradient, with 18.5 cm of estimated flood height, avoiding high predation at the most inundated zone and the physical-chemical stress at the less flooded zone. Sampling in other 6 areas, with different zonation patterns, also showed higher recruitment in intermediate zones of arboreous mangrove near the transition to hinterland. Therefore it was emphasized the importance of conservation and of a proper nomenclature of this transition zone. It is suggested that the transition zone must be defined based on the herbaceous structure of its vegetation rather than measurements of salinity and inundation, which can vary in space and time and therefore be subjective. Knowledge about habitat-specific recruitment could indicate whether stock enhancement actions are really necessary for the recovery of *U. cordatus* stocks affected by mass mortalities.

Keywords: bioturbation, facilitation, geophysical cycle, movement, salt flat, syzygy tide inequality cycle.

## INTRODUÇÃO GERAL

O caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus 1763) pertence à superfamília Ocypodoidea e à família Ucididae (Ng *et al.* 2008), sendo típico do ecossistema manguezal, onde habita tocas cavadas no sedimento da zona entre-marés (Fig. 1). Ocorre no Atlântico ocidental, sendo que o limite sul de sua distribuição geográfica é Santa Catarina/Brasil (Costa 1972) e o limite norte é Flórida/EUA (Manning & Provenzano 1961).

### 1- Justificativas e objetivo geral

Nos manguezais brasileiros, *U. cordatus* é uma espécie emblemática porque atinge até 9 cm de largura de carapaça (Diele & Koch 2010a) e é muito apreciado como alimento, principalmente em áreas estuarinas do Nordeste, como Caravelas/BA, local onde este estudo foi desenvolvido (Fig. 2). Assim, esta tese de doutorado sobre a espécie *U. cordatus* é justificada não somente por sua (i) importância ecológica, mas também por sua (ii) importância socioeconômica e pelas (iii) pressões que seus estoques pesqueiros vêm sofrendo:

(i) No que se refere à importância ecológica, *U. cordatus* é um dos principais consumidores da serapilheira do manguezal (Wolff *et al.* 2000, Nordhaus *et al.* 2006) e é, portanto, uma espécie chave para o fluxo trófico deste ecossistema. Adicionalmente, *U. cordatus* pode ser considerado um engenheiro ecológico físico, já que a escavação de tocas no sedimento, modifica, mantém e cria habitats para outros organismos (Jones *et al.* 1997). A bioturbação causada pelas tocas de *U. cordatus*, também proporciona aeração e drenagem do

sedimento (Jones 1984, Smith *et al.* 1991) e influencia os ciclos biogeoquímicos que ocorrem no sedimento (Aller & Aller 1998, Mchenga & Tsuchiya 2008).

(ii) Quanto à importância socioeconômica, destaca-se a utilização de *U. cordatus* como recurso pesqueiro, já que a atividade de coleta de caranguejos sustenta várias populações tradicionais de baixa renda (Nordi 1994a, Glaser & Diele 2004, Alves *et al.* 2005). Segundo Glaser & Diele (2004), a coleta de caranguejo-uçá absorve boa parte da mão-de-obra excedente da economia devido ao alto crescimento demográfico, à falta de fontes de renda alternativas, ao baixo investimento necessário para esta atividade e ao regime de livre acesso às áreas de manguezal.

(iii) Em relação à pressão sobre os estoques pesqueiros, pode-se dizer que, na percepção da maioria dos coletores, a quantidade de caranguejos nos manguezais está diminuindo (Alves *et al.* 2005). Contrariamente a esta percepção, a sobreexploração não vem sendo registrada em manguezais bem conservados e onde a captura continua sendo feita manualmente (Diele *et al.* 2005). No entanto, o crescente uso de artefatos de pesca não seletivos, as chamadas “redinhas” (Botelho *et al.* 2000), e distúrbios antrópicos sobre o habitat de *U. cordatus*, principalmente nas zonas de transição do manguezal para terra-firme (Meiros 2007, Abreu *et al.* 2011, Schaeffer-Novelli *et al.* 2012), podem estar comprometendo seus estoques. Independentemente da pressão antrópica, em muitos locais a sustentabilidade da coleta de caranguejo-uçá foi posta em risco por uma mortalidade em massa (Schmidt *et al.* 2008a) causada por uma doença fúngica (Orélis-Ribeiro *et al.* 2011) que chegou a reduzir até 97,6% de algumas populações (Schmidt 2006). Por estes motivos, *U. cordatus* foi incluído

na “Lista Nacional das Espécies de Invertebrados Aquáticos e Peixes Sobreexplotadas ou Ameaçadas de Sobreexploração” (Brasil 2004).

No caso de um estoque pesqueiro severamente sobreexplorado, a combinação de técnicas tradicionais de gestão, com técnicas de repovoamento envolvendo introdução de larvas ou juvenis, pode ser útil para a recuperação populacional (Davis *et al.* 2005, Silva 2007, Cottens *et al.* 2008). No entanto, para saber se iniciativas de repovoamento são realmente necessárias, é preciso antes saber como as populações estão se recuperando naturalmente, sendo imprescindíveis estudos prévios sobre reprodução e recrutamento. Diante desta problemática, o objetivo geral desta tese de doutorado foi: gerar conhecimento sobre os ritmos de acasalamento e sobre o habitat de recrutamento de *U. cordatus* para subsidiar estratégias de gestão e conservação desta espécie.

## **2- Ritmos de acasalamento: problemática, hipóteses e objetivos**

A reprodução de *U. cordatus*, particularmente os movimentos em massa para procura de parceiros, são provavelmente os eventos mais notórios nos manguezais brasileiros. Em certos períodos, durante o verão austral, é possível ver uma grande quantidade de caranguejos andando fora da toca, motivo pelo qual este fenômeno é popularmente conhecido como “andada”, “andança” ou “carnaval” (Nascimento 1993, Nordi 1994b, Góes *et al.* 2000, Wunderlich *et al.* 2008, Diele & Koch 2010b). Tais movimentos não rotineiros contrastam com os hábitos crípticos apresentados na maior parte do ano. Fora da andada, caranguejos da espécie *U. cordatus* chegam a passar 85% do tempo dentro da

toca e, quando fora, passam a maior parte do tempo parados na entrada, apenas ocasionalmente se movimentando em um raio de 1 m para coletar material vegetal para alimentação ou lama para manutenção das tocas (Nordhaus *et al.* 2009). No entanto, durante a andada, os caranguejos se afastam de suas tocas e podem ser facilmente capturados, sendo por isso proibida a sua captura neste período (Brasil 2003a, Brasil 2003b).

Duas problemáticas existem em relação à andada. Primeiro, os movimentos de machos e fêmeas durante este fenômeno ainda não são bem descritos, suas funções não são claras e nem tampouco existem nomes técnicos para se referir aos mesmos. Nomear e enquadrar movimentos de animais em classificações unificadoras é essencial para estudos de biologia comparada e para a compreensão de como a seleção natural atua na evolução das espécies (Dingle 1996). No que se refere à gestão, uma nomenclatura adequada é imprescindível para, por exemplo, formulação de disposições preliminares de instrumentos legais. No entanto, muitas vezes os nomes dados aos movimentos variam substancialmente conforme a classificação utilizada, principalmente quando se trata do termo “migração” (Heape 1931, Dingle 1996, Pittman & McAlpine 2003). Isso é particularmente confuso em caranguejos, pois carcinologistas contribuíram muito pouco para elaborar classificações unificadoras, comparativamente a pesquisadores de vertebrados e entomólogos. Esta problemática foi o foco do primeiro artigo integrante desta tese.

Os objetivos do primeiro artigo foram: (i) testar a hipótese de que os movimentos de *U. cordatus* durante a andada diferem entre os sexos, (ii) compreender as funções destes movimentos e (iii) utilizar machos e fêmeas de *U.*

*cordatus* como estudo de caso para realizar uma avaliação crítica das diferentes classificações de movimentos de animais

A segunda problemática ligada à andada é originária da dificuldade de instituir defesos no período correto. Embora seja conhecimento tradicional que as andadas costumam começar um a dois dias após a lua cheia ou nova (Nordi 1994b, Diele & Koch 2010b), a razão da alternância da ocorrência deste fenômeno nestas duas fases lunares é desconhecida. Assim, por precaução, a captura é proibida durante seis dias após a lua cheia e seis dias após a nova. Quando não ocorre andada durante o defeso, coletores ficam insatisfeitos por serem proibidos de trabalhar em um momento propício e o órgão gestor (IBAMA) desperdiça tempo e recursos financeiros em operações de fiscalização desnecessárias. Esta problemática aponta para a necessidade de previsões dos períodos de andada o que torna necessária a compreensão dos ritmos biológicos de *U. cordatus*. Foi levantada a hipótese de que seria possível prever a ocorrência de andadas com base em ciclos geofísicos. Particularmente, o artigo enfatizou um ciclo muito pouco estudado, chamado de “ciclo de desigualdade de sizígia (Skov *et al.* 2005), neste estudo renomeado como “ciclo de desigualdade de maré de sizígia”. Este ciclo é originário da interação do ciclo sinódico (sucessivo alinhamento e não alinhamento da lua, sol e terra, gerando as diferentes amplitudes de maré) e o ciclo anomalístico (alternância da posição da lua entre um ponto mais próximo – perigeu – e um ponto mais afastado – apogeu – da terra, devido a sua órbita elíptica). Quando o perigeu coincide com a sizígia de lua nova, as amplitudes de maré são mais altas neste período do que em períodos de lua cheia, e vice-versa. Em geral o perigeu coincide com a sizígia a

cada 7 meses, alternadamente na lua nova e cheia (Dronkers 1964, Wood 1986, Skov *et al.* 2005) (Fig. 3); eis o motivo do uso do termo “ciclo de desigualdade de maré de sizígia”.

O objetivo do segundo artigo foi: monitorar a ocorrência temporal e abundância de caranguejos da espécie *U. cordatus* ativos fora das tocas, para determinar se os ritmos de andada estão ligados a ciclos geofísicos, incluindo o “ciclo de desigualdade de maré de sizígia”.

Após a andada, as fêmeas ovígeras permanecem incubando os ovos e, aproximadamente um mês depois, emitem larvas na maré de sizígia da mesma fase lunar em que a fertilização ocorreu (Santarosa-Freire 1998, Diele 2000). A emissão de larvas zoea sincronizada com início da maré vazante de sizígia garante a exportação para o oceano. Após mais um mês, o estuário é invadido por larvas megalopas vindas com a maré enchente, também de sizígia (Diele 2000). As megalopas irão assentar na lama dos manguezais, permitindo o recrutando em populações de *U. cordatus*, tema da segunda parte desta tese.

### **3- Habitat de recrutamento: problemática, hipóteses e objetivos**

Nesta tese, foi considerado “recrutamento”, o número de indivíduos que, após assentar (passar definitivamente da vida planctônica para a bentônica), sobrevivem até serem detectados pela primeira vez em uma amostragem (Keough & Downes 1982, Bertness 1992). O recrutamento é uma etapa da história de vida da espécie *U. cordatus* que ainda é muito pouco conhecida. Indivíduos abaixo do tamanho comercial (largura de carapaça < 6 cm) têm sido

observados em zonas menos inundadas do manguezal (Diele 2000, Alves & Nishida 2002, Schmidt *et al.* 2009), porém, apenas recentemente foram encontrados pela primeira vez em campo recrutas com largura de carapaça menor que 1 cm, em tocas de coespecíficos (Schmidt 2006, Kassuga 2009, Schmidt & Diele 2009). Este achado, somado a estudos de laboratório que demonstraram que o odor de coespecíficos induz o assentamento de megalopas (Diele & Simith 2007, Simith & Diele 2008), suscitou a hipótese da ocorrência de facilitação ecológica intraespecífica no recrutamento de *U. cordatus*. Considerando que a facilitação ecológica entre dois organismos ocorre quando um deles é beneficiado e nenhum sofre prejuízos (Stachowicz 2001, Bruno *et al.* 2003), caranguejos já estabelecidos na população facilitariam o assentamento e (ou) sobrevivência pós-assentamento de recrutas de *U. cordatus*. No entanto, esta hipótese ainda não foi testada pois estudos anteriores não envolveram amostragens adequadas em locais não bioturbados, de modo que a ocorrência de recrutamento fora de tocas não pôde ser excluída (Schmidt 2006, Kassuga 2009, Schmidt & Diele 2009). Ainda, padrões temporais e espaciais de recrutamento e a consequente distribuição espacial de *U. cordatus* ao longo de gradientes ambientais da zona entre-marés ainda não foram identificados.

Os objetivos do terceiro artigo foram: (i) testar a hipótese de que indivíduos já estabelecidos na população facilitam o recrutamento de *U. cordatus*, (ii) identificar possíveis padrões temporais de recrutamento e (iii) determinar em qual zona do gradiente ambiental de um manguezal o



recrutamento é mais intenso, analisando seu efeito sobre a distribuição espacial da população.

Apesar de estudos sobre a distribuição espacial de *U. cordatus* terem apontado um predomínio de indivíduos de pequeno porte em zonas pouco inundadas (Diele 2000, Alves & Nishida 2002, Schmidt *et al.* 2009), nenhum dos desenhos amostrais anteriores contemplou um gradiente ambiental completo, do curso d'água até terra-firme. Ademais, manguezais apresentam variados padrões de zonação (Schaeffer-Novelli *et al.* 1990) e é possível que a distribuição espacial de *U. cordatus* varie com eles. Conhecer a distribuição espacial de *U. cordatus* é particularmente importante porque a zona de transição para terra-firme costuma ser a mais afetada por ações antrópicas (Meireles 2007, Abreu *et al.* 2011, Schaeffer-Novelli *et al.* 2012). Ainda, não há um consenso sobre como caracterizar, definir e nomear a zona de transição, que, por isso, vem recebendo nomes diversos como “apicum”, “salgado”, “planície hipersalina” ou “marisma tropical” (Maciel 1991, Schaeffer-Novelli 1999, Coelho-Jr 2010, Chaves *et al.* 2010). Este problema é frequente não só na literatura científica, mas também na legislação ambiental (Brasil 2012). Leis ambientais ambíguas podem levar a conflitos e ao uso inadequado do ecossistema manguezal, gerando impactos negativos sobre populações de caranguejo-uçá e prejuízos para populações tradicionais que dependem deste recurso. Esta foi a problemática abordada pelo quarto artigo.

Os objetivos do quarto artigo foram: (i) caracterizar diferentes padrões de zonação do manguezal, incluindo sua zona de transição para terra-firme; (ii) propor uma definição mais adequada das zonas do ecossistema manguezal;

(iii) determinar a distribuição espacial do caranguejo *U. cordatus* ao longo dos padrões de zonação e (iv) discutir os possíveis impactos da ocupação da zona de transição sobre a população de *U. cordatus*.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **1- Área de estudo**

Todos os estudos foram conduzidos no extremo sul da Bahia, em Caravelas (17°45'45.0, 039°13'48.0). Este município, juntamente com Nova Viçosa, abrange um sistema estuarino único (Figs. 4 e 5) com cerca de 11.000 ha de manguezais (CSR/IBAMA 2003). A maior parte destes manguezais se encontra na Reserva Extrativista do Cassurubá, onde a coleta de caranguejo-uçá é uma atividade de grande importância econômica para a população tradicional local (Ranauro 2004). Esta população extrativista sofreu grandes perdas em 2005, quando a mortalidade em massa de *U. cordatus* causada por uma doença fúngica (Orélis-Ribeiro *et al.* 2011) atingiu a região estuarina de Caravelas – Nova Viçosa (Schmidt *et al.* 2008a).

### **2- Monitoramento da abundância e comportamento nas andadas**

Para uma avaliação rápida de qual fase lunar (nova ou cheia) a andada ocorreu ao longo dos anos, a presença e ausência de andadas foram registradas de janeiro a abril (meses em que normalmente ocorrem andadas na região), de 2006 a 2011.

Para obtenção de dados qualitativos e quantitativos, duas campanhas de amostragem foram realizadas. A primeira campanha foi conduzida em Fevereiro e Março de 2008, com amostragens começando um dia antes da lua nova e cheia e continuando até não haver mais caranguejos apresentando comportamento de andada (aprox. 7 dias depois). Em cada dia, foram feitas duas amostragens, uma diurna e outra noturna, através da coleta de caranguejos em 3 parcelas de 5 x 100 m demarcadas em bosques de *R. mangle* (Fig. 5b) perpendicularmente a um canal. Ao coletar cada caranguejo, foi registrado o comportamento que ele estava apresentando no momento. Após a captura, a largura de carapaça foi medida, o sexo foi identificado e o indivíduo foi solto no mesmo local.

A segunda campanha foi conduzida em Fevereiro de 2010, no primeiro, segundo e terceiro dia após a lua cheia e nova. Para permitir observações sem causar distúrbios, foram construídas em bosques de *R. mangle* três plataformas de 3,5 m<sup>2</sup>, com 2 m de altura, distantes aproximadamente 1.500 m uma da outra (Fig. 6). As observações noturnas foram feitas com o auxílio de monóculos de luz infravermelha. Observações *ad libitum* permitiram descrever em detalhes e categorizar os atos comportamentais rotineiros (fora da andada) e não rotineiros (durante a andada) dos caranguejos de ambos os sexos. Para amostragem quantitativa, 4 parcelas de 4 m<sup>2</sup> foram demarcadas ao redor de cada plataforma. As parcelas foram amostradas a cada 1h 33 min, sendo registrados: a abundância de caranguejos machos e fêmeas apresentando cada tipo de comportamento, a direção geográfica de cada caranguejo andando e dados abióticos. A amplitude de maré foi calculada com base na

tábua de marés. Os dados gerados nas duas campanhas foram repartidos entre os artigos dos apêndices I e II, cada qual envolvendo análises específicas, de acordo com o assunto abordando.

No artigo do apêndice I, foram apresentadas a descrição e categorização do comportamento de machos e fêmeas durante a andada. As médias de largura de carapaça de machos e fêmeas foram comparadas com teste “t”. O teste  $\chi^2$  foi utilizado para analisar a proporção de caranguejos andando para Norte, Sul, Leste e Oeste, a proporção de caranguejos apresentando cada tipo de comportamento em cada mês amostrado e a proporção sexual do total de caranguejos em cada categoria de comportamento.

O artigo do apêndice II foi focado na análise dos ritmos de andada. Os dados de presença e ausência de andada na lua nova e cheia de 2006 a 2011 foram utilizados para avaliar uma possível sincronia com o “ciclo de desigualdade de maré de sizígia”. A intensidade de andada foi estimada com base na abundância de caranguejos apresentando comportamento ligado a procura de parceiros, independentemente do sexo. As coletas diárias de caranguejos feitas em 2008 foram utilizadas para determinar a duração total da andada e a flutuação da intensidade da andada ao longo dos dias que ela ocorre. As amostragens intensivas realizadas nas plataformas em 2010 permitiram identificar a variação da intensidade da andada ao longo do ciclo claro/escuro e do ciclo tidal. As médias de abundância ao longo dos ciclos foram comparadas com ANOVA para medidas repetidas seguida de teste de

Bonferroni. Adicionalmente, foram realizadas correlações cruzadas das séries temporais de abundância com os parâmetros abióticos medidos.

### **3- Amostragens de recrutas em tocas de coespecíficos e em gradientes**

No artigo do apêndice III, foram considerados “recrutas” aqueles caranguejos cujas tocas não podiam ser detectadas visualmente (seja pelo tamanho reduzido, seja por estarem dentro de tocas de coespecíficos) e que, portanto, tiveram que ser triados manualmente no sedimento. Recrutas encontrados em tocas de caranguejos coespecíficos foram considerados “coabitantes”, enquanto, aqueles encontrados fora, foram chamados de “recrutas de vida livre”. Caranguejos cujas tocas eram grandes o suficiente para serem detectadas visualmente foram chamados de “proprietários”. Proprietários que estavam abrigando coabitantes foram chamados de “proprietários hospedeiros”.

As amostragens mensais foram conduzidas de abril de 2008 a maio de 2009 em uma área de manguezal adjacente a terra-firme (Fig. 5c). A área apresenta uma zona de *Rhizophora mangle* mais alta, na margem de um riacho, seguida por uma zona de *R. mangle* mais baixa, uma zona de *L. racemosa* e uma zona de transição para terra-firme, na maior parte sem vegetação e com ocorrência esporádica de *Acrostichum aureum*. As amostragens de recrutas foram realizadas mensalmente dentro de parcelas de 30 x 1 m, demarcadas perpendicularmente a terra-firme. Dentro das parcelas, foram colocados aros de 25 cm de diâmetro sobre cada abertura de toca de *U. cordatus*. Próximo a cada aro colocado sobre toca, foi colocado um aro similar

na superfície não bioturbada mais próxima. Recrutas de *U. cordatus* foram triados no sedimento removido de dentro dos aros sendo registrado em qual parte da toca, ou da superfície não bioturbada, eles estavam. Adicionalmente, foram medidos o diâmetro de abertura da toca do proprietário hospedeiro, parâmetros abióticos e a inundação local, estimada com base na altura da faixa de algas da associação *Bostrichietum* incrustadas nas árvores do manguezal (Blankensteyn *et al.* 1997, Cunha *et al.* 1999, Cunha & Costa 2002). Em julho de 2008 e janeiro de 2009 também foram medidas as aberturas de tocas dos proprietários não-hospedeiros. Todas as medidas de abertura de toca foram transformadas em largura de carapaça por regressão linear, de acordo com Schmidt *et al.* (2008b). O gradiente ambiental da área de estudo foi caracterizado quanto à declividade do terreno, zonação, estrutura da vegetação, *standing stock* e queda de serapilheira, tempo e altura de inundação, consistência do sedimento, luminosidade, temperatura do ar e do sedimento, salinidade e pH da água intersticial (apêndice III).

A proporção de recrutas coabitantes e recrutas de vida livre encontrados foi analisada com o teste  $\chi^2$ . A relação entre as variáveis dependentes “abundância” e “largura de carapaça” com a altura da faixa de *Bostrichietum* foi modelada através de regressões polinomiais. Os picos das curvas obtidas foram utilizados para indicar os pontos do gradiente ambiental com maior abundância e maior largura de carapaça de recrutas e proprietários hospedeiros. Médias de largura de carapaça e abundância ao longo do tempo, e médias dos parâmetros abióticos ao longo do gradiente ambiental (ver Dutilleul 1993) foram comparadas com ANOVA para medidas repetidas,

seguida de teste de Bonferroni. Médias de *standing stock* e queda de serapilheira nas zonas do manguezal foram comparadas com ANOVA bifatorial seguida de teste de Tukey (HSD) (apêndice III).

Os métodos utilizados no artigo do apêndice IV envolveram amostragens em 6 áreas de manguezal com diferentes padrões de zonação (Fig. 5d). Nestas áreas, em janeiro de 2007, 3 transversais aleatórias foram demarcadas de terra-firme até o canal. Ao longo das transversais, a declividade do terreno foi medida, as espécies vegetais foram identificadas e sua altura foi estimada visualmente, permitindo a delimitação de zonas. Em cada zona foram demarcadas aleatoriamente 4 parcelas de 2,5 x 2,5 m. Dentro delas todas as aberturas de galeria de *U. cordatus* foram contadas e medidas. As medidas de abertura foram transformadas em valores de comprimento de carapaça e estes foram transformados em largura de carapaça, conforme Schmidt *et al.* (2008b). O gradiente ambiental de cada área foi caracterizado quanto ao tempo e altura de inundação, *standing stock* de serapilheira, consistência do sedimento, profundidade do lençol freático, salinidade da água intersticial e temperatura. As médias em cada zona amostrada, foram comparadas com Análise de Variância Unifatorial seguida de teste de Tukey (HSD) (apêndice IV).

## SÍNTESE DOS RESULTADOS

### 1- Descrição e nomenclatura do comportamento na andada

Os monitoramentos realizados permitiram afirmar que a andada é um fenômeno muito mais complexo do que se supunha, sendo que *U. cordatus* apresenta um vasto repertório comportamental, incluindo atos como espumar, explorar tocas, brigar, tentar copular, rejeitar parceiros e escalar árvores (Figs. 7 e 8). A hipótese de que o comportamento de machos difere significativamente do comportamento de fêmeas durante a andada foi comprovada (Figs. 7 e 8), além de ter sido constatado que os machos são maiores do que as fêmeas. Durante a andada, a maior parte dos machos procura parcerias, andando sem direção geográfica, explorando tocas e brigando com outros machos. Este foi o comportamento mais conspícuo da andada, sendo apresentado por 67 - 91% do total de caranguejos observados. No caso das fêmeas, a maior parte permanece próxima a tocas, aceitando ou rejeitando machos e, para extrusão da massa ovígera durante a maré alta, escalam árvores. Este comportamento possivelmente está ligado a uma estratégia para conseguir uma melhor adesão dos ovos no abdômen. Cópulas foram raramente vistas e, portanto, foi proposto que elas ocorrem dentro das tocas, o que também explica o comportamento exploratório apresentado pelos machos. No entanto, não se pode descartar a possibilidade de cópulas ocorrerem fora das tocas quando o manguezal está coberto pela água.

As classificações unificadoras de movimento animal, elaboradas por diferentes disciplinas da zoologia, não permitiram uma denominação comum



dos principais movimentos apresentados por *U. cordatus* durante a andada. De acordo com a classificação criada por pesquisadores de vertebrados (Heape 1931, Orr 1970, Newton 2008), a exploração de tocas deve ser considerada “dispersão”. Já a classificação criada por entomólogos (Kennedy 1985, Dingle 1996, Dingle & Drake 2007), mostrou-se ambígua, de modo que os movimentos da andada podem ser considerados “migração” ou “manutenção de posição” dependendo da interpretação de qual é a área de vida (*home range*) dos caranguejos. Em algumas classificações específicas para crustáceos, exploração de tocas e escalada de árvore podem ser considerados exemplos de “migração” (Bainbridge 1961, Herrnkind 1983). Já em uma classificação criada para crustáceos e peixes (Pittman & McAlpine 2003), a exploração de tocas seria considerada “relocação de área de vida” ou “migração”, dependendo da interpretação, enquanto a escalada de árvores seria considerada inequivocamente um tipo de “migração”. Analisando outras espécies de *Brachyura* cujos movimentos já são conhecidos (ex. Sivasothi *et al.* 2000, Holden & Blackburn 2006) observa-se problemas similares de classificação, o que demonstra que *U. cordatus* não é um caso isolado e que ainda não existe uma classificação unificadora que seja apropriada para este táxon. Mesmo com os avanços na modelagem matemática de movimentos de animais (Nathan *et al.* 2008), uma nomenclatura adequada continuará sendo necessária para agrupar os movimentos coerentemente com suas causas evolutivas.

## 2- Determinação da sincronia de ritmos de andada com ciclos geofísicos

A variação da abundância de caranguejos procurando parceiros ao longo do tempo indicou que os ritmos de andada são sincronizados com ciclos geofísicos em diferentes escalas. Em relação ao ciclo sazonal, o estudo comprovou que, pelo menos na área de estudo, a ocorrência da temporada de andadas no verão austral não está ligada à redução de salinidade causada pelo aumento de pluviosidade como tem sido proposto para outras espécies de caranguejos (ex. Hartnoll 1988) e para *U. cordatus* em outros locais (ex. Nascimento 1993). A salinidade manteve-se alta durante todos os períodos estudados, indicando que o aumento de luminosidade e temperatura parecem ser os fatores mais importantes para desencadear a temporada de andadas na estação mais favorável para o desenvolvimento das larvas (Anger 2001).

Ao longo do ciclo sinódico, a andada apresentou máxima intensidade entre 2 e 3 dias após a lua cheia ou nova, o que parece ser benéfico para os machos, que evitam esforços desnecessários para procura de fêmeas quando elas ainda estão ovígeras e, portanto, indisponíveis para cópula. Em relação ao “ciclo de desigualdade de maré de sizígia” (resultante da interação do ciclo sinódico com o anomalístico), ficou comprovado que o mesmo tem um papel decisivo para determinar se a andada vai ocorrer após a lua cheia ou lua nova. As andadas ocorreram nas sizígias que coincidiram com o perigeu e que, portanto, apresentaram as maiores amplitudes de maré. Esta sincronia permite que, um mês depois, as fêmeas fecundadas liberem suas larvas no período com correntes de maré mais fortes, o que irá garantir a exportação das larvas, evitando a grande flutuação de salinidade e alta predação da região estuarina

(ex. Morgan & Christy 1995). As causas imediatas da sincronia da andada com o “ciclo de desigualdade de maré de sizígia” não são claras e três hipóteses podem ser levantadas: (i) a sincronia pode estar ligada ao controle endógeno das fêmeas, a começar pela oogênese (Skov *et al.* 2005); (ii) pode ocorrer pelo controle endógeno do acasalamento, seguido pelo controle da ovulação, fertilização e incubação exercido pelas fêmeas (Christy 2011) ou ela pode estar sobre controle exógeno. Esta última hipótese parece pouco provável, pois os resultados indicaram que *U. cordatus* pode apresentar capacidade antecipatória, o que é típico de controle endógeno. Por exemplo, em um mês que existe igualdade de amplitude de maré na lua cheia e nova, caranguejos podem acasalar na fase lunar que irá apresentar maior amplitude no mês seguinte.

Em relação ao ciclo claro/escuro, os comportamentos de rotina (alimentação e manutenção de tocas) foram mais frequentes durante o dia enquanto o comportamento de andada ocorreu com alta intensidade de dia e de noite. As andadas também ocorreram ao longo de todo ciclo tidal, enquanto comportamentos de rotina ocorreram principalmente durante a maré baixa. O início da andada parece ser desencadeado pela coincidência do ciclo claro/escuro com o ciclo tidal, quando então a preamar ocorre exatamente no pôr-do-sol. A subsequente ocorrência noturna do primeiro pico de andada, possivelmente está relacionada com a temporização da liberação de larvas um mês depois, que também ocorre normalmente à noite (Diele 2000).

### 3- Padrões espaço-temporais e facilitação ecológica do recrutamento

Os resultados indicaram que, na área de estudo, liberações de larvas que ocorreram de Fevereiro a Maio se refletem em ocorrências de recrutas na primeira classe de tamanho (até 2 mm de largura de carapaça), de Março a Julho. O tamanho dos recrutas encontrados está de acordo com as curvas de crescimento existentes para juvenis de *U. cordatus* (Diele & Koch 2010a).

A maior abundância de recrutas de *U. cordatus* encontrada em tocas de coespecíficos, em comparação a áreas não bioturbadas, confirma a hipótese levantada por Schmidt & Diele (2009), na qual indivíduos já estabelecidos na população facilitam o recrutamento desta espécie. Tal recrutamento habitat-específico pode ser considerado um exemplo de facilitação comensalística (Stachowicz 2001), já que não causa prejuízos ao proprietário e provê pelo menos 3 vantagens para o recruta coabitante: maior quantidade de alimento dentro das tocas, refúgio contra predadores e proteção contra condições ambientais extremas. Adicionalmente, a maior parte dos recrutas se encontrava em partes mais elevadas das tocas, indicando que um menor período de inundação parece ser favorável.

A maior quantidade de recrutas e de proprietários hospedeiros de pequeno porte foi encontrada em zonas de manguezal arbóreo, próximas ao limite inferior da zona de apicum e com condições intermediárias de inundação, *standing stock* e queda de serapilheira, consistência de sedimento, luminosidade, temperatura, salinidade e pH. O recrutamento em condições intermediárias do gradiente ambiental parece ser vantajoso para *U. cordatus* porque os recrutas evitam a predação mais intensa que ocorre na zona mais

inundada e ao mesmo tempo evita as condições ambientais extremas da zona menos inundada. Padrões similares são observados em espécies da zona intertidal de costões rochosos (Connell 1972).

#### **4- Distribuição espacial em padrões de zonação e definição de apicum**

O recrutamento de *U. cordatus* em condições ambientais intermediárias parece ser uma regra para a maioria dos padrões de zonação de manguezal, sendo a maior densidade de caranguejos de pequeno porte observada no manguezal arbóreo próximo da zona de transição para terra-firme.

Os resultados indicam que, em sua transição para outro ecossistema, o manguezal pode apresentar diversos padrões de zonação e que estes dependem do ambiente adjacente. Basicamente, três feições foram identificadas: um ecótono arbustivo, entre o manguezal e a restinga; um manguezal herbáceo e um manguezal arbóreo localizado próximo ao canal. Estas feições apresentaram espécies vegetais diferentes nos padrões estudados, aparentemente devido à variação de salinidade consequente da combinação de fatores como regime de inundação pela maré e drenagem terrestre. Em um caso particular, a presença de um brejo adjacente reduziu a salinidade intersticial gerando um padrão de zonação incomum para uma área com baixa frequência de inundação que, em outras condições, poderia ser hipersalina.

A variabilidade dos padrões de zonação identificados demonstra a complexidade de se definir os chamados “apicuns” e “salgados”, zona que tem

sido alvo de polêmicas na legislação ambiental brasileira (Brasil 2012, Schaeffer *et al.* 2012). A definição de zonas com base apenas na frequência de inundação (Maciel 1991) mostra-se ineficaz já que a drenagem terrestre e presença de brejos adjacentes podem influenciar drasticamente nos padrões de zonação. Os mesmos problemas são válidos para as definições baseadas apenas em medições de salinidade (Brasil 2012), que ainda têm como problemas agravantes a variação sazonal e a variação ao longo das camadas de sedimento. Diante destas limitações, propõe-se que os chamados “apicuns” e “salgados” devam ser definidos com base na própria estrutura herbácea de sua vegetação, sendo denominado um tipo particular de “manguezal herbáceo”, feição integrante do ecossistema manguezal.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Os resultados gerados sobre reprodução e recrutamento do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* se complementam e prestam uma importante contribuição para a compreensão de sua história natural, assim como para a sua gestão e conservação.

Considerando todas as limitações das classificações de movimento animal existentes, propõe-se que o fenômeno “andada” seja tecnicamente definido como um “conjunto de movimentos em massa, não-rotineiros e com finalidade reprodutiva”. No entanto esta definição é ainda muito generalista e de pouco uso prático, ressaltando que ainda é necessário um enquadramento unificador de movimentos de animais. Isso pode ser conseguido aliando-se as

novas ferramentas de modelagem com uma nomenclatura que permita uma classificação de movimentos sem ambiguidades. Um caminho promissor para se criar esta nomenclatura é o agrupamento dos movimentos de acordo com suas causas evolutivas. Tal nomenclatura poderá ser útil, por exemplo, para estudos comparativos de comportamento animal e de convergência evolutiva, ou mesmo para atividades básicas como procura de palavras-chave em base de dados ou formulação de títulos de artigos. Uma nomenclatura adequada também pode ser aplicada na gestão e conservação de espécies, como por exemplo, na criação de campanhas de educação ambiental e na redação de disposições preliminares de instrumentos legais para gestão pesqueira.

A maior contribuição desta tese para a gestão pesqueira de *U. cordatus*, no entanto, foi o conjunto de resultados sobre os ritmos de andada. Com base nos ritmos ao longo do ciclo claro/escuro e do ciclo tidal, é possível sugerir a realização de operações adicionais de fiscalização à noite e na maré alta, períodos normalmente negligenciados pelos gestores, mas nos quais se comprovou a ocorrência de andada. A ligação entre o “ciclo de desigualdade de maré de sizígia” e as atividades de procura de parceiros sugere que as datas de ocorrência de andada podem ser previstas na região estudada e possivelmente em outros locais. Assim, recomenda-se a utilização de tábuas de maré para focar ações de gestão na fase lunar que irá apresentar maior amplitude de maré, ao invés de proibir a captura na lua cheia e nova. Deste modo, será possível evitar conflitos entre coletores de caranguejos e gestores, bem como otimizar recursos para operações de fiscalização. Por sua vez, uma fiscalização eficiente contribuirá para garantir a reprodução da espécie, e

consequentemente, seu recrutamento, particularmente importante para renovação de populações exploradas e afetadas por mortalidades em massa.

Devido às frequentes mortalidades em massa de *U. cordatus*, existe um crescente interesse no incremento de estoques através da introdução em campo de larvas e juvenis criados em laboratório. Os resultados desta tese indicam que o local mais propício para esta introdução seria dentro de tocas de caranguejos coespecíficos localizadas em zonas de inundação intermediária, no manguezal arbóreo próximo ao limite do manguezal herbáceo. No entanto, antes de qualquer iniciativa, é necessário saber se o recrutamento é realmente um fator limitante para a recuperação de um determinado estoque e considerar se os benefícios do repovoamento compensam os riscos de introdução de patógenos originários dos cultivos de laboratório. Assim, a densidade natural de recrutas deve ser previamente determinada, e, para isso, o conhecimento gerado sobre a especificidade de seu habitat será de grande ajuda.

Enquanto iniciativas de aumento de estoque de *U. cordatus* baseadas em larvicultura devem ser ponderadas, ações para conservação e reconstituição do habitat de recrutamento são de importância inquestionável. Neste ponto, esta tese presta uma importante contribuição ao propor uma definição e nomenclatura das zonas de transição do manguezal para terra-firme. Este referencial tem uma importância direta para políticas públicas que podem vir a afetar os estoques de *U. cordatus*. A constatação de que o recrutamento de *U. cordatus* ocorre próximo ao limite entre o manguezal arbóreo e o manguezal herbáceo leva à uma preocupação com a crescente ocupação desordenada desta última zona por empreendimentos econômicos.



O aumento do nível médio relativo do mar pode levar a um natural deslocamento da zona de recrutamento de *U. cordatus* em direção a terra-firme, invadindo o manguezal herbáceo. Neste cenário, ações antrópicas nesta zona poderão impedir este processo natural e esta obstrução poderá comprometer a renovação dos estoques de *U. cordatus*, o que seria particularmente preocupante se eventos de mortalidade em massa voltarem a ocorrer.

As informações inovadoras geradas nesta tese podem ser consideradas como um ponto de partida para várias pesquisas, algumas delas já em andamento. Assim, a confirmação da sincronia da andada com ciclos geofísicos aponta a necessidade de um monitoramento padronizado em escala continental, e a confirmação do recrutamento habitat-específico de *U. cordatus* aponta a necessidade de estudos de preferência de assentamento das larvas. Mesmo que estes dados complementares ainda sejam necessários, os resultados gerados já podem ser prontamente utilizados para subsidiar estratégias de gestão e conservação de *U. cordatus*, sendo o objetivo geral desta tese plenamente atingido.

## LITERATURA CITADA

- ABREU, MCS, P MATTOS, PES LIMA & AD PADUA. 2011. Shrimp farming in coastal Brazil: Reasons for market failure and sustainability challenges. *Ocean Coast. Manage.*, 54: 658-667.
- ALLER, RC & JY ALLER. 1988. The effect of biogenic irrigation intensity and solute exchange on diagenetic reaction rates in marine sediments. *J. Mar. Res.*, 56(4): 905-936.
- ALVES, RRN & AK NISHIDA. 2002. A Ecdise do Caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* L. (DECAPODA, BRACHYURA) na Visão dos Caranguejeiros. *Interciência*, 27(3): 110-117.
- ALVES, RRN, AK NISHIDA & MIM HERNÁNDEZ. 2005. Environmental perception of gatherers of the crab “caranguejo-uçá” (*Ucides cordatus*, Decapoda, Brachyura) affecting their collection attitudes. *J. Ethnobiol. Ethnomed.*, 1: 10. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1289291/>. Acesso em: 22/05/2012.
- ANGER, K. 2001. The Biology of Decapod Crustacean Larvae. Leiden, A. A. Balkema Publishers. 300p.
- BAINBRIDGE, R. 1961. Migrations. In: WATERMAN, TH (ed.). The Physiology of Crustacea, Volume II, Sense Organs, Integration, and Behavior. Academic Press, Estados Unidos da América, Chap. 12: 431-463.

- BERTNESS, MD, SD GAINES, EG STEPHENS & PO YUND. 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 156: 199–215.
- BLANKENSTEYN, A., D CUNHA-FILHO & AS FREIRE. 1997. Distribuição, estoques pesqueiros e conteúdo protéico do caranguejo do mangue *Ucides cordatus* (L. 1763) (Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais da Baía das Laranjeiras e adjacências, Paraná, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 40(2), 331–339.
- BOTELHO, ERO, MCF SANTOS & ACP PONTES. 2000. Algumas considerações sobre o uso da redinha na captura do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) no litoral sul de Pernambuco – Brasil. *Bol. Téc. Cient. CEPENE*, 8(1): 51-71.
- BRASIL. 2003a. Imagem de Caravelas. Centro de Sensoriamento Remoto - CSR/IBAMA. Brasília, DF.
- BRASIL. 2003b. Portaria IBAMA No 034/03-N, de 24 de junho de 2003: Normatiza a captura de *U. cordatus* nas regiões Norte e Nordeste. Brasília, DF.
- BRASIL. 2003c. Portaria IBAMA N° 52, de 30 de setembro de 2003: normatiza a captura de *U. cordatus* nas regiões Sudeste e Sul. Brasília, DF.
- BRASIL. 2004. Instrução Normativa N° 5 de 21 de Maio de 2004 do MMA (Apêndice II): Dispõe sobre a Lista Nacional das Espécies de Invertebrados Aquáticos e Peixes Sobreexplotadas ou Ameaçadas de Sobreexploração. Brasília, DF.

- BRASIL. 2012. Substitutivo do Senado ao Projeto de Lei da Câmara nº 30, de 2011 (nº 1.876, de 1999, na Casa de origem): Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa. Brasília, DF.
- BRUNO, JF, JJ STACHOWICZ & MD BERTNESS. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends. Ecol. Evol.*, 18(3): 119-125.
- CHAVES, FO, JR GOMES, MLG SOARES, GC DUQUE-ESTRADA, PMM ALMEIDA & VF OLIVEIRA. 2010. Contribuição ao conhecimento e à conservação da planície costeira de Guaratiba – Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro. *Revista da Gestão Costeira Integrada*, 8. Disponível em: [www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang91\\_Chaves.pdf](http://www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang91_Chaves.pdf). Acesso em: 22/05/2012.
- CHRISTY, JH. 2011. Timing of Hatching and Release of Larvae by Brachyuran Crabs: Patterns, Adaptive Significance and Control. *Integr. Comp. Biol.*, 51: 62–72.
- COELHO-JR, C. 2010. Gradiente de inundação pelas marés e a drenagem terrestre sobre o comportamento da salinidade intersticial de bosque de mangue de Cananéia, São Paulo, Brasil. *Revista da Gestão Costeira Integrada*, 8. Disponível em: [www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang80\\_Junior.pdf](http://www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang80_Junior.pdf). Acesso em: 22/05/2012.
- CONNELL, JH. 1972. Community Interactions On Marine Rocky Intertidal Shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3: 169-192.
- COSTA, RS. 1972. Fisiocologia do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) – Crustáceo, Decápode – do nordeste brasileiro. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil, 121 p.

- COTTENS, KF, UA SILVA, R VENTURA, G WANDEBRUCK & A OSTRENSKY. 2008. Sobrevivência e desenvolvimento das larvas de *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) produzidas em laboratório sob diferentes densidades. In: CYRINO, JEP, WM FURUYA, RP RIBEIRO & JD SCORVO-FILHO (eds.). AquaCiência 2008 – Tópicos especiais em biologia aquática e aquicultura III. Sociedade Brasileira de Aqüicultura e Biologia Aquática, Brasil, Chap. 31: 321-328.
- CUNHA, SR, J NASCIMENTO, GB LIMA, G ZACHARJASIEWICZ, DEV CRESTANI, LL MAFRA JR, FD PAZETO, F SANT'ANNA & CSB COSTA. 1999. Distribuição e biomassa de macroalgas em um manguezal da Baía da Babitonga, SC: resultados preliminares. Notas Téc. Facimar, 3: 1-15.
- CUNHA, SR & CSB COSTA. 2002. Gradientes de salinidade e freqüência de alagamento como determinantes da distribuição e biomassa de macroalgas associadas a troncos de manguezais na Baía de Babitonga, SC. Notas Téc. Facimar, 6: 93-102.
- DAVIS, JLD, AC YOUNG-WILLIAMS, AH HINES & Y ZOHAR. 2005. Assessing the potential for stock enhancement in the case of the Chesapeake Bay blue crab (*Callinectes sapidus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62(1): 109-22.
- DIELE, K. 2000. Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté estuary, North Brazil. Bremen, ZMT. 103p.

- DIELE, K, V KOCH & U SAINT-PAUL. 2005. Population structure, catch composition and CPUE of the artisanally harvested mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae) in the Caeté estuary, North Brazil: Indication for overfishing? *Aquat. Living. Resour.*, 18: 169-178.
- DIELE, K & DJB SIMITH. 2007. Effects of substrata and conspecific odour on the metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 348(1-2): 174-182.
- DIELE, K. & V KOCH. 2010a. Growth and mortality of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in north Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 395: 171-180.
- DIELE, K. & V KOCH. 2010b. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides*. In: SAINT-PAUL, U. & H SCHNEIDER (eds.). *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil, Ecological Studies 211*. Springer-Verlag, Alemanha, Chap. 18: 275–283.
- DINGLE, H. 1996. *Migration: The Biology of Life on the Move*. New York, Oxford University Press. 480p.
- DINGLE, H. & A DRAKE. 2007. What is Migration? *BioScience*, 57: 113-121.
- DRONKERS, JJ. 1964. *Tidal computations in rivers and coastal waters*. New York, John Wiley and Sons. 518p.
- DUTILLEUL, P. 1993. Spatial Heterogeneity and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecology*, 74(6): 1646-1658.

- GLASER, M. & K DIELE. 2004. Asymmetric Outcomes: Assessing Central Aspects of the Biological, Economic and Social Sustainability of Mangrove Crab Fishery, *Ucides cordatus* (OCYPODIDAE), in North Brazil. *Ecol. Econ.*, 49: 361-373.
- GÓES, P., FDF SAMPAIO, TMS DO CARMO, GC TÔSO & MS LEAL. 2000. Comportamento e período reprodutivos do caranguejo do mangue *Ucides cordatus*. *Anais do V Simpósio de Ecossistemas Brasileiros da ACIESP*, 2: 335-348.
- HARTNOLL, RG. 1988. Eco-Ethology of Mangroves. In: CHELAZZI, G & M VANINNI (eds.). Behavioural Adaptation to Intertidal Life. Plenum Press, Estados Unidos da América, Chap. 5: 477–489.
- HEAPE, W. 1931. Emigration, Migration and Nomadism. Cambridge, W. Heffer & Sons Ltd. 369p.
- HERRNKIND, WF. 1983. Movement Patterns and Orientation. In: VERNBERG, FJ & WB VERNBERG (Eds.). The Biology of Crustacea, vol. 7. Academic Press, Estados Unidos da América, Chap. 2: 41–105.
- HOLDEN, C & L BLACKBURN. 2006. Tag Team. *Science*, 313: 780-781.
- JONES, CG, JH LAWTON & M SHACHAK. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.
- JONES, DA. 1984. Crabs of the mangal ecosystem. In: POR, FD & I DOR (eds). Hydrobiology of the Mangal. W. Junk Publishers, Estados Unidos da América, Chap. 2: 89-108.

- KASSUGA, AD. 2009. Distribuição espacial dos juvenis do caranguejo-do-mangue, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea: Brachyura: Ucididae) e a fauna associada às galerias dos adultos nos manguezais de Cabaraquara, Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil. 89p.
- KENNEDY, JS. 1985. Migration, behavioral and ecological. In: RANKIN, MA (Ed.). Migration: Mechanisms and Adaptative Significance - Contributions to Marine Science. Marine Science Institute, The University of Texas, Estados Unidos da América, Introduction: 5–26.
- KEOUGH, MJ & JD BARBARA. 1982. Recruitment of Marine Invertebrates: The Role of Active Larval Choices and Early Mortality. *Oecologia*, 54(3): 348–352.
- MACIEL, NC. 1991. Alguns Aspectos da Ecologia da Manguezal. In: CPRH (ed.). Alternativas de Uso e Proteção dos Manguezais do Nordeste. Companhia Pernambucana de Controle da Poluição Ambiental e de Administração do Recursos Hídricos, Brasil, Chap. XX: 9-37.
- MANNING, RB & AJ PROVENZANO-JR. 1999. The occurrence of *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (DECAPODA) in the United States. *Crustaceana*, 2(1): 158-159.
- MCHENGA SS & M TSUCHIYA. 2008. Nutrient dynamics in mangrove crab burrow sediments subjected to anthropogenic input. *J. Sea Res.*, 59: 103-113.



- MEIRELES, AJA, RS CASSOLA, SV TUPINAMBÁ & LS QUEIROZ. 2007. Impactos ambientais decorrentes das atividades da carcinicultura ao longo do litoral cearense, nordeste do Brasil. *Mercator*, 6: 12. Disponível em: <http://www.mercator.ufc.br/index.php/mercator/article/viewFile/48/22>. Acesso em: 22/05/2012.
- MORGAN, SG & JH CHRISTY. 1995. Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. *Am. Nat.*, 145: 457-79.
- NASCIMENTO, SA. 1993. Biologia do Caranguejo-Uçá (*Ucides cordatus*). Aracajú, ADEMA. 48p.
- NATHAN, R. 2008. An emerging movement ecology paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105: 19050-19051.
- NEWTON, I. 2008. The Migration Ecology of Birds. Oxford, Academic Press. 984 p.
- NG, PKL, D GUINOT, PJF DAVIE. 2008. Systema Brachyurorum: Part I - An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles B. Zool., Singapore*, 17: 1-286.
- NORDHAUS, I, M WOLFF & K DIELE. 2006. Litter processing and population food intake of the mangrove crab *Ucides cordatus* in a high intertidal forest in northern Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 67: 239-250.
- NORDHAUS, I, K DIELE & M WOLFF. 2009. Activity patterns, feeding and burrowing behaviour of the crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in a high intertidal mangrove forest in North Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 374: 104-112.

- NORDI, N. 1994a. A produção dos catadores de caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*) na região de Várzea Nova, Paraíba, Brasil. *Rev. Nordestina Biol.*, 9(1): 71-77.
- NORDI, N. 1994b. A captura do caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*) durante o evento reprodutivo da espécie: o ponto de vista dos caranguejeiros. *Rev. Nordestina Biol.*, 9(1): 41-47.
- ORÉLIS-RIBEIRO, R, WA BOEGER, VA VICENTE, M CHAMMAS & A OSTRENSKY. 2010. Fulfilling Koch's postulates confirms the mycotic origin of Lethargic Crab Disease. *Anton. Leeuw. Int. J. G.*, 99(3): 601-608.
- ORR, RT. 1970. Animals in migration. New York, The Macmillan Company. 303p.
- PITTMAN, SJ & CA MCALPINE. 2003. Movements of Marine Fish and Decapod Crustaceans: Process, Theory and Application. *Adv. Mar. Biol.*, 44: 205–294.
- RANAURO, ML. 2004. Levantamento socioeconômico e cultural da área proposta para criação da Unidade de Conservação de Uso Sustentável do Cassurubá e de seu entorno. Caravelas, IBAMA/CEPENE/CI-Brasil. 115p.
- SANTAROSA-FREIRE, A. 1998. Dispersão larval do caranguejo do mangue *Ucides cordatus* (L.1763) em manguezais da Baía de Paranaguá, Paraná. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil, 67 p.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y, G CINTRÓN-MOLERO, RR ADAIME & TM CAMARGO. 1990. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. *Estuaries*, 13(2): 204-218.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1999. Diagnóstico Sobre Manguezal, Marisma e Apicum do Brasil. In: MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (ed.). Relatório do Projeto de Avaliação e Ações Prioritárias Para a Conservação da Biodiversidade da Zona Costeira e Marinha, Brasil, Grupo Manguezal, Marisma e Apicum: 1-119.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y, AS ROVAI, C COELHO-JR, RP MENGHINI & R ALMEIDA. 2012. Alguns impactos do PL 30/2011 sobre os Manguezais brasileiros. In: COMITÊ BRASIL EM DEFESA DAS FLORESTAS E DO DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL (Ed.). Código Florestal e a Ciência: o que nossos legisladores ainda precisam saber. Comitê Brasil em Defesa das Florestas e do Desenvolvimento Sustentável, Brasil, Chap. 1: 18-27.

SCHMIDT, AJ. 2006. Estudo da dinâmica populacional do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA), e dos efeitos de uma mortalidade em massa desta espécie em manguezais do Sul da Bahia. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Brasil. 149 p.

SCHMIDT, AJ, CMI THEIL & OBS GALLI. 2008a. Estudos preliminares sobre efeitos de uma mortalidade em massa em uma população de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (CRUSTACEA, DECAPODA, BRACHYURA), em Caravelas (Bahia - Brasil). *Bol. Téc. Cient. CEPENE*, 16(1): 43-49.

- SCHMIDT, AJ, MA OLIVEIRA, EP SOUZA, M MAY & SMB ARAÚJO. 2008b. Relação entre abertura de galeria e comprimento de cefalotórax do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA). *Bol. Téc. Cient. CEPENE*, 16(1): 56-58.
- SCHMIDT, AJ & K DIELE. 2009. First field record of mangrove crab *Ucides cordatus* (Crustacea: Decapoda: Ucididae) recruits co-inhabiting burrows of conspecific crabs. *Zoologia*, 26(4): 792-794.
- SCHMIDT AJ, MA OLIVEIRA, EP SOUZA, M MAY & SMB ARAÚJO. 2009. Estudo comparativo da dinâmica populacional de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA), em áreas afetadas e não afetadas por uma mortalidade em massa no Sul da Bahia, Brasil. *Bol. Téc. Cient. CEPENE*, 17(1): 41-64.
- SILVA, UAT. 2007. Recuperação populacional de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus 1763), através da liberação de formas imaturas em áreas antropicamente pressionadas. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, 174 p.
- SIMITH, DJB & K DIELE. 2008. Metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Effects of interspecific versus intraspecific settlement cues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 362: 101-107.
- SIVASOTHI, N. 2000. Niche preferences of tree-climbing crabs in Singapore mangroves. *Crustaceana*, 73: 25-38.

- SKOV, MW, RG HARTNOLL, RK RUWA, JP SHUNULA, M VANNINI & S CANNICCI. 2005. Marching to a different drummer: Crabs synchronize reproduction to a 14-month lunar-tidal cycle. *Ecology*, 86: 1164-1171.
- SMITH, TJ, KG BOTO, SD FRUSHER & RL GIDDINS. 1991. Keystone species and mangrove forest dynamics: the influence of burrowing by crabs on soil nutrient status and forest productivity. *Estuar. Coast Shelf Sci.*, 33: 419-432.
- STACHOWICZ, JJ. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience*, 51: 235-246.
- WOLFF, M, V KOCH & VA ISAAC. 2000. Trophic Flow Model of the Caeté Mangrove Estuary (North Brazil) with Considerations for the Sustainable Use of its Resources. *Estuar. Coast Shelf Sci.*, 50: 789-803.
- WOOD, FJ. 1986. Tidal Dynamic: Coastal Flooding, and Cycles of Gravitational Force. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 558p.
- WUNDERLICH, AC, MAA PINHEIRO & AMT RODRIGUES. 2008. Biologia do caranguejo-ucá, *Ucides cordatus* (Crustacea:Decapoda:Brachyura), na Baía da Babitonga, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, 25: 188-198.

**FIGURAS**

Figura 1 – Caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (foto: Lilia Tandaya).



Figura 2 – Morador de Caravelas comercializando caranguejos-uçá.

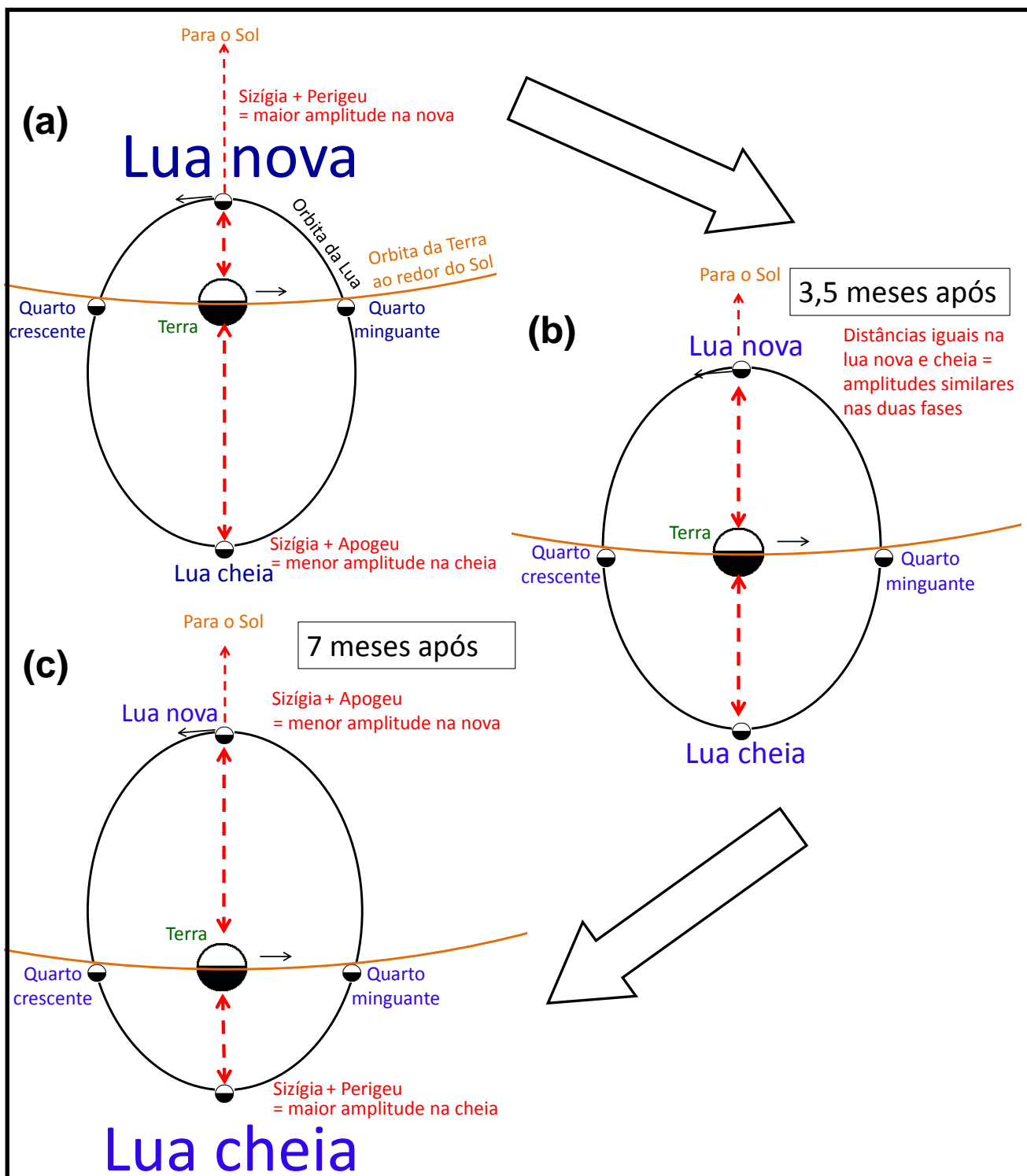


Figura 3 – Ciclo de desigualdade de maré de sizígia. (a) Configuração que gera maior amplitude de maré na lua cheia. (b) Configuração que gera amplitudes iguais nas duas fases. (c) Configuração que gera maior amplitude na lua nova.

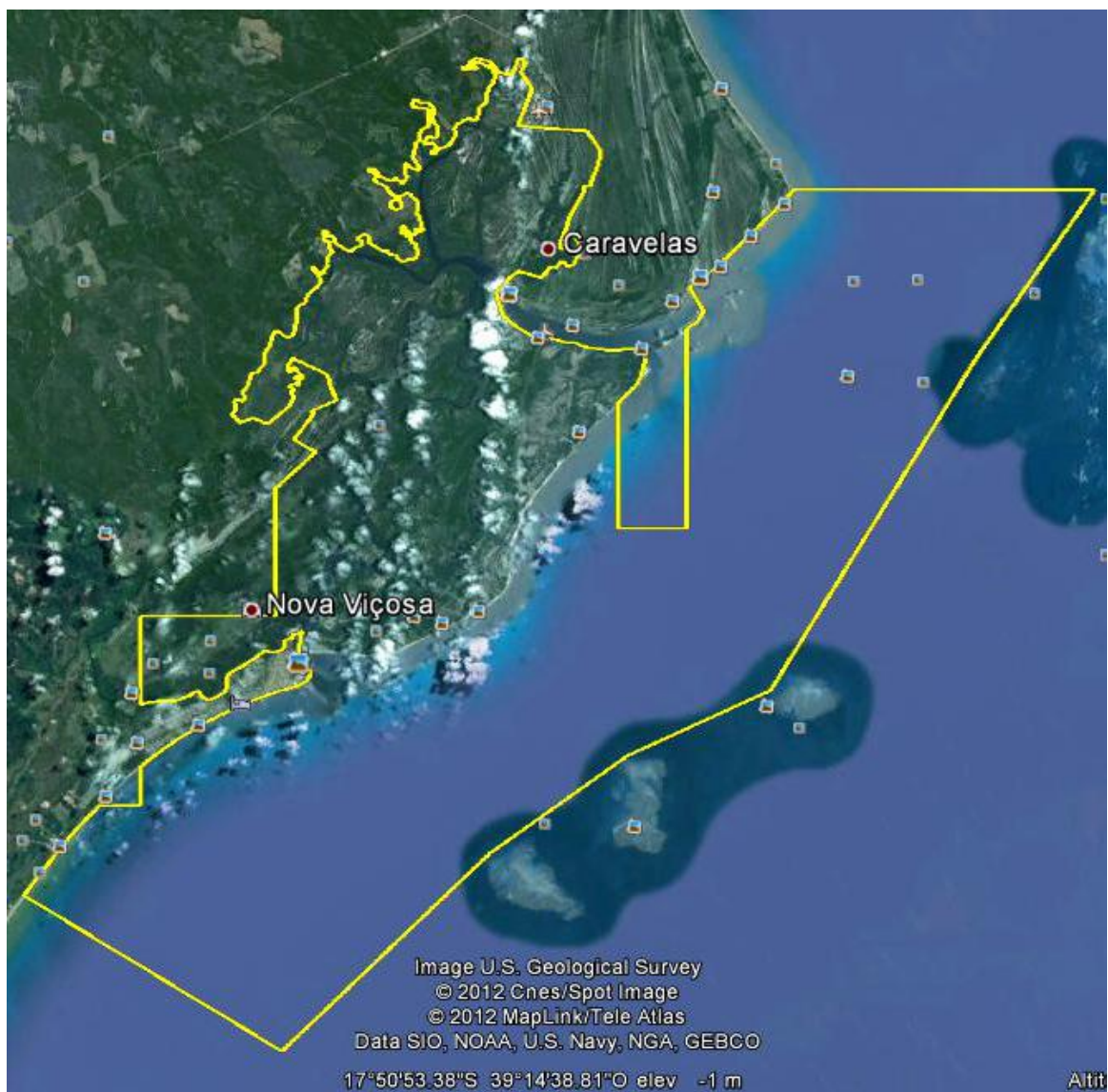


Figura 4 – Imagem de satélite com a poligonal da Reserva Extrativista do Cassurubá, abrangendo a região estuarina de Caravelas - Nova Viçosa, e parte da plataforma continental. Imagem disponível no website do ICMBio (<http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/unidades-de-conservacao/biomas-brasileiros/marinho/unidades-de-conservacao-marinho/2284-resex-cassuruba.html>)



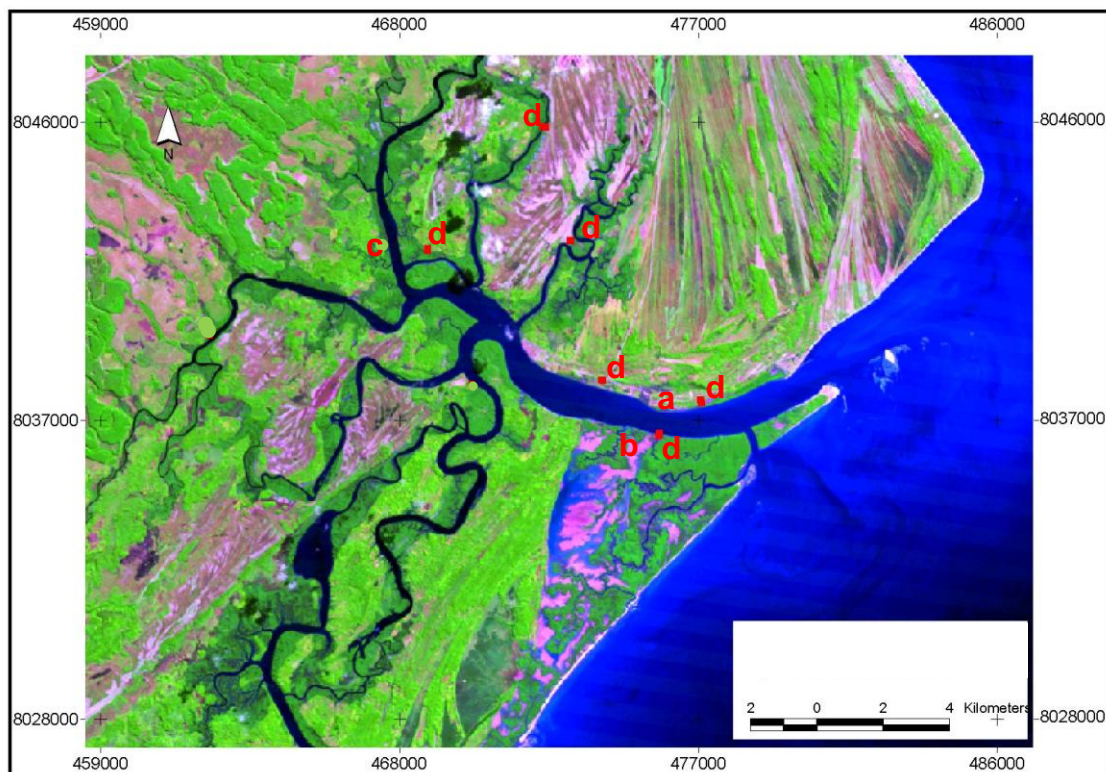


Figura 5 – Imagem Landsat extraída do site (<http://glcf.umiacs.umd.edu/data/>), da Universidade de Maryland (EUA), mostrando a região estuarina de Caravelas. (a) Base Avançada do CEPENE em Caravelas. (b) Áreas onde a andata de *U. cordatus* foi estudada (apêndices I e II), escolhidas pela proximidade da Base, que facilitava a logística do monitoramento. (c) Área, onde foi conduzido o estudo do recrutamento habitat-específico (apêndice III). (d) Áreas onde foi estudada a distribuição espacial de *U. cordatus* (apêndice IV), escolhidas com base na zonação de manguezal e na homogeneidade do perfil topográfico.



Figura 6 – Observação do comportamento de *Ucides cordatus* durante a andada, realizada de uma plataforma no manguezal, com o auxílio de um monóculo de luz infravermelha.

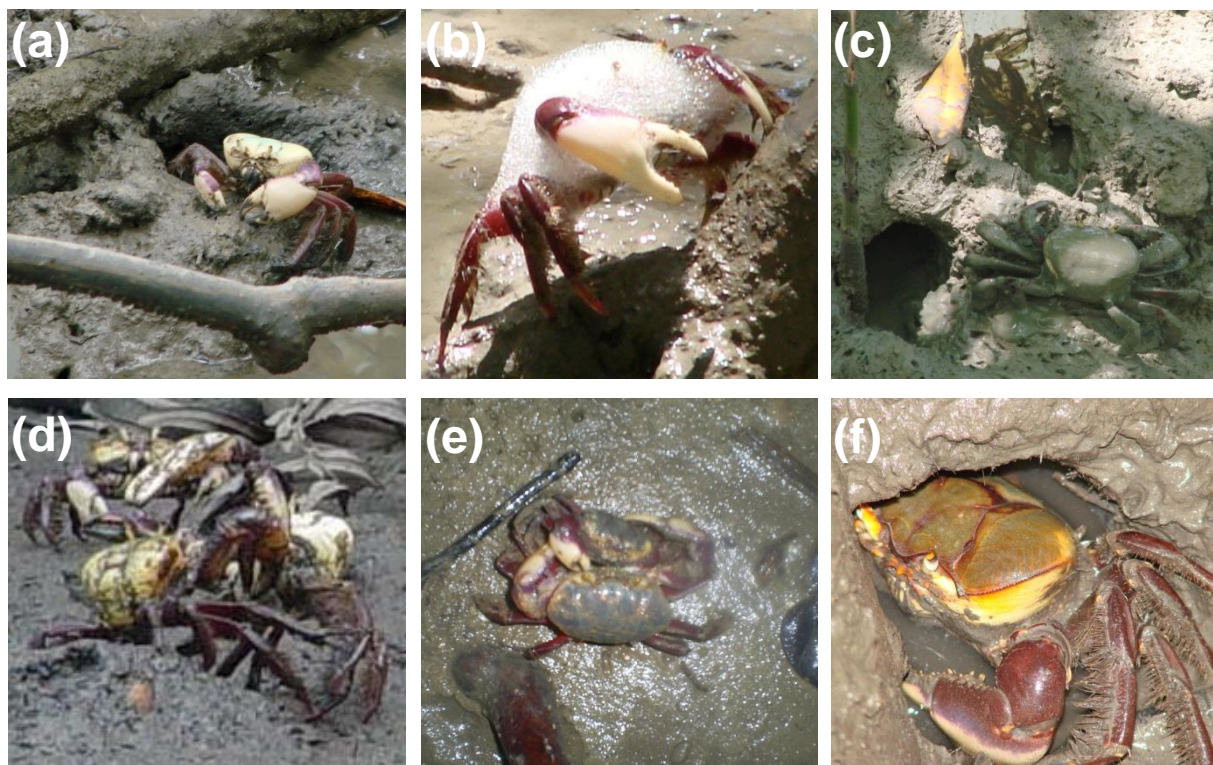


Figura 7 – Parte do repertório comportamental de machos de *U. cordatus* durante a andada: (a) saíndo da toca, (b) espumando, (c) explorando tocas a procura de fêmeas, (d) brigando com outro macho, (e) tentando copular fora da toca e (f) guardando toca com fêmea dentro.

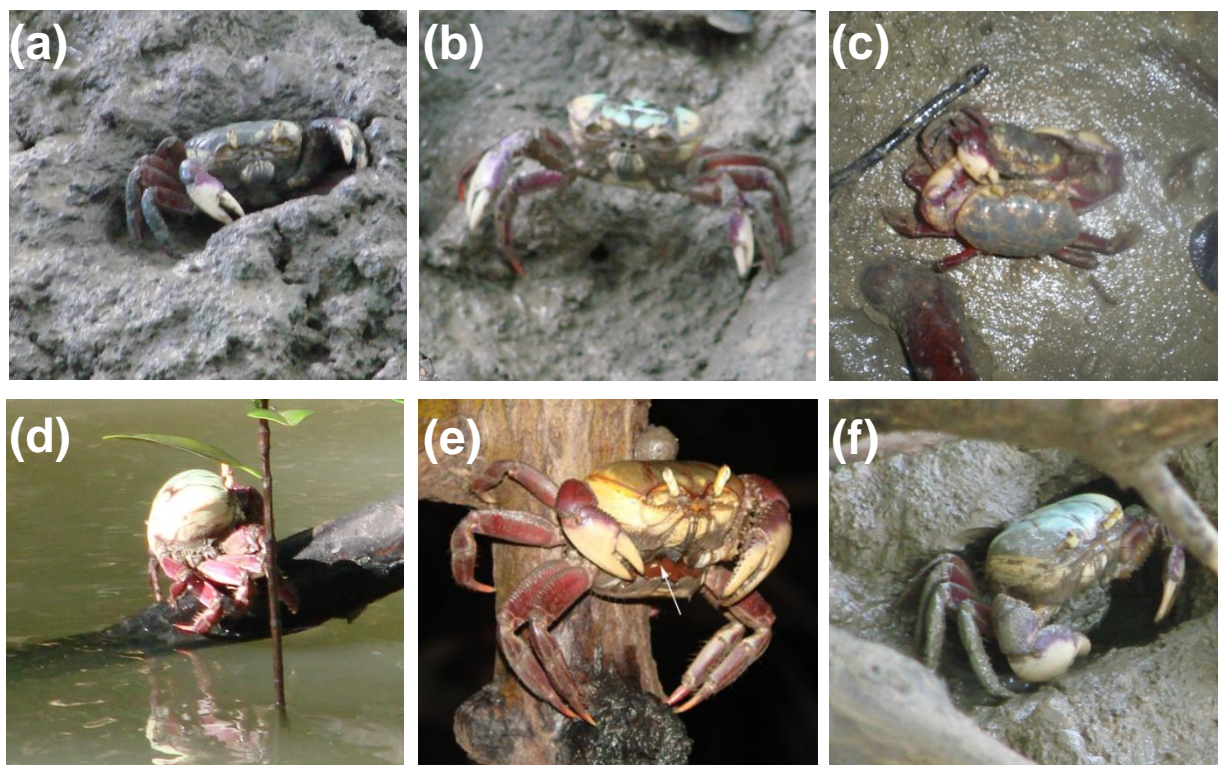


Figura 8 – Parte do repertório comportamental de fêmeas de *U. cordatus* durante a andada: (a) saíndo da toca, (b) permanecendo imóvel após espumar, (c) sendo agarrada por macho, (d) escalando árvore, (e) produzindo massa ovígera (ver seta) sobre árvore e (f) ovígera rejeitando machos na entrada da toca.

## APÊNDICE I

Critical assessment of unifying animal movement classifications: the case of the mating-associated behaviour of the crab *Ucides cordatus*

Schmidt, A. J.; Bemvenuti, C. E., Diele, K.

Critical assessment of unifying animal movement classifications: the case of the mating-associated behaviour of the crab *Ucides cordatus*

Anders Jensen Schmidt<sup>a</sup>

Carlos Emílio Bemvenuti<sup>a</sup>

Karen Diele<sup>b,c</sup>

<sup>a</sup>Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália. Km 08, 96201-900 Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.

<sup>b</sup>Edinburgh Napier University, School for Life, Sport and Social Sciences, Edinburgh, EH11 4BN, UK

<sup>c</sup>Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany

Corresponding author: Anders Jensen Schmidt\*

Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália. Km 08, 96201-900 Rio Grande, Rio Grande do Sul, Brazil.

e-mail: anders.schmidt@water-eye.org

## Abstract

The classification of animal movements is an essential prerequisite for comparative behavioural studies. The unifying classifications produced by different sub-disciplines of zoology vary substantially, especially regarding the term migration. As a consequence confusing nomenclature has been used to describe movements. This is particularly true for crustaceans as carcinologists contributed little so far to the existing classifications compared to vertebrate researchers and entomologists. Here we use the mangrove crab *Ucides cordatus* as a case study to critically assess movement classifications. This species performs conspicuous but little studied mass mating-associated movements called *andada* on which we focus here. We test the hypothesis that *andada* movements differ between genders, discuss them in a functional context and attempt to assign them to the categories of existing movement classifications. The most conspicuous movements observed in the field in 2008 and 2010 were burrow exploration for mate searching, performed by males, and tree climbing for egg extrusion, conducted by females. Trying to fit these types of movement into existing movement classifications resulted in assignments as disparate as migration, station keeping, dispersal or relocation of home range. Moreover, some unifying classifications did not allow the designation of the movements of crabs at all. The observed mismatches and ambiguities in animal movement classifications revealed here also apply to other species of land crabs. The recently developed modelling driven unifying framework helps to solve these problems. However, we conclude that a nomenclature allowing an

unambiguous classification of movements across different taxa and a coherent grouping of movements according to their ultimate causes is still lacking.

Key-words: Land crab; Mangrove; Mate searching; Migration; Reproduction

## **Introduction**

Animals move for many different purposes and on various spatial and temporal scales. Most movements are linked to the use of resources like food, shelter and mates (Dingle and Drake, 2007). The classification of movements is an essential prerequisite for comparative behavioural studies as is the classification of body structures for comparative taxonomical and anatomical studies. An efficient unifying classification for animal movements may contribute to a better understanding of how natural selection has acted on the evolution of species (Dingle 1996). There is consensus that animal movements can be roughly classified into shorter daily routine movements and longer sporadic non-routine movements. However, the detailed classifications produced by different sub-disciplines of zoology vary substantially, especially regarding the term migration. The unifying classification proposed by Heape (1931) was fully or partially adopted by many vertebrate researchers. Heape and many vertebrate researchers (mainly ornithologists and mammalogists) defined migration as round-trip non-routine movements, while they use the terms nomadism and emigration (later called dispersal) for non-roundtrip movements (Heape, 1931; Orr, 1970; Newton, 2008). However, many entomologists did not accept this unifying classification as it excludes long distance insect movements, which are



not round-trips, from the category migration. Several entomologists therefore developed broader definitions of migration dismissing the round trip assumption (e.g. Kennedy, 1961; Southwood, 1962; Baker, 1978; Dingle, 1980; Taylor and Taylor, 1983; Kennedy, 1985). The migration definition of the entomologist Kennedy (1985) is still adopted by researchers of different areas today (Drake et al., 1995; Cresswell et al. 2011). It considers migration as “straightened out persistent movement” that is undertaken while suppressing routine behaviour called station keeping. Based on this definition, Dingle (1996) developed another unifying classification for animal movements with migration, station keeping (subdivided into subcategories such as foraging and commuting) and ranging (exploratory movement orientated to resources and that ceases when the resource is encountered) as main categories (see also Dingle and Drake, 2007).

In contrast to vertebrate researchers and entomologists, carcinologists contributed only little so far to unifying classifications of animal movements. Bainbridge (1961) regarded migration in Crustacea as a persistent oriented movement that places the animal under a condition suitable for its particular life phase. Herrnkind (1983) considered a “subset of migratory phenomena”, movements “which involve durations of locomotion ordinarily exceeding a daily cycle, often crossing several ecological zones, and those covering distances exceeding cyclic daily movements”. Finally, Pittman and McAlpine (2003) created a classification for movements of fish and crustaceans with 5 categories: “movement of eggs and larvae, home range movement (including

tidal and diel movements), ontogenetic shift, relocation of home range and migrations (non-spawning and spawning)".

Due to the inconsistent definitions of animal movements, carcinologists (and other researchers) have been using different names to describe similar movements or equal names to describe different movements. This has hampered comparative studies, even within taxonomic groups. Land crabs (*sensu* Burggren and McMahon, 1988) are good examples for confused nomenclature. The term migration has been used for movements of the Christmas Island crabs *Gecarcoidea natalis* from the forest to the shore for mating and spawning (Green, 1997) as well as for daily vertical foraging movements of tree climbing crabs like *Sesarma leptosoma* (Vannini and Ruwa, 1994). The difficulty in classifying land crab movements is not only due to unclear nomenclatures but also to the fact that many non-routine movements are still only poorly described.

Here we focus on the abundant large and long-lived mangrove crab *Ucides cordatus* (Diele et al. 2005; Diele and Koch, 2010a) (Linnaeus, 1763) that performs conspicuous non-routine movements associated with mating, locally called *andada* (= "walk" in Portuguese), (Nordi 1994; Nishida et al., 2006; Góes et al. 2000; Wunderlich et al., 2008; Diele and Koch, 2010b, Schmidt et al., in press). *Andada* is a well-known phenomenon in coastal Brazil due to the ease with which this commercially exploited species can be captured compared to non-*andada* days. It occurs between November and April, commonly starting one or two days after new moon (NM) or full moon (FM) and extending for 3-4 days thereafter (Nordi 1994a, Nishida et al., 2006; Wunderlich et al., 2008;

Schmidt et al. in press). Crabs are unusually active outside their burrows during *andada* while at all other days they are much more cryptic spending 85% of their time inside (Nordhaus et al., 2009). Despite the drastic behavioural change of *U. cordatus* during *andada*, associated non-routine movements are not yet well described and whether movements, according to their functions, differ between genders is also not yet known. If so, this would complicate the assignment of the observed behaviour to current animal movement classifications. The aim of the present study is (i) describe non-routine movements of *U. cordatus* and to test the hypothesis that they differ between genders, (ii) to understand the functions of non-routine movements and (iii) to perform a critical assessment of available classifications of animal movements using male and female *U. cordatus* as a case study.

## **2. Materials and methods**

### *2.1. Study area*

The study was performed in mangroves of the Extractive Reserve of Cassurubá, Caravelas estuary (Bahia), NE-Brazil (17°45'45.0 039°13'48.0). The estuary comprises large tidal flats and mangroves forests dominated by *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), intersected by numerous tidal creeks.

## 2.2. Behavioural observations

*Crab collection.* In a *Rhizophora mangle* forest three replicate plots measuring 5 x 100 m (with a distance of ~1500 m in between) were delimited perpendicularly to a tidal channel. On each occasion of instantaneous sampling (see Martin and Bateson, 1993), two observers walked once along each plot and noted down for each crab whether it showed mating-associated behaviour. Crabs were then picked up, sexed, the presence of egg-masses noted and the carapace width (CW) measured with a calliper to the nearest mm. Specimens were then put in bags carried by a third person to avoid duplicate sampling and released inside the same plot at the end of the sampling. The total time spent to sample each plot varied between 10 and 20 minutes, depending on the intensity of the reproductive activities.

The sampling was performed in February and March 2008, starting 1 day before NM and FM. This ensured that the onset of the *andada*, which usually occurs 1 or 2 days after NM or FM was not missed. Sampling was continued until day 7 after NM or FM. At each tidal day, plots were sampled once during the day and once during the night, beginning 2 to 3 hours after high tide when the forest floor was no longer inundated.

*Platform scans.* To exclude disturbance by walking humans additional observations were performed from three 3.5 m<sup>2</sup> and 2 m high platforms installed approximately 1500 m apart from each other. At each of the four sides of each platform, at a distance of 2 m, a 2 x 2 m replicate plot was marked with cord. Behaviour of crabs inside these plots was noted in February 2010, starting on

tidal day 2 after NM and FM, at the first slack high tide, and finishing on day 4, also at slack high tide. Scanning began every 1h 33 min and included 16 scans per tidal day, eight at daytime and eight at night-time. Scans were called “high tide”, “beginning ebb”, “half ebb”, “ending ebb”, “low tide”, “beginning flood”, “half flood” and “ending flood”. Scanning took 1 to 5 minutes per plot, depending on the crabs’ activity. The four plots were scanned one after the other by instantaneous sampling. Crabs were not disturbed as indicated by their continuous presence outside the burrows. The mating-associated and routine behaviour of each individual was recorded. The direction of each walking crab was also noted. With infra-red monoculars (Newton NV 2 × 24, Germany) it was easy to count during the night, except during the highest water level at nocturnal high tide when it was more difficult to spot active crabs. In between scans, observers remained motionless, performing *ad libitum* observations.

### 2.3. Statistical analysis

Male and female carapace widths (CW) were compared with a two tailed Student *t* Test. When necessary, a Chi-square test was used to analyse the frequencies of occurrence of males and females in the different behavioural categories. Chi-square test was also performed to analyse the proportion of crabs walking to north, south, east and west, along the three sampling days, at each platform. Average values are given together with standard error.

### 3. Results

#### 3.1. Carapace width

Average carapace width (CW) of males and females captured during *andada* did not differ significantly ( $P > 0.05$ ) between February and March collections (Fig. 1). Overall average CW of males was  $6.1 \pm 0.04$  cm,  $N = 364$ , and significant larger (Unpaired  $t$  test:  $t_{404} = 4.657$ ,  $P < 0.0001$ ) than the average CW of females ( $5.6 \pm 0.09$  cm,  $N = 54$ ). In both months males were more frequent in upper size classes than females (February: modal class = 5.5 – 6.0 cm in male and 5.0 – 5.5 cm in female; March: modal class = 6.0 – 6.5 cm in male and 5.5 – 6.0 cm in female; Fig. 1). The smallest and largest male had a CW of 3.4 cm and 8.2 cm respectively. The CW of the smallest and largest female measured 4.2 cm and 7.4 cm respectively.

*Insert Figure 1*

#### 3.2. Crab behaviour during *andada*

The non-routine behaviour was assigned to the following 10 categories: Foaming, exploring burrows, combating, attempting to embrace, attempting to copulate, escaping, male rejecting, copulating, mate guarding and tree climbing (Table 1). Behavioural scans from the platforms furthermore provided information upon routine behaviour as categorized by Nordhaus et al. (2009): feeding, foraging and burrowing activities and immobility in burrow entrance.

*Insert Table 1*

Foaming was only observed at daytime and during the first days of *andada*: two records on day 1 after NM during crab collections and 10 records on day 2 after FM during platform scans (Fig. 2). Although all foaming crabs observed during the regular scanning were males (Figs. 3 and 4), some females also foamed during *ad libitum* observations.

Of all crabs observed during collections and platform scans, 91% and 67% explored burrows, respectively (Fig. 2). When pooling the data of the two years, 90% of the explorers were males (Fig. 3). Exploring burrows was more frequent at beginning ebb (16.4%) and half ebb (15.8%) than during the other scans (high tide 9.9%, ending ebb 13.8%, low tide 13.6%, beginning flood 9.4%, half flood 9.7% and ending flood 11.5%). The proportion of crabs walking to the north, south, east and west varied along the three sampling days at two of the three platforms (Chi-square test:  $\chi^2_6 = 20.09$ ,  $P = 0.0027$ ;  $\chi^2_6 = 12.82$ ,  $P = 0.0459$ ), indicating non-directional movements. At one of the platforms, crabs walked mainly to the south along the three days (Chi-square test:  $\chi^2_6 = 1.42$ ,  $P = 0.9647$ ). *Ad libitum* observations showed that crabs did not return to their own burrows after exploring others. During collections, three combats were observed at times of highest crab densities. From the platforms, 167 combating crabs were recorded, mainly (71.2%) on day 2 and 3 (Fig. 2). Only males combated (Fig. 3).

Direct contacts between males and females were rare. During crab collections, two copulations were seen on the mud surface at night on day 3 and day 4 after NM. An 8.1 cm CW male copulated with a 4.2 cm CW female, and an 8.2 cm

CW male with a 7.4 cm CW female. During platform scans no copulations were recorded but three males attempted to embrace females and two attempted to copulate. Ovigerous females rejecting approaching males were seen two times (Figs. 2 and 3). Mate guarding was detected only three times during *ad libitum* observations, but was probably underestimated since the presence of the female inside the burrow is hardly detectable during scans.

Tree climbing was seen during night and day and was most frequent at day 2 and 3 during both collections and platform scans. All but one of the 25 crabs observed climbing during the crab collections were females. During platform scans, 70% of the 53 climbing crabs were females (Figs. 2 and 3). Most climbing females captured in February 2008 (64%) and March 2008 (71%) were extruding eggs (Fig. 5) as indicated by the liquid stage and bright orange colour of their egg mass (Pinheiro and Hattori, 2003). All females brought to the Research Base with liquid egg masses had consolidated egg masses on the following day. During collections, egg-extruding females were more frequent at night (February: 81.8%; March: 100.0%). During platform scans a minimum of 37.8% of the climbing females extruded eggs, however females whose abdomen could not be seen may also have extruded eggs. Climbing was more frequent during high tide (45.3%) and beginning ebb (22.6%) than at the other scans (half ebb 11.3%, ending ebb 1.9%, low tide 5.7%, beginning flood 1.9%, half flood 0% and ending flood 11.3%).

During platform scans, immobility was observed in 91.7% of the 891 crabs displaying routine behaviour after FM and in 80.2% of the 187 crabs displaying



routine behaviour after NM (Fig. 2). Other routine activities were burrow maintenance and foraging close to the burrow.

*Insert figures 2, 3, 4 and 5*

## **4. Discussion**

The *U. cordatus* crabs perform a complex set of behaviour during *andada*. We will first sketch the sequence of male and female reproductive movements and discuss the functional role of these movements. Then we will discuss the suitability of existing classifications of animal movements for *U. cordatus*.

### *4.1. Sequence and functions of andada movements in males*

Foaming, the first *andada* evidencing behaviour, is presumably linked to thermoregulation, as it only occurs during the day and thus at elevated air temperatures. Mostly males foam and this behaviour was particularly frequent at the onset of *andada*. When males search for females, they face a sudden increase in energy expenditure and, at the same time, no longer have the aid of burrows for thermoregulation. Hence, foaming during mate-searching may help to reduce their internal temperature (Altevogt, 1968). Foaming may also relate to pheromone emission (Góes et al., 2000), however, this hypothesis does not explain why it was not observed at night (Schmidt et al. 2012). Another possible

explanation is chemical defence against predators (Christy et al., 1998), but according to this hypothesis crabs should foam throughout the entire *andada* period, and not only at its onset.

Crabs that explored burrows walked mainly without geographic direction, but towards other burrows. During burrow exploration males often fought with other males and interrupted copulations of other pairs outside burrows, reflecting competition for mates. Competition for females may explain the fact that despite 68 h of total observation time during peak *andada* times, only two successful copulations were observed on the sediment surface. This finding suggests that the likely function of burrow exploration is mate searching and that crabs usually copulate inside burrows. In addition to entering female burrows of their own size, males can also enlarge entrances of smaller female burrows, suggesting that asymmetric body size between the two sexes does not impede copulation. In *U. cordatus*, sperm from different copulations is not stored in individual packets of spermatofores and there is no sperm competition (Sant'Anna et al., 2007). Therefore the observed mate-guarding by males could be the strategy to fertilize larger percentage of female's eggs. The competition between males probably continues beyond the time when all females have fertilized the eggs and attached the egg mass, as males need to find an empty burrow to return to their routine behaviour. It is unlikely that males return to their pre-*andada* burrow, since capture-recapture experiments indicate that crabs are highly mobile during *andada* (Diele 2000).

#### 4.2. Sequence and functions of *andada* movements in females

Females walked less than males and thus are likely to have lower energy expenditure during *andada* which probably reduces their need for foaming for additional thermoregulation. While females typically stayed closer to their burrows rejecting or accepting approaching males, they move further away from their burrows to climb trees for egg extrusion. Climbing occurred mainly during high tides suggesting that it is a strategy to avoid egg loss in water. After egg-extrusion females descended the trees, still at high tide, and it thus remains open whether they returned to their former burrows or not as they could not be monitored during that time. Few other burrowing crabs are known to climb trees (e.g. Dunham and Gilchrist, 1988; Wilson, 1989), and if so, climbing does not occur exclusively during reproduction as in *U. cordatus*.

#### 4.3. Function of *andada*

The synchrony of reproductive activities displayed by the crabs during *andada*, an event that is restricted to only a few days per month during the reproductive season, obviously increases the crabs chance to find mates, to copulate and thus to propagate its genes. While a higher activity outside burrows is likely to increase the risk of predation, this may in part be counteracted by the large number of crabs being active at the same time, creating a spill-over effect which may in turn reduce the risk of predation for the individual. We recently showed that *andada* events are closely linked with geophysical cycles enabling optimal

timing of larval release at high amplitude spring tides (Schmidt and Diele, in press).

*Insert Table 2*

#### *4.4. Assigning non-routine andada movements to existing animal classifications*

Here we test whether the classifications developed by vertebrate researchers, entomologists and carcinologists (see Table 2) are suitable for assigning the most conspicuous *andada* movements performed by *U. cordatus*, i.e. burrow exploring for mate searching and tree climbing for egg extrusion.

##### *4.4.1. Unifying classification created by vertebrate researchers*

Following the classification created by vertebrate researchers (Table 2), burrow exploration is not a migration since the round trip assumption is not met. It is also not nomadism as this category comprises irregular wandering linked to the necessity to find food and is never related to reproduction (Heape, 1931; Orr, 1970). The most suitable category for characterizing burrow exploration is dispersal, meaning a movement in various directions, not usually involving a return journey (Orr, 1970; Newton, 2008). Assigning tree climbing into the unifying classification created by vertebrate researchers is not yet possible since it is unknown whether females return to their own burrows after egg extrusion.

#### 4.4.2. Unifying classification created by entomologists

The definition of the category migration created by entomologists involves two main criteria. One is the so called “straightened-out movement”, not necessarily with a specific direction. Burrow exploring and tree climbing clearly meet this criterion. The second criterion is the inhibition of the so called “station-keeping” movements that keep the animal in a home range (Table 2) (Kennedy, 1985; Dingle, 1996; Dingle and Drake, 2007). During most part of the year, the majority of movements of *U. cordatus* are restricted to a radius of 1 m around burrows (Nordhaus et al., 2009). During *andada* days, which comprise 16-32 days in total per year (Schmidt, Bemvenuti and Diele, personal observation), this limited home range is drastically increased as crabs move away from their burrows, exploring other burrows and climbing trees. Therefore, at first glance, an inhibition of station keeping seems to occur during *andada*. However, per definition, mate-finding, mating and oviposition-site finding are necessarily considered as station keeping (Table 2). Hence a paradox arises: On the one hand *andada* movements can be considered as migration as individuals move beyond their normal home range, but on the other hand it cannot be considered migration because it involves mating-associated behaviour which is a type of station-keeping (Table 2). The category “ranging” in the unifying entomology classification does also not apply for *U. cordatus* for the same reason (Table 2).

#### *4.4.3. Classifications created by carcinologists*

According to the migration definition elaborated by Bainbridge (1961) specifically for crustaceans, burrow exploration and tree climbing fall into this category (Table 2). Following Herrnkind's (1983) rationale, exploring burrows can also be called migration as it is a movement that covers distances that exceed daily movements and a daily cycle in duration. However, this does not hold true for tree-climbing.

Following the classification for crustaceans and fishes from Pittman and McAlpine (2003), burrow exploration can be assigned to both home range relocation, as it involves multidirectional searching behaviour (Table 2) and to migration, as it is a seasonal movement to alternative home ranges, reflecting the ambiguousness of this classification. In contrast, tree climbing can unambiguously be assigned as migration in this classification (Table 2).

Summing up, depending on the type of unifying classification used, burrow exploration and tree climbing can be categorized as migration, station keeping, dispersal or relocation of home range.

#### *4.5. Problems with classifying the movement of other land crabs*

The mismatches and ambiguities in animal movement classifications also apply to other species of land crabs. For example, fiddler crabs also perform burrow exploration linked to mate searching (Christy, 2007) called wandering by many authors (e.g. Takeda, 2003; Jordão and Oliveira, 2005). However, the term

wandering in its original conception was associated to nomadism (Heape, 1931), a category that is not directly linked to reproduction, but to feeding (Heape, 1931; Orr, 1970; Newton, 2008). Regarding the tree climbing movement for egg extrusion as observed in *U. cordatus*, there is no similar case in the literature. Nevertheless, the classification of other types of climbing is no less confusing. The daily movements of arboreal crab species between mangrove prop roots and the canopy are often called migration (e.g. Vannini and Ruwa, 1994; Sivasothi et al., 2000). However, in some classifications these movements can be designated as commuting (Dingle, 1996) or home range movements (Pittman and McAlpine, 2003). These discrepancies again highlight the shortcomings of the currently available classification for animal movements. Mismatching classifications may also reflect inflated separations of animal movements that have similar ultimate causes. For example, the non-directional *andada* movement of *U. cordatus* is not a migration according to many classifications while the directional round trip movement of *Gecarcoida natalis* is commonly cited as an example of migration by several researchers (e.g. Green, 1997; Holden and Blackburn, 2006). However, both are episodic movements where crabs leave their regular home range for synchronous mating.

#### *4.6. Modelling as a possible solution*

The recent technological advances in wildlife tracking have provided data facilitating the modelling of movement of different taxonomic groups. The advances in modelling prompted the proposition of a new unifying framework for

the study of all types of movements of all organisms, focussing on the movement itself while disregarding “idiosyncratic classifications” (Nathan et al., 2008). In fact, modelling has greatly contributed to an overarching understanding of animal movements (Holden, 2006; Nathan, 2008). However, classifications based solely on model outcomes are susceptible to separating movements, despite similar ultimate causes or to merging movements having different ultimate causes. For example Bunnefeld et al. (2011) proposed a method based on modelling that efficiently separates migration from movements such as dispersal, nomadism and home range. However, their migration model still depends on the concept of "round-trip", thus insects whose short life spans exclude a return to the place of origin will not be considered migrating although their movements may have similar ultimate causes as the ones of e.g. migratory birds.

## **5. Conclusion**

Considering all limitations of the current classifications, we propose that the phenomenon *andada* must be technically defined provisionally as "a set of mass non-routine movements with reproductive purposes." However, this definition is indeed very generalist and of little practical use, highlighting the need for a new unifying framework, as called for by several movement ecologists (Holden, 2006; Nathan, 2008; Nathan et al., 2008). We argue that this unifying framework can be achieved by coupling the new modelling tools with an unambiguous nomenclature. A promising way to create this



nomenclature is the coherent grouping of movements according to their ultimate causes. Such unifying framework may be useful for e.g. comparative studies of animal behaviour and studies of convergent evolution as well as for basic activities such as searching data bases with keywords or formulating titles of articles. It also may be applied for management and conservation of species, assisting e.g. the creation of environmental education campaigns and the formulating of preliminary provisions of legal instruments for fisheries management.

### **Acknowledgements**

We thank staff and volunteers of CEPENE / ICMBio - Caravelas, coordinated by U. Scofield. Special thanks to J.B.G. de Jesus for help in the field. This work is part of the PhD thesis of A.J.S., supported by CAPES (Brazil), DAAD (Germany) and Projeto Manguezal / CEPENE (sponsored by Fibria). K.Diele received funding from the MASTS pooling initiative (The Marine Alliance for Science and Technology for Scotland) and the support is gratefully acknowledged. MASTS is funded by the Scottish Funding Council (grant reference HR09011) and contributing institutions.

## References

- Altevogt, R., 1968. Das "Schaumbaden" brachyurer Crustaceen als Temperaturregulator. Zool. Anz. 181, 398–402.
- Bainbridge, R., 1961. Migrations. In: Waterman, T.H. (Ed.), The Physiology of Crustacea, Volume II Sense Organs, Integration, and Behavior. Academic Press, New York, pp. 431–463.
- Baker, R.R., 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Holmes and Meier, New York.
- Bunnefeld, N., Börger, L., Van Moorter, B., Rolandsen, C.M., Dettki, H., Solberg, E.J., Ericsson, G., 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. J. Anim. Ecol. 80, 446–476.
- Burggren, W.W., McMahon, B.R., 1988. Biology of the land crabs: an introduction. In: Burggren, W.W., McMahon, B.R. (Eds.), Biology of the Land Crabs. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–5.
- Christy, J.H., 2007. Predation and the Reproductive Behavior of Fiddler Crabs (Genus *Uca*). In: Duffy, J.E., Thiel, M. (Eds.), Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms. Oxford Scholarship Online, Oxford, pp. 211–232.
- Cresswell, K.A., Satterthwaite, W.H., Sword, G.A., 2011. Understanding the evolution of migration through empirical examples. In: Milner-Gulland, E.J.,

- Sinclair, A.R.E. (Eds.), *Animal Migration A Synthesis*. Oxford University Press, Oxford, pp. 7–16.
- Diele, K., Koch, V., Saint-Paul, U., 2005. Population structure, catch composition and CPUE of the artisanally harvested mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae) in the Caeté estuary, North Brazil: Indication for overfishing? *Aquat Living Resour.* 18, 169-178.
- Diele, K., Koch, V., 2010a. Growth and mortality of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in north Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 395, 171–180.
- Diele, K., Koch, V., 2010b. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides*. In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (Eds.), *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*, Ecological Studies 211. Springer-Verlag, Berlin, pp. 275–283.
- Dingle, H., 1980. Ecology and evolution of migration. In: Gauthreaux, S.A. (Ed.), *Animal Migration, Orientation, and Navigation*. Academic Press., New York, pp. 1–101.
- Dingle, H., 1996. *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, New York.
- Dingle, H., Drake, A., 2007. What is Migration? *BioScience* 57, 113–121.
- Drake, V.A., Gatehouse, A.G., Farrow, R.A., 1995. Insect migration: a holistic conceptual model. In: Drake, V.A., Gatehouse, A.G. (Eds.), *Insect Migration:*

- tracking resources through space and time. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 427–457.
- Dunham, D.W., Gilchrist, S.L., 1988. Behaviour. In: Burggren, W.W., McMahon, B.R. (Eds.), *Biology of the Land Crabs*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97–137.
- Góes, P., Sampaio F.D.F., Do Carmo, T.M.S., Toso, G.C., Leal, M.S., 2000. Comportamento e período reprodutivo do caranguejo do mangue *Ucides cordatus*. *Anais do V Simpósio de Ecossistemas Brasileiros ACIESP* 2, 335 – 348.
- Green, P.T., 1997. Red crabs in rain forest on Christmas Island, Indian Ocean: activity patterns, density and biomass. *J. Trop. Ecol.* 13, 17–38.
- Heape, W., 1931. *Emigration, Migration and Nomadism*. W. Heffer & Sons Ltd., Cambridge.
- Herrnkind, W.F., 1983. Movement Patterns and Orientation. In: Vernberg, F.J., Vernberg, W.B. (Eds.), *The Biology of Crustacea*, vol. 7. Academic Press, New York, pp. 41–105.
- Holden, C., 2006. Inching Toward Movement Ecology. *Science* 313, 779.
- Holden, C., Blackburn, L., 2006. Tag Team. *Science* 313, 780-781.
- Jordão, J.M., Oliveira, R.F., 2005. Wandering in male fiddler crabs (*Uca tangeri*): alternative reproductive tactic or a functional constraint? *Behaviour* 142, 929–939.

- Kennedy, J.S., 1961. A turning point in the study of insect migration. *Nature* 198, 785–791.
- Kennedy, J.S., 1985. Migration, behavioral and ecological. In: Rankin, M.A. (Ed.), *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance*. Contributions to Marine Science, Marine Science Institute, The University of Texas, Austin, pp 5–26.
- Martin, P., Bateson, P., 1993. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nascimento, S.A., 1993. *Biologia do Caranguejo-Uçá (Ucides cordatus)*. ADEMA, Aracajú.
- Nathan, R., 2008. An emerging movement ecology paradigm. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 19050–19051.
- Nathan, R., Getz W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P.E., 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105, 19052–19059.
- Newton, I., 2008. *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, Oxford.
- Nishida, A.K, Nordi, N., Alves, R.N. 2006. The lunar-tide cycle viewed by crustacean and mollusc gatherers in the state of Paraíba, Northeast Brazil and their influence in collection attitudes. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 2,1. Available: <http://www.ethnobiomed.com/content/2/1/1>. Accessed 2011 Aug 08.

- Nordhaus, I., Diele, K., Wolff, M., 2009. Activity patterns, feeding and burrowing behaviour of the crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in a high intertidal mangrove forest in North Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 374, 104–112.
- Nordi, N., 1994. A captura do caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*) durante o evento reprodutivo da espécie: o ponto de vista dos caranguejeiros. *Rev. Nordestina Biol.* 9(1), 41–47.
- Orr, R.T., 1970. *Animals in migration*. The Macmillan Company, New York.
- Pinheiro, M.A.A., Hattori, G.Y., 2003. Embriology of the mangrove crab *Ucides cordatus* (BRACHYURA:OCYPODIDAE). *J. Crustacean Biol.* 23, 729–737.
- Piou, C., Berger, U., Hildenbrandt, H., Grimm, V., Diele, K., D’Lima, C., 2007. Simulating cryptic movements of a mangrove crab: Recovery phenomena after small scale fishery. *Ecol. Model.* 205, 110–122.
- Pittman, S.J., McAlpine, C.A., 2003. *Movements of Marine Fish and Decapod Crustaceans: Process, Theory and Application*. *Adv. Mar. Biol.* 44, 205–294.
- Sant’Anna, B.S., Pinheiro, M.A.A., Mataqueiro, M., Zara, F.J., 2007. Spermathecae of the mangrove crab *Ucides cordatus*: a histological and histochemical view. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 87, 903-911.
- Sivasothi, N., 2000. Niche preferences of tree-climbing crabs in Singapore mangroves. *Crustaceana*, 73, 25–38.
- Southwood, T.R.E., 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37, 171–214.

- Takeda, S., 2003. Mass wandering in the reproductive season by the fiddler crab *Uca perplexa* (DECAPODA: OCYPODIDAE). *J. Crustacean Biol.* 23, 723–728.
- Taylor, L.R., Taylor, R.A.J., 1983. Insect migration as a paradigm for survival by movement. In: Swingland, I.R. Greenwood, P.J. (Eds.), *The Ecology of Animal Movement*. Clarendon Press, Oxford, pp. 181–214.
- Vannini, M., Ruwa, R.K., 1994. Vertical migrations in the tree crab *Sesarma leptosoma* (Decapoda, Grapsidae). *Mar. Biol.* 118, 271–278.
- Wilson, K.A., 1989. Ecology of mangrove crabs: predation, physical factors and refuges. *Bull. Mar. Sci.* 44, 263–273.
- Wunderlich, A.C., Pinheiro, M.A.A., Rodrigues, A.M.T., 2008. Biologia do caranguejo-ucá, *Ucides cordatus* (Crustacea:Decapoda:Brachyura), na Baía da Babitonga, Santa Catarina, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 25, 188–198.

## Tables

**Table 1.** Categories and description of non-routine behaviour of *U. cordatus* during *andada*.

Categories	Description
Exploring burrows	Crab walking, entering and leaving sideways successive burrows, widening the opening with the carapace when necessary. Burrows closed with a plug of mud were sometimes opened.
Foaming	Crab emitting white foam through its mouthparts, making continuous slow movements bringing both chelae to the mouth and then sliding them laterally in front of the carapace, spreading the foam over the body. After ceasing to foam, crabs stay motionless for more than one hour while the foam gradually volatilised
Combating	Two or more crabs pushing and hitting the carapace or grasping each other's chelae. Combats were observed between males trying to enter the same burrows or competing for the same female
Attempting to embrace *	Male attempting to embrace an escaping female
Attempting to copulate *	Male embracing a female, attempting to copulate, but being displaced by another male
Escaping *	Female running away from one or more males that attempt to embrace her or to copulate
Male rejecting *	Ovigerous female near its burrow entrance, opening both chelipods and making quick short forward movements when a male approaches. The latter then turned away
Copulating	Both crabs in the intermoult-stage, with the male in the uppermost position, remaining motionless while copulating
Mate guarding *	Male partially inside a burrow hosting a female
Tree climbing	Crab climbing prop roots, trunks or branches of <i>R. mangle</i> , with its longitudinal axis aligned to the length of the roots, clinging with its walking legs to both sides. While females climb the trees slowly and remain motionless to extrude eggs just above mean high tide level, males climb quickly, often losing balance and falling down

\*Only recorded during platform scans

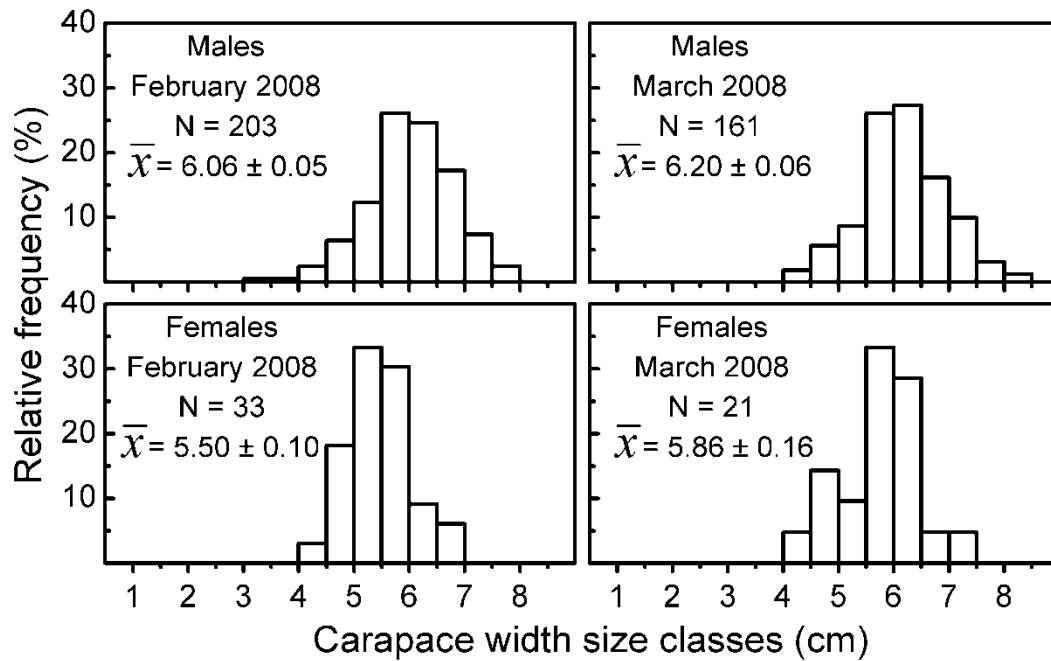


**Table 2.** Assessment of movements during *andada* using existing classifications. For each classification, we describe whether the movement category can ("Yes") or cannot ("No") be used to adequately characterize burrow exploring (BE) and tree climbing (TC) activities.

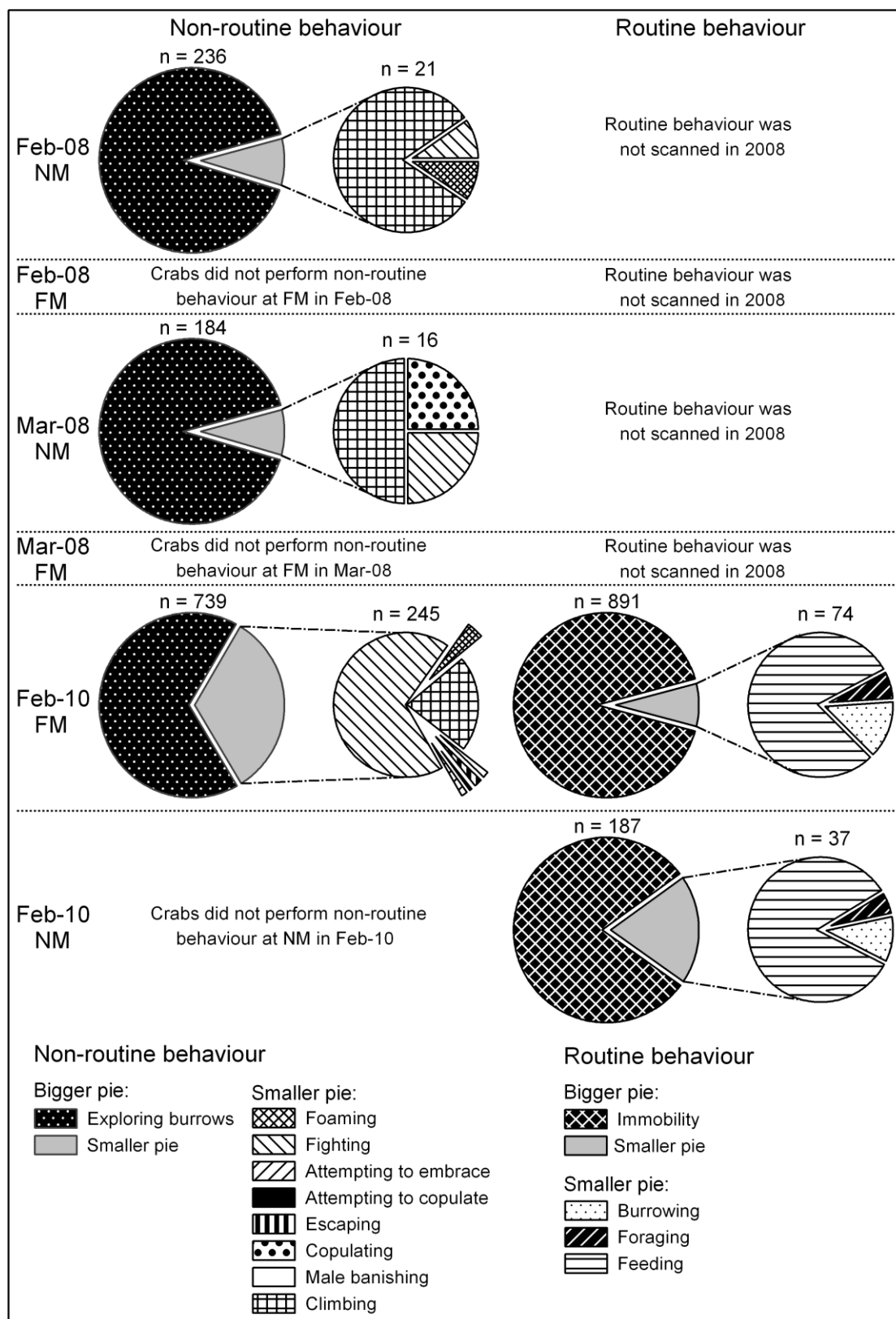
Classification	Category	Definition of the category	BE	TC
<b>Ornithology</b>				
Heape, 1931; Orr, 1970; Newton, 2008	Everyday routine movements	Movements centred on the place of residence	No	No
	Migration	Directional, periodic round trip movement	No	*
	Nomadism	Ranging from one area to another, residing for a time wherever food is temporally plentiful	No	No
	Dispersal	Movement in various directions, not usually involving return journey	Yes	No
<b>Entomology</b>				
Kennedy, 1985; Dingle, 1996; Dingle & Drake, 2007	Station-keeping	Movements keeping organisms in their home range, such as foraging, reproductive behaviour as mate-finding and oviposition-site finding	*	*
	Commuting	Movement on a regular short-term basis, usually daily in search of resources. Ceases when resource is encountered. Considered a subcategory of station-keeping	No	No
	Migration	Movement that takes the individual more or less permanently beyond its home range, that is persistent, straightened-out and that depends on temporary inhibition of station-keeping responses	*	*
	Ranging	Movement that takes the individual more or less permanently beyond its home range and that ceases when the resource is found	*	*
<b>Carcinology</b>				
(Bainbridge, 1961)	Migration	Persistent oriented movement that place the animal under a condition suitable for its particular life phase	Yes	Yes
(Herrnkind, 1983)	Migration	Movement which involves durations of locomotion ordinarily exceeding a daily cycle, often crossing several ecological zones, and those covering distances exceeding cyclic daily movements	Yes	No
Pittman & McAlpine, 2003)	Home range movements	Movements that occur at finer spatial-temporal scales, including tidal and diel movements	No	No
	Migration	Movements to spawning areas outside the home range and seasonal movement to alternative home ranges that cannot be defined as relocations. Usually return journeys.	*	Yes
	Relocation of home range	Change in location of the home range that is not recognized as an ontogenetic shift or a migration; ability to respond to unfavourable conditions. Searching behaviour, often multi-directional	*	No

\* Assignment to respective category impossible.

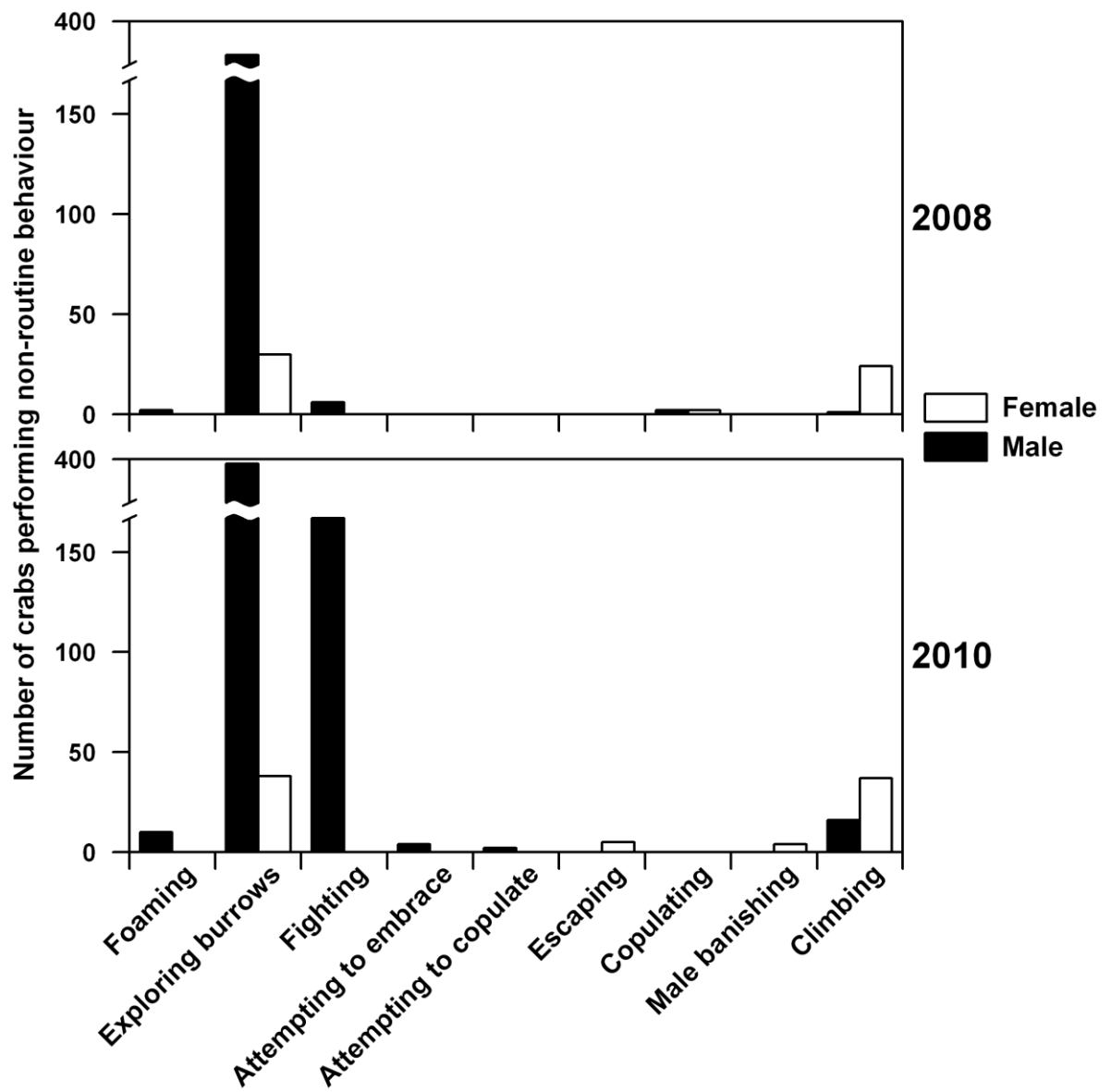
## Figures



**Figure 1.** Size frequency distribution of male and female *U. cordatus* crabs displaying non-routine behaviour during *andada* in February and March 2008.



**Figure 2.** Frequency of *U. cordatus* crabs performing different types of non-routine and routine behaviour during collections (2008) and platform scans (2010). NM: New moon; FM: Full moon.



**Figure 3.** Frequency of males and females *U. cordatus* crabs performing non-routine behaviour during collections (2008) and platform scans (2010). In all categories, except “copulating”, the frequency of males and females was significantly different (Chi-square test, 2 *DF*,  $P < 0.05$ )



**Figure 4.** Male *U. cordatus* crab performing foaming behaviour at daytime during *andada*.



**Figure 5.** Female *U. cordatus* crab extruding eggs after climbing on a *R. mangle* branch at night during *andada*. Arrow shows the egg mass.

## APÊNDICE II

Effects of geophysical cycles on the rhythm of mass mate searching of a  
harvested mangrove crab

Schmidt, A. J.; Bemvenuti, C. E., Diele, K.

(artigo sendo publicado no periódico *Animal Behaviour*)



Contents lists available at [SciVerse ScienceDirect](http://SciVerse.ScienceDirect.com)

## Animal Behaviour

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/anbehav](http://www.elsevier.com/locate/anbehav)



# Effects of geophysical cycles on the rhythm of mass mate searching of a harvested mangrove crab

Anders Jensen Schmidt<sup>a,1</sup>, Carlos Emílio Bemvenuti<sup>a,2</sup>, Karen Diele<sup>b,c,\*</sup>

<sup>a</sup> Instituto de Oceanografia, Departamento de Oceanografia Biológica, Universidade Federal do Rio Grande, Brazil

<sup>b</sup> Edinburgh Napier University, School for Life, Sport and Social Sciences, Edinburgh, U.K.

<sup>c</sup> Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 28 January 2012  
 Initial acceptance 15 March 2012  
 Final acceptance 30 March 2012  
 Available online 7 June 2012  
 MS. number: 12-00070

#### Keywords:

behaviour  
 chronobiology  
 crustacean  
 fisheries  
 larval release  
 management  
 reproduction  
 syzygy inequality cycle  
 tides  
*Ucides cordatus*

The harvested mangrove crab *Ucides cordatus* exhibits conspicuous cycles of searching for mates en masse. This phenomenon, called andada, always occurs at the syzygies, but the particular moon phase, full, new or rarely both, varies for unknown reasons. The presence and absence of andada activities of a Northeast Brazilian crab population was assessed by boat between 2006 and 2011. In 2008 crabs were additionally collected in sampling plots to determine the duration and intensity of andada events and in 2010 the timing of andada with respect to the light:dark cycle and tidal cycle was studied by observations from platforms. We found that andada occurred during the day and night and that the rhythm of mate searching was linked to the syzygy tide inequality cycle (STIC). Andada shifted between new and full moon, depending upon which moon phase had the higher amplitude tides. The ultimate cause of andada is likely to be increased larval survival after synchronous release at highest amplitude spring tides 1 month later. Such anticipatory behaviour is probably under endogenous control. The results of this study can help to improve temporal placements of capture bans for this harvested species and reduce current conflicts between fishers and regulatory agencies.

© 2012 The Association for the Study of Animal Behaviour. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

## INTRODUCTION

Biological rhythms are universal but frequently overlooked phenomena of life and found in all major groups of organisms (Koukkari & Sothorn 2006). They are often synchronized with the earth's major geophysical cycles (Palmer 1995; Naylor 2010). Knowledge of the rhythmicity and predictability of reproductive behaviour of exploited species is important for their management and conservation (Sutherland 1998; Naylor 2005). For example, the activity and catchability of the lobster *Nephrops norvegicus* is driven by the light:dark cycle whereas the fishery of the palolo worm *Eunice viridis* is restricted to spawning periods determined by the seasonal cycle (Naylor 2010). Cycles related to tides are also significant for fisheries management (Naylor 2005). The lunar synodic cycle (29.53 days) is the successive approximate alignment and non-alignment of the moon, sun and earth driving the tidal amplitude cycle. Tidal amplitudes are highest at new and full moon when the centres of the earth, moon and sun lie along a straight line, a configuration called syzygy. Tide-related cycles are particularly important for intertidal organisms exposed to fluctuating environments. Land crabs (sensu Burggren & McMahon 1988), for example, exhibit daily cyclic routine behaviour such as feeding during low tide and burrow dwelling during high tide (Crane 1975; Nordhaus et al. 2009). In addition, some crabs perform episodic movements related to reproduction, like the Christmas Island crab *Gecarcoidea natalis* with its spectacular migration synchronized with the synodic cycle (Adamczewska & Morris 2001).



In addition to the synodic cycle, the less well known anomalistic cycle (27.55 days) affects tidal amplitudes. This cycle results from the gradual shift of the moon from a point closest (perigee) to a point farthest from the earth (apogee). When perigee coincides with new moon syzygy, tidal amplitudes are higher than around full moon and vice versa. In most places of the world perigee and syzygy coincide every 7 months, alternately at new and full moon (Dronkers 1964; Wood 1986; Skov et al. 2005). This cycle has been called “Syzygy Inequality Cycle” (SIC; Skov et al. 2005), but we use the term “Syzygy Tide Inequality Cycle” (STIC) as it is the tide (height, amplitude and resulting current) and not alignment of the sun, moon and earth that is unequal between full and new moon.

Spawning rhythms of many crab species are synchronized with highest tidal amplitudes, which facilitate larval exportation, thereby maximizing larval survivorship (reviewed by Christy 2011). Skov et al. (2005) demonstrated for the first time a direct linkage between STIC and crab larval release rhythms. Switches in reproductive rhythms between new and full moon are also known from some other marine taxa (Korringa 1947; Pearse 1972; Zucker 1978; Berry 1986; Wood 1986; Morgan & Christy 1995), but have not unequivocally been related to STIC, mostly because sampling periods were often not long enough. Rhythms of larval release are well investigated in crabs while relatively few long-term data are available regarding the rhythmicity of mating.

The abundant neotropical mangrove crab *Ucides cordatus* performs conspicuous cyclic mass mate searching activities called andada (= “walk” in Portuguese; Wunderlich et al. 2008; Diele & Koch 2010a). These long-lived

crabs (Pinheiro et al. 2005; Diele & Koch 2010b) can reach a carapace width > 90 mm and are an important source of food for traditional coastal populations in Brazil (Glaser & Diele 2004; Diele et al. 2005; Nishida et al. 2006). It is traditional knowledge that andada occurs every austral summer around new or full moon and lasts for some days (Nordi 1994; Fiscarelli & Pinheiro 2002). However, data on variation in the intensity of andada are available for only two locations (Diele 2000; Wunderlich et al. 2008). When andada is not occurring, crabs stay most of the time inside burrows or near their entrances or forage within a radius of 1 m (Nordhaus et al. 2009), only occasionally moving further away (Piou et al. 2007). In contrast, during andada the crabs, mostly males, are unusually active and walk over longer-distances while searching for mates (Diele & Koch 2010a). Copulations have rarely been observed on the sediment surface (Góes et al. 2000; Diele & Koch 2010a). Crabs that are looking for mates often remain outside their burrows even when they are disturbed. This makes them easy to capture, the reason why the fishery is banned on andada days. Andada occurs at either full or new moon, or, more rarely, at both moons (Diele & Koch 2010a; K. Diele and A.J. Schmidt, pers. observation). The reason for this has not yet been identified and capture is therefore banned nation-wide around each new moon and full moon during the reproductive season, generating discordance between fishermen and managers. The placement of the bans, including their duration, is re-evaluated every year by regulatory agencies. However, re-evaluations are conducted without quantitative data regarding the duration and timing of andada. Such data can be used by

managers to impose bans only during andada and this will encourage fishers to comply with the law.

The present work focuses on a NE-Brazilian *U. cordatus* population within a marine protected area in which fishing is permitted and regulated. We monitored the temporal occurrence and abundance of crabs displaying mate searching behaviour to determine whether the local rhythm of andada is linked to geophysical cycles, including STIC.

## **METHODS**

### **Study area**

The study was performed in *Rhizophora mangle* mangrove stands of Caravelas estuary (Bahia), NE-Brazil (17°45'45.0, 039°13'48.0). Average annual air temperature is 24°C, with lowest values occurring in July, (21.9°C, austral winter) and highest in February (26.3°C, austral summer; Gomes-Sobrinho 2008). Precipitation is highest in November (195.3 mm) and lowest in August (57.3 mm), with intermediate values in February (68.0 mm), March (112.5 mm) and April (146.4 mm; Gomes-Sobrinho 2008). Tides are semidiurnal with amplitudes between 0.5 m and 2.5 m. The forest is at least partially inundated by oceanic water twice a day, except during neap tides. Average salinity and surface water temperatures during summer were  $37.5 \pm 0.19$  and  $29.4 \pm 0.14^\circ\text{C}$  respectively and  $32.5 \pm 1.86$  and  $23.0 \pm 0.06^\circ\text{C}$  in

winter (Travassos et al. 2006). The study site is part of the Extractive Reserve Cassurubá and all permits necessary for the field work were issued by Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, (Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade Number 22945-1,2). Our study species *Ucides cordatus* is neither an endangered nor a protected species.

### **Occurrence of andada at new or full moon**

For rapid assessment of whether andada occurred at new moon or full moon or both, in different months and years, data were collected at the respective moon phases from January and April between 2006 and 2011. Monitoring of presence or absence of andada was conducted on tidal day (24h and 51 min) 1, 2 and 3 after new moon and full moon, about two hours after high tide during the day, by slowly driving along the shore of an approximately 4.5 km long channel with a motor boat. The distance between the boat and the forest margin was about 5 m. We judged that andada occurred on the days we saw crabs walking extensively outside their burrows.

### **Total duration and intensity of andada over different days**

To study the duration and to quantify the intensity of andada events, crabs were collected inside three 5 x 100 m replicate plots (with a distance of about 1500 m in between) in February and March 2008. Two people simultaneously counted and captured the crabs that were active outside their

burrows and put them in bags carried by a third person, to avoid duplicate counts. Crabs were released at the same place. The total time spent to sample each plot varied between 10 and 20 minutes, depending on the intensity of the andada. Collecting was started 1 tidal day before new moon and full moon to ensure that the onset of the andada, which usually occurs 1 or 2 days after new moon or full moon (Diele & Koch 2010a), was not missed. Sampling was continued until the day no more andada activities occurred in all three plots. At each tidal day, plots were sampled once during the day and once during the night, beginning 2 to 3 hours after high tide when the forest floor was no longer inundated.

### **Andada intensity throughout the light:dark cycle and tidal cycle**

Studying the timing of andada with respect to the day-night and tidal cycles requires more frequent observations. Walking humans produce visual stimuli and substrate vibrations that disturb crabs. To reduce such disturbances we observed crabs from platforms. Three, 3.5 m<sup>2</sup> and 2 m high platforms, were installed in 2010 approximately 1500 m apart from each other at sites with similar vegetation cover and crab burrow density. At each of the four sides of each platform at a distance of 2 m, a 2 x 2 m replicate plot was marked with cord. Crabs inside these plots were counted in February, starting on tidal day 2 after new moon and full moon, at the first slack high tide, and finishing on tidal day 4, at the ending flood. Counting began every 1h 33 min and included 16 scans per tidal day, eight at daytime and eight at night-time. Scanning took 1 to

5 minutes per plot, depending on the crabs' activity. The four plots were scanned one after the other by instantaneous sampling (Martin & Bateson 1993). With infra-red monoculars (Newton NV 2 × 24, Germany) it was easy to count during the night, except during the highest water level at nocturnal high tide when it was more difficult to spot active crabs.

### **Abiotic data**

In 2008 and 2010 air temperature, water temperature and salinity at 5 cm water depth were measured in adjacent tidal creeks or around the platforms prior to the scans. Inundation depth around the platforms was measured in 2010. Tidal amplitudes at syzygy were calculated subtracting low tide values from previous high tide values as predicted by the local tidal table (DHN - Marinha do Brasil, unpublished) at 3 days around new moon and full moon (day 0 until day 2). In the study area the largest tidal amplitudes usually occur at day 1 after full moon or new moon throughout the year.

### **Statistical analysis**

Analyses were performed separately for mate searching behaviour (walking, exploring burrows and fighting) and routine behaviour (foraging, feeding and burrow maintenance). Average abundance (number of crabs active outside their burrows at each plot) per scan was compared with Repeated Measures ANOVA followed by a Bonferroni post-hoc test. The sphericity

assumption was tested with Mauchly's Test and no correction of degrees of freedom was necessary. Data were square root transformed when necessary using  $(\sqrt{x}) + (\sqrt{x+1})$  to reach homoscedasticity (Freeman & Tukey 1950), and tested with Cochran's "C" Test. Data remained non-normal even after transformation, but parametric statistics were still applied due to the robustness of ANOVA (Underwood 1997). A detrended cross-correlation analysis between the time series of crab abundance and the time series of air temperature, water temperature, salinity, (for both collections and platform scan data), tidal amplitude (for collection data) and tidal height (for platform scan data) was performed. Tidal height was considered for the platform data as sampling from the platforms was more frequent than the amplitude data provided by the tide table. Mean inundation depth during high tide and mean tidal amplitude around full moon and new moon were compared with the Student "t" Test. All average values are given together with SEs.

## **RESULTS**

### **Abiotic data**

In 2008 and 2010 abiotic parameters (except tidal amplitude, see below) at new and full moon were similar ( $p > 0.05$ ). Pooled average values in 2008 were  $27.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$  for air temperature,  $28.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$  for water temperature and  $39 \pm 0.5$  for salinity. In 2010 air temperature was  $28.8 \pm 0.07^\circ\text{C}$ , water temperature was  $29.0 \pm 0.12^\circ\text{C}$  and salinity was  $39 \pm 0.13$ .

In 2006 and 2007, from January to April, mean tidal amplitude at syzygy was significantly higher ( $t$  test:  $t_{10} < 5.29$ ,  $P < 0.05$ ) at new moon than at full moon (Fig. 1a). A shift occurred in 2008, when tidal amplitude was significantly higher at full moon in January ( $t$  test:  $t_{10} = 2.41$ ,  $P = 0.04$ ), equal at new moon and full moon in February and significantly higher at new moon in March, January ( $t_{10} = 3.63$ ,  $P = 0.005$ ) and April ( $t_{10} = 4.50$ ,  $P = 0.001$ ; Fig. 1a, b). In January 2009 tidal amplitude was significantly higher at full moon ( $t_{10} = 2.58$ ,  $P = 0.03$ ) and from February 2009 to April 2009 no significant differences existed between tidal amplitudes at new moon and full moon (Fig. 1a, c). In 2010 and 2011, from January to April, mean tidal amplitude at syzygy was significantly higher ( $t$  test:  $P < 0.05$ ) at full moon (Fig. 1a). Inundation height was measured in 2010 and was also significantly higher around full moon than at new moon ( $0.30 \pm 0.01$  m versus  $0.42 \pm 0.02$  m;  $t$  test:  $t_{142} = 4.93$ ,  $P < 0.0001$ ).

### **Cross-correlation between crab abundance and abiotic data**

There was no significant cross-correlation between crab abundance and air temperature, water temperature or salinity (both crab collection and platform scan data), but crab abundance and tidal amplitude were in phase as indicated by a maximum cross-correlation at lag zero (crab collection data, February 2008, Cross-correlation:  $\rho = 0.81$ ,  $P < 0.001$ ; March 2008:  $\rho = 0.75$ ,  $P = 0.014$ ). The latter two parameters were always higher at night than during the day. Crab abundance and tidal height correlated only very weakly (Platform scan data, February 2010, Cross-correlation:  $\rho = 0.32$ ,  $P = 0.047$ ).



### **Occurrence of andada at new or full moon**

Across years, andada occurred during the moon phase with the larger amplitude tides and it occurred during both syzygies when the two monthly spring tides were approximately equal in amplitude (Fig. 1a).

*Insert Figure 1*

### **Total duration and intensity of andada over different days**

A total of 418 crabs were counted at collections during andada around new moon in 2008, 236 in February and 182 in March. Average crab abundance differed significantly between tidal days (Repeated Measures ANOVA: February:  $F_{12,26} = 8.060$ ,  $P < 0.0001$ ; March:  $F_{12,26} = 5.359$ ,  $P < 0.001$ ). In February, mate searching activities were first observed at the day of new moon (day 0) and reached a peak at day 2 (Fig. 2a) when high tide occurred just after dusk (Fig. 2b;  $18.3 \pm 3.92$  ind. / 500 m<sup>2</sup>). Crab abundance was significantly lower in the morning of day 3 and increased again at the following night ( $16.0 \pm 1.53$  ind. / 500 m<sup>2</sup>; Fig. 2a, b). After this secondary peak, abundance decreased until reaching zero on day 7 after new moon. In March, a similar pattern was observed, but peaks occurred one day later, on day 3 ( $16.3 \pm 5.70$  ind. / 500 m<sup>2</sup>) and day 4 ( $11.7 \pm 1.20$  ind. / 500 m<sup>2</sup>) just after dusk (Fig. 2a, b).

*Insert Figure 2*

### **Andada intensity throughout the light:dark cycle and tidal cycle**

A total of 1817 crabs were counted from the platforms in February 2010, 1630 after full moon (45% mate searching behaviour records and 55% routine behaviour records) and 187 after new moon (100% routine behaviour records). At platform 3, the abundance of males performing mate searching behaviour was significantly lower (possibly due to a lower number of ovigerous females) and the variances were not homogeneous with the ones at the other two platforms. Therefore data from platform 3 were analysed separately. No significant differences in average crab abundance of throughout the light:dark and tidal cycle was found at this platform (Fig. 3b, d). However, average crab abundance at platforms 1 and 2 was similar and there was significant variation throughout the light:dark and tidal cycle (Repeated Measures ANOVA:  $F_{42,301} = 5.869$ ,  $P < 0.0001$ ; Fig. 3a,d). High tide coincided with dusk on day 3 and soon afterwards crab abundance was significantly higher than during the first few days of andada. This higher abundance ( $4.3 \pm 0.96$  ind. /  $4 \text{ m}^2$ ) occurred at the beginning of the nocturnal ebb tide. A similarly high abundance occurred also on day 4, during the diurnal half of the ebb tide ( $4.4 \pm 1.31$  ind. /  $4 \text{ m}^2$ ). Thereafter, crab abundance gradually decreased (Fig. 3a, d).

Routine behaviour, which was additionally monitored from the platforms in 2010, occurred at both new and full moon. The abundance of crabs performing routine behaviour did not differ significantly between the three

platforms, but varied over the light:dark and tidal cycle at full moon (Repeated Measures ANOVA:  $F_{43,484} = 10.761$ ,  $P < 0.0001$ ) and new moon ( $F_{37,418} = 2.702$ ,  $P < 0.0001$ ). At both lunar samplings, routine activities were more intense during daytime, especially when the mangrove forest was not inundated (Figs. 3c, d, 4a, b).

*Insert Figure 3*

## **DISCUSSION**

The rhythmic mate searching behaviour of *U. cordatus* in NE-Brazil was linked with the “syzygy tide inequality cycle” (STIC), complementing the study of Skov et al. (2005) who demonstrated a link between larval release rhythms and STIC in East African brachyuran crabs. We found that the rhythm of andada of *U. cordatus* is driven by geophysical cycles of different temporal scales. We discuss the likely adaptive significance and implications for the management of this species.

### **Seasonal cycle**

On an annual scale, reproduction in *U. cordatus* is controlled by the seasonal cycle as andada only occurs during the austral summer (Nascimento

1993; Nordi 1994; Fiscarelli & Pinheiro 2002; Wunderlich et al. 2008; Diele & Koch 2010a). At our study site, average air and water temperature during andada months were approximately five degrees higher than during winter (Travassos et al. 2006; Gomes-Sobrinho 2008). The optimal water temperature range for tropical and subtropical crab generally is above 25°C, accelerating larval growth, development and metabolism (Anger 2001). Warmer sea water and longer daylight periods probably provide even better conditions for phytoplankton production, thereby increasing the food supply for the larvae and survivorship (Giese & Pearse 1974). Despite the role of temperature and photoperiod for reproductive fitness, seasonal cycles in invertebrates have been associated with rainfall rather than temperature (Hartnoll 1988), mainly because of the benefits of reduced desiccation during rainy seasons (Hartnoll et al. 2010). In fact, in many regions the onset of *U. cordatus* reproduction coincides with the beginning of the rainy season (De Geraldes & De Calventi 1983; Nascimento 1993; Diele 2000) and decreasing salinity was suggested as a trigger (Nascimento 1993). However, at our NE-Brazilian study area andada occurred at times of low rainfall and high salinities. Salinity is always above 32 throughout the entire year (Travassos et al. 2006) and most rainfall occurs between April and June (Gomes-Sobrinho 2008) outside the period of andada peaks. Hence, in Caravelas the seasonal pattern of andada is not related to rainfall. Instead, temperature and light appear to be more important for the seasonal cycle.

## **Synodic and anomalistic cycles**

Andada occurred during 7 days between new moon and first quarter or between full moon and last quarter at our NE-Brazilian study site, with highest intensity on day 2 and 3. The two other quantitative studies of andada found similar patterns in North and Southeast Brazil (Diele 2000; Wunderlich et al. 2008), suggesting that this timing is typical for reproduction in *U. cordatus*. The higher intensity of andada two or three days after full moon or new moon may be a strategy of males to prevent unsuccessful mate searching efforts. Females that have copulated during previous andada usually release larvae from two days before until one day after full moon or new moon, during larger, mainly nocturnal amplitude tides (Diele 2000). Before having spawned they are probably not yet ready for another copulation. The delay in the onset of andada relative to full moon or new moon may already be beneficial for males during the first andada of a reproductive season as females can store sperm for long time periods (Sant'Anna et al. 2007) and become ovigerous without recent copulation (Diele & Koch 2010a).

At our study site crabs performed andada at the syzygy that coincided with perigee and that therefore presented the highest tidal amplitude. Additionally, within the chosen syzygy, crab abundance kept phase with the daily tidal amplitude fluctuations. Tidal amplitude successively rose at night and fell during the day and the same held true for the intensity of mate searching activities. While high tidal amplitudes do not seem to bear any direct advantage for mating, the precise timing of mating (and fertilization, see below) sets the clock for subsequent larval release at high amplitude spring tide one month

later. High tidal amplitudes produce strong water currents that facilitate larval export to coastal waters where the larvae can avoid fluctuating salinities and high predation pressure typical for estuaries (Anger et al. 1994; Morgan & Christy 1995; Morgan 1996; Diele & Simith 2006; Christy 2007; Christy 2011). This probably increases larval survival, the likely ultimate cause for synchronous larval release and the timing of all other preceding reproductive processes, including andada.

The proximate causes of the synchrony of andada with STIC are less clear and three hypotheses can be raised. Firstly, synchronization may begin during oogenesis. This was proposed for females of East African intertidal crabs by Skov et al. (2005). As in these species “larval release is the culmination of a process that takes 4–6 weeks to complete (it comprises ovary maturation and embryonic incubation)” (Skov et al. 2005), the authors concluded that a physiological change in the lunar association was initiated at least one month before the phase shift in the STIC. In *U. cordatus*, however, this endogenously controlled physiological change would need to occur at a much earlier time since females with gonads in maturation can be found as early as 7–5 months before the onset of andada (Mota-Alves 1975; Vale 2003). An alternative hypothesis is that synchronization of andada with STIC begins with the endogenous control of the timing of mating, followed by the females’ control of ovulation, fertilization and incubation, providing the fine tuning for achieving larval release at highest tidal amplitudes. As formulated in a recent review article on the timing of hatching and release of larvae by brachyuran crabs: “Adults control the timing of the release of larvae with respect to the biweekly

and monthly cycles of tidal amplitudes by controlling when they court and mate and females control when development begins by controlling when they ovulate and allow their eggs to be fertilized by sperm” (Christy 2011).

Finally, it is also possible that synchrony of andada with STIC is under exogenous control. In contrast to shorter-lived species with faster development, such as those studied by Skov et al (2005), *U. cordatus* is long-lived and reaches maturity only when 3–4 years old (Pinheiro et al. 2005; Diele & Koch 2010a, b). Consequently, these crabs experience several complete STIC before they start to perform andada and its periodicity may thus be entrained by cues associated with these cycles. This hypothesis however fails to explain why in February 2008 *U. cordatus* performed andada only at new moon, despite equal tidal amplitude at full moon. We propose that the crabs mated only at new moon because they were able to anticipate the increase in tidal amplitude at new moon in the following months (see arrow in Fig. 1a). In contrast, in February 2009 andada was performed at both full moon and new moon which may have been due to the fact that the difference between tidal amplitudes at new moon and full moon decreased in later months (see arrow in Fig. 1a), complicating the detection of the best moon phase for mating (and larval release). Such anticipatory responses are more likely to be related to endogenous control and increase the genetic fitness of organisms by programming the appropriate time for reproductive events (DeCoursey 1983). Thus, the third hypothesis regarding the proximate causes of the synchrony of andada with STIC does seem to be less plausible.

### **Light:dark cycle and tidal cycle**

The rhythms of routine and mate searching behaviour of *U. cordatus* in relation to light:dark and tidal cycles were fairly distinct. Regarding the light:dark cycle, routine behaviour was more intense during daytime, probably because these crabs locate their food (mostly fallen leaves) visually (Nordhaus et al. 2009). In contrast, mate searching behaviour of *U. cordatus* occurs with high intensity both during the day and night, indicating that crabs can use other senses than vision to find mates, at least during the dark new moon nights. The occurrence of andada at night has not been previously recorded. Regarding the tidal cycle, routine behaviour occurred mainly at low tides which may relate to avoidance of fish predation (Giarrizo & Saint-Paul 2008; Nordhaus et al. 2009) or to the ease of detecting and collecting falling leaves, the main food source of this species. Mate searching, however, occurred along the entire tidal cycle, including slack high tide. This suggests that the benefit of continuing to walk and find a mate exceeds the cost of increased risk of predation at night.

In addition to the separate effects of the light:dark and the tidal cycle, they also seem to act in combination determining the days and hours within the perigee-syzygy period when andada begins. When the two cycles were coincident, high tide occurred at dawn and dusk and andada started immediately afterwards during the subsequent nocturnal ebb tide. This pattern was observed during all andada events, suggesting that the coincidence of the two cycles prompted mate searching activities (see arrows and rectangles in Figs. 2 and 3). The ultimate cause is unclear. Possibly this first andada peak after the superposition of the tidal and day:night cycle relates to the timing of



later larval release, which peaks at night in *U. cordatus* (Diele 2000), probably in response to the lower activity of visual predators (e.g. Morgan 1996). In contrast, predation avoidance of mating crabs during night is unlikely because most of their natural predators are nocturnal.

### **Implications for management and outlook**

The duration of individual andada events assessed for our NE-Brazilian study site matches well with the time span of current bans for the capture of *U. cordatus*. Our results also showed that andada occurs during the night as well as during high tide. Hence, it is advisable to extend current daytime- and ebb-phase controls to these periods to prevent illegal capture of crabs.

The revealed link between the syzygy tide inequality cycle and the mass mate searching activities suggests that andada days at our study site, and possibly elsewhere in Brazil, are predictable in time. We recommend using tide tables to focus local management efforts at our study site on the moon phase with the highest amplitude, instead of banning crab capture at both full and new moon as a precautionary measure. The later generates conflicts between fishers and policy makers. To generalize our results from NE-Brazil and to establish bans on the national scale that accurately match the crabs' biology, we will test the andada-predictability-hypothesis in the years to come across the species' full distributional range. *Ucides cordatus* is a good example of how the comprehension of the linkage between geophysical cycles and rhythmic animal behaviour can help establish better policies for the management of fisheries.

Mating of other fisheries resources elsewhere in the world may be equally driven by the syzygy tide inequality cycle, and identifying this linkage may thus also improve the management of these species.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank staff and volunteers of CEPENE / ICMBio - Caravelas, coordinated by U. Scofield. Special thanks to J.B.G. de Jesus and L.E. Moraes for practical support and advice. The manuscript benefitted greatly from the comments made by John Christy and anonymous reviewers. This work is part of the Ph.D. thesis of A.J. Schmidt, supported by CAPES (Brazil), DAAD (Germany) and Projeto Manguezal / CEPENE – Caravelas (sponsored by Fibria). K. Diele received funding from the MASTS pooling initiative (The Marine Alliance for Science and Technology for Scotland) and the support is gratefully acknowledged. MASTS is funded by the Scottish Funding Council (grant reference HR09011) and contributing institutions. Tide tables were kindly provided by DHN / Marinha do Brasil.

## REFERENCES

- Adamczewska, A. M. & Morris, S.** 2001. Ecology and Behaviour of *Gecarcoidea natalis*, the Christmas Island Red Crab During the Annual Breeding Migration. *Biological Bulletin*, **200**, 305–320.
- Anger, K., Spivak, E., Bas, C., Ismael, D. & Luppi, T.** 1994. Hatching rhythms and dispersion of decapod crustacean larvae in a brackish coastal lagoon in Argentina. *Helgoland Marine Research*, **48**, 445–466.
- Anger, K.** 2001. *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. Leiden: A. A. Balkema Publishers.
- Berry, A. J.** 1986. Semi-lunar and lunar spawning periodicity in some tropical littorinid gastropods. *Journal of Molluscan Studies*, **52**, 144–149.
- Burggren, W. W. & McMahon, B. R.** 1988. Biology of the land crabs: an introduction. In: *Biology of the Land Crabs* (Ed. by W. W. Burggren & B. R. McMahon), pp.1–5. Cambridge: Cambridge University Press.
- Christy, J. H.** 2007. Predation and the Reproductive Behavior of Fiddler Crabs (Genus *Uca*). In: *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms* (Ed. by J. E. Duffy & M. Thiel), pp. 211–232. Oxford: Oxford Scholarship Online.
- Christy, J. H.** 2011. Timing of Hatching and Release of Larvae by Brachyuran Crabs: Patterns, Adaptive Significance and Control. *Integrative and Comparative Biology*, **51**, 62–72.

- Crane, J.** 1975. *Fiddler crabs of the world (Ocypodidae: genus Uca)*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- DeCoursey, P. J.** 1983. Biological Timing. In: *The Biology of Crustacea, Vol. 7, Behavior and Ecology* (Ed. by D. E. Bliss), pp. 107–162. New York: Academic Press..
- De Geraldes, M. G. & De Calventi, I. B.** 1983. Estudos experimentales para el mantenimiento em cautiverio del cangrejo *Ucides cordatus*. *Ciencia Interamericana*, **23**, 41–53.
- Diele, K.** 2000. *Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté estuary, North Brazil, ZMT Contribution 9*. Bremen: Center for Tropical Marine Ecology (ZMT).
- Diele, K., Koch, V. & Saint-Paul, U.** 2005. Population structure, catch composition and CPUE of the artisanally harvested mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae) in the Caeté estuary, North Brazil: indication for overfishing? *Aquatic Living Resources*, **18**, 169–178.
- Diele, K. & Simith, D. J. B.** 2006. Salinity tolerance of northern Brazilian mangrove crab larvae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): necessity for larval export? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **68**, 600–608.
- Diele, K. & Koch, V.** 2010a. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides*. In: *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil, Ecological Studies*

- 211 (Ed. by U. Saint-Paul & H. Schneider), pp. 275–283. Berlin: Springer-Verlag.
- Diele, K. & Koch, V.** 2010b. Growth and mortality of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in north Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **395**, 171–180.
- Dronkers, J. J.** 1964. *Tidal computations in rivers and coastal waters*. New York: John Wiley and Sons.
- Fiscarelli, A. G. & Pinheiro, M. A. A.** 2002. Perfil sócio-econômico e conhecimento etnobiológico do catador de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763), nos manguezais de Iguape (24°41' S), SP, Brasil. *Actualidades Biológicas*, **24**, 39–52.
- Freeman, M. F. & Tukey, J. W.** 1950. Transformations Related to the Angular and the Square Root. *The Annals of Mathematical Statistics*, **21**, 607–611.
- Giarrizzo, T. & Saint-Paul, U.** 2008. Ontogenetic and seasonal shifts in the diet of the pemecou sea catfish *Sciades herzbergii* (Siluriformes: Ariidae), from a macrotidal mangrove creek in the Curuçá estuary, Northern Brazil. *Revista de Biología Tropical*, **56**, 861–873.
- Giese, A. C. & Pearse, J. S.** 1974. Introduction: General Principles. In: *Reproduction of Marine Invertebrates* (Ed. by A. C. Giese & J. S. Pearse), pp. 2–49. New York: Academic Press.
- Glaser, M. & Diele, K.** 2004. Asymmetric outcomes: assessing central aspects of the biological, economic and social sustainability of a mangrove crab

- fishery, *Ucides cordatus* (Ocypodidae), in North Brazil. *Ecological Economics*, **49**, 361–373.
- Góes, P., Sampaio F. D. F., Do Carmo, T. M. S., Toso, G. C., Leal, M. S.** 2000. Comportamento e período reprodutivos do caranguejo do mangue *Ucides cordatus*. Anais do V Simpósio de Ecossistemas Brasileiros da ACIESP, **2**, 335-348.
- Gomes-Sobrinho, T. R.** 2008. Classificação climática de Caravelas (BA) conforme metodologia de Koppen. *Segmentos*, **1**, 33–50.
- Hartnoll, R. G.** 1988. Eco-Ethology of Mangroves. In: *Behavioural Adaptation to Intertidal Life* (Ed. by G. Chelazzi & M. Vaninni), pp. 477–489. New York: Plenum Press.
- Hartnoll, R. G., Broderick, A. C., Godley, B. J., Musick, S., Pearson, M., Stroud, S. A. & Saunders, K. E.** 2010. Reproduction in the Land Crab *Johngarthia lagostoma* on Ascension Island. *Journal of Crustacean Biology*, **30**, 83–92.
- Korringa, P.** 1947. Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. *Ecological Monographs*, **17**, 349–381.
- Koukkari, W. L. & Sothorn, R. B.** 2006. *Introducing Biological Rhythms: A Primer on the Temporal Organization of Life, with Implications for Health, Society, Reproduction, and the Natural Environment*. New York: Springer.
- Martin, P. & Bateson, P.** 1993. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. 2<sup>nd</sup> edn. Cambridge: Cambridge University Press.

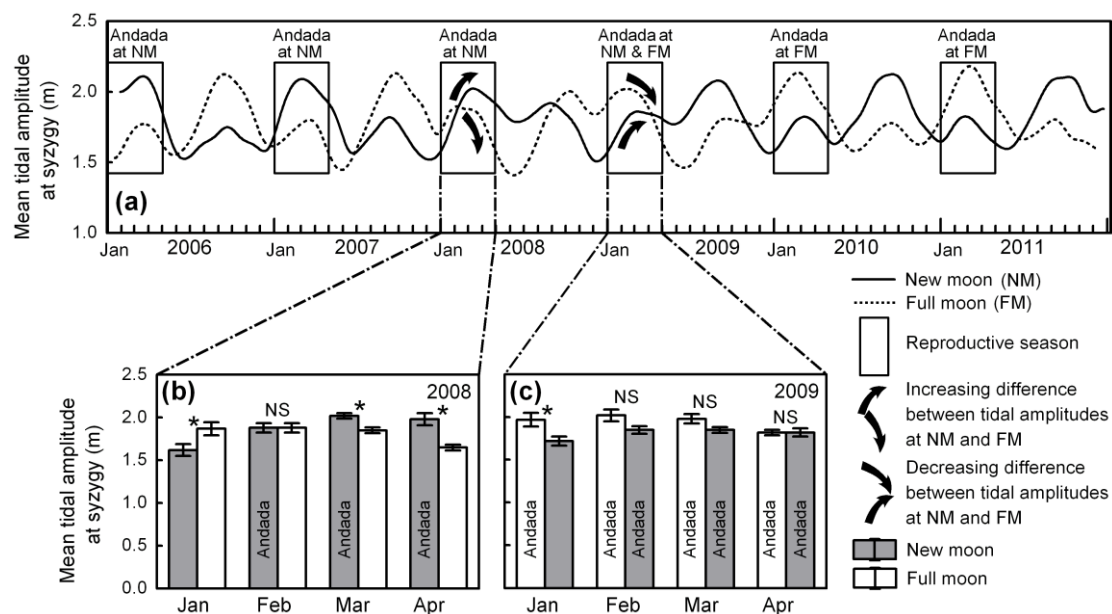
- Morgan, S. G. & Christy, J. H.** 1995. Adaptive significance of the timing of larval release by crabs. *The American Naturalist*, **145**, 457–79.
- Morgan, S. G.** 1996. Influence of tidal variation on reproductive timing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **206**, 237–251.
- Mota-Alves, M. I.** 1975. Sobre a reprodução do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus), em mangues do estado do Ceará (Brasil). *Arquivos de Ciências do Mar*, **15**, 84–91.
- Nascimento, S. A.** 1993. *Biologia do Caranguejo-Uçá (Ucides cordatus)*. Aracajú: ADEMA.
- Naylor, E.** 2005. Chronobiology: implication for marine resource exploitation and management. *Scientia Marina*, **69**, 157–167.
- Naylor, E.** 2010. *Chronobiology of Marine Organisms*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nishida, A. K, Nordi, N. & Alves, R. N.** 2006. The lunar-tide cycle viewed by crustacean and mollusc gatherers in the state of Paraíba, Northeast Brazil and their influence in collection attitudes. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, **2**,1. Available: <http://www.ethnobiomed.com/content/2/1/1>. Accessed 2011 Aug 08.
- Nordhaus, I., Diele, K. & Wolff, M.** 2009. Activity patterns, feeding and burrowing behaviour of the crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in a high intertidal mangrove forest in North Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **374**, 104–112.

- Nordi, N.** 1994. A captura do caranguejo-uçá (*Ucides cordatus*) durante o evento reprodutivo da espécie: o ponto de vista dos caranguejeiros. *Revista Nordestina de Biologia*, **9**, 41–47.
- Palmer, J. D.** 1995. *The biological rhythms and clocks of intertidal animals*. Oxford: Oxford University Press
- Pearse, J. S.** 1972. A monthly reproductive rhythm in the diadematid sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **8**, 167–186.
- Pinheiro, M. A. A., Fiscarelli, A. G. & Hattori, G. Y.** 2005. Growth of the mangrove crab *Ucides cordatus* (BRACHYURA, OCYPODIDAE). *Journal of Crustacean Biology*, **25**, 293–301.
- Piou, C., Berger, U., Hildenbrandt, H., Grimm, V., Diele, K. & D’Lima, C.** 2007. Simulating cryptic movements of a mangrove crab: Recovery phenomena after small scale fishery. *Ecological Modelling*, **205**, 110–122.
- Sant’Anna, B. S., Pinheiro, M. A. A., Mataqueiro, M., Zara, F. J.** 2007. Spermathecae of the mangrove crab *Ucides cordatus*: a histological and histochemical view. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**, 903-911.
- Skov, M. W., Hartnoll, R. G., Ruwa, R. K., Shunula, J. P., Vannini, M. & Cannicci, S.** 2005. Marching to a different drummer: Crabs synchronize reproduction to a 14-month lunar-tidal cycle. *Ecology*, **86**, 1164–1171.

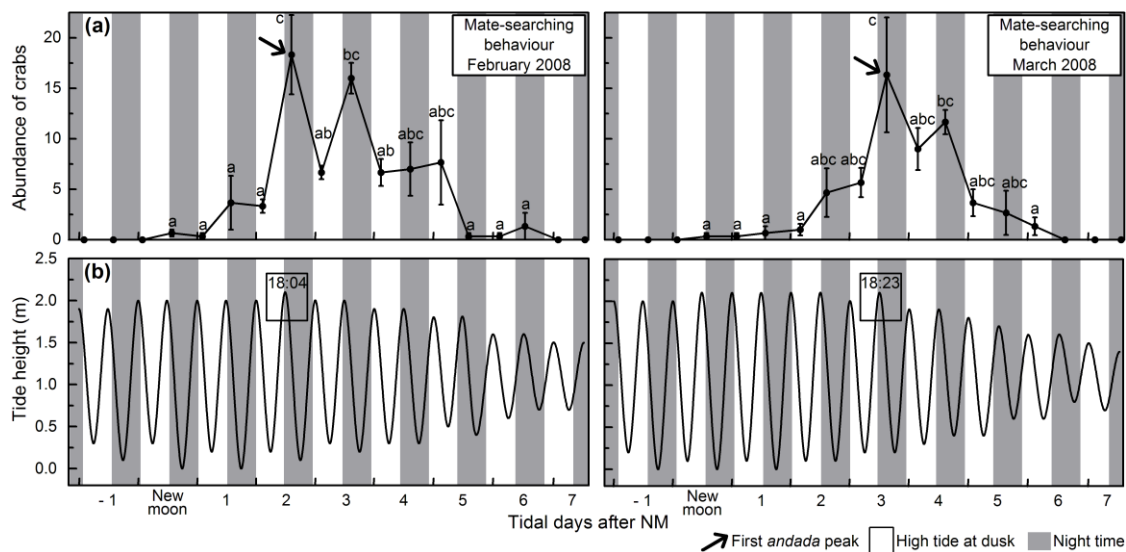


- Sutherland, W. J.** 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*, **56**, 801–809..
- Travassos, M. P., Krüger, G. T., Lopes, E. B. P. & Pinto, J. A.** 2006. Hydrochemical Characteristics of the Caravelas River Estuary and Surrounding Seazone, Brazil. *Journal of Coastal Research*, **39**, 736–740.
- Underwood, A. J.** 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vale, P. A. A.** 2003. Biologia reprodutiva do caranguejo *Ucides cordatus cordatus* (Linnaeus 1763), num manguezal do estuário do rio Caeté. MSc thesis, University of Pará.
- Wood, F. J.** 1986. *Tidal Dynamic: Coastal Flooding, and Cycles of Gravitational Force*. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Wunderlich, A. C., Pinheiro, M. A. A. & Rodrigues, A. M. T.** 2008. Biologia do caranguejo-ucá, *Ucides cordatus* (Crustacea:Decapoda:Brachyura), na Baía da Babitonga, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **25**, 188–198.
- Zucker, N.** 1978. Monthly reproductive cycles in three sympatric hood-building tropical fiddler crabs (genus *Uca*). *Biological Bulletin of Woods Hole*, **155**, 410–424.

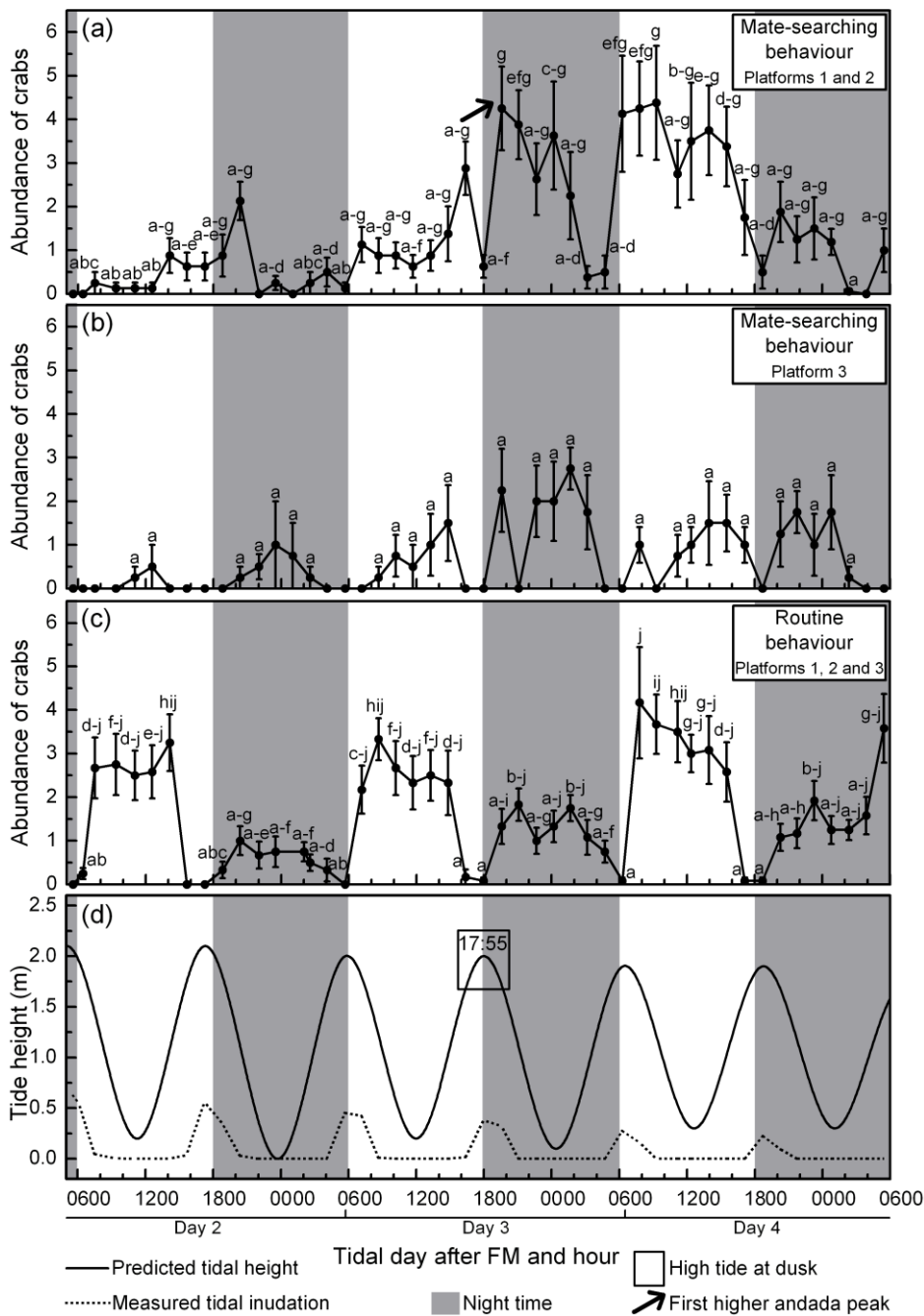
## Figures



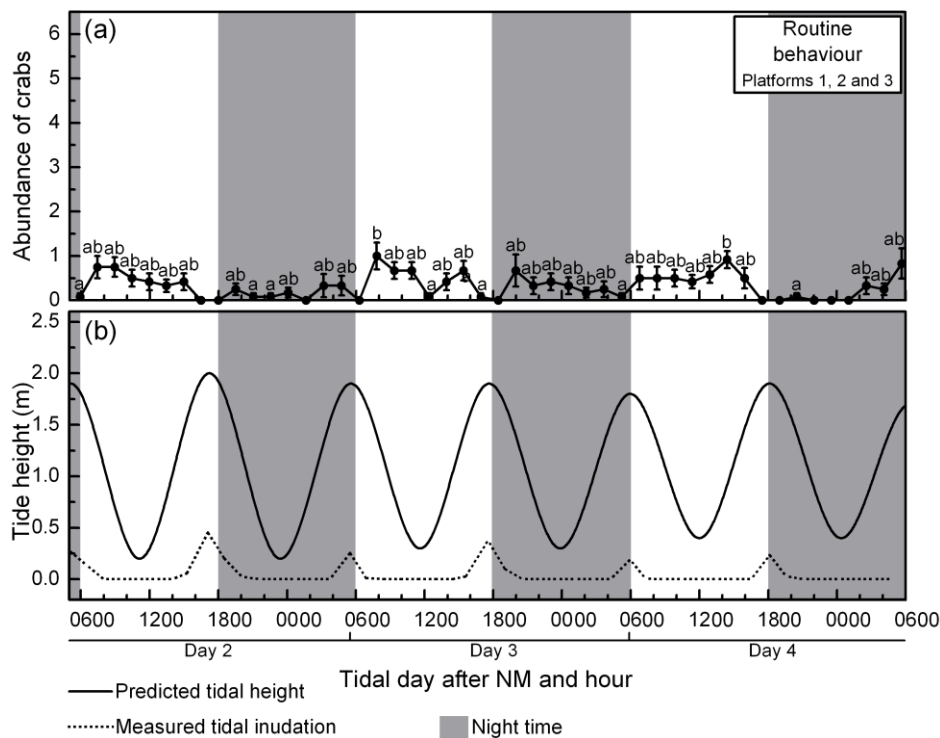
**Figure 1.** (a) Mean tidal amplitude and presence or absence of andada around new or full moon from 2006 to 2011 (points were connected with rounded curves by cubic spline interpolation). Boxes mark the reproductive season monitored for the presence or absence of andada. (b) and (c) Details of the mean and SE of the tidal amplitude during the reproductive season in 2008 and 2009 when the shift in the syzygy inequality cycle (STIC) occurred. FM: full moon; NM: new moon; NS: not significant. \*: significant differences between NM and FM mean tidal amplitudes (10 df,  $p < 0.05$ ).



**Figure 2.** (a) Average and SE of the abundance (ind. / 500 m<sup>2</sup>) of *U. cordatus* showing mate-searching behaviour outside burrows around new moon in February and March 2008 (at full moon crabs did not display mate-searching behaviour). Each average value refers to three sampled plots. Equal letters: no significant difference. (b) Predicted tidal height during low and high tide along the sampled tidal days.



**Figure 3.** (a) and (b) Average and SE of the abundance (ind. / 4 m<sup>2</sup>) of *U. cordatus* outside burrows displaying mate-searching behaviour during andada around full moon in February 2010. (c) Average and SE of the abundance of *U. cordatus* outside burrows showing routine behaviour around full moon in February 2010. Each average value refers to 12 sampled plots. Equal letters: no significant difference. (d) Predicted tidal height and measured tidal inundation at the sampled tidal days. FM: full moon.



**Figure 4.** (a) Average and SE of the abundance (individuals/4 m<sup>2</sup>) of *U. cordatus* outside burrows showing routine behaviour around new moon in February 2010 when no andada took place. Each average value refers to 12 sampled plots. Equal letters: no significant difference. (b) Predicted tidal height and measured tidal inundation at the sampled tidal days. NM: new moon.

### APÊNDICE III

Intra-specific facilitation of the recruitment of a burrowing mangrove crab along  
environmental gradients

Schmidt, A. J.; Bemvenuti, C. E., Diele, K.

Intra-specific facilitation of the recruitment of a burrowing mangrove crab along environmental gradients

Anders Jensen Schmidt<sup>a\*</sup>

Carlos Emílio Bemvenuti<sup>a</sup>

Karen Diele<sup>b, c</sup>

<sup>a</sup>Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Brazil.

<sup>b</sup>Edinburgh Napier University, School for Life, Sport and Social Sciences, Edinburgh, EH11 4BN, UK

<sup>c</sup>Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany

\*Corresponding author: Anders Jensen Schmidt

Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Av. Itália Km 08 Rio Grande 96201-900, Rio Grande do Sul, Brazil, anders.schmidt@water-eye.org, Phone: 55 (53) 3233 6508

## ABSTRACT

The exploited mangrove crab *Ucides cordatus*, an important ecosystem engineer in South American mangroves, has a biphasic lifecycle with pelagic larvae developing offshore. Basing upon recent laboratory experiments and first field observations, we postulate that recruitment is facilitated by conspecific crabs. We investigated in the field whether the number of recruits is higher inside 25 cm rings placed around conspecific burrows than in rings placed on areas without conspecific bioturbation. Recruit sampling was conducted monthly between April 2008 to May 2009 along an environmental gradient. First recruits of the year appeared between March and July. The number of recruits was significantly higher in bioturbated rings than in non-bioturbated rings, indicating intraspecific facilitation. Recruits were most abundant in areas with intermediate conditions of inundation, leaf litter standing stock, sediment consistency, luminosity, temperature, salinity and pH. This may reflect a strategy to avoid higher predation by fishes in more inundated zones and more stressful environmental conditions in less inundated zones. The observed habitat-specific recruitment pattern needs to be considered when designing field assessments of the population structure of *U. cordatus* and when enhancing stocks by releasing laboratory-cultivated larvae and first juveniles into the wild.

Key words: bioturbation; burrow; coexistence; commensalism; habitat; intertidal; land crab; positive interactions; settlement; *Ucides cordatus*



## INTRODUCTION

A facilitative interaction between two organisms occurs when at least one is benefited and neither is impaired (Stachowicz, 2001; Bruno et al., 2003). Intra and interspecific facilitation can be important in stressful environments and, in the marine environment, it has been mostly studied in intertidal communities, particularly rocky coasts, due to the ease of manipulation of sessile organisms (e.g. Bertness, 1989; Bertness and Leonard, 1997; Bertness et al., 1999; Leslie, 2005; Gascoigne et al., 2005; Rius and McQuaid, 2009). In contrast, few studies emphasized the importance of ecological facilitation in soft bottom intertidal communities. Some examples are the intra and interspecific facilitation of sandflat colonization by bivalves, polychaetes and crustacea (Gallagher, 1983; Thrush et al., 1992) and the facilitation of ghost shrimp recruitment by conspecific adults (Tamaki and Ingole, 1993). These studies show that in soft bottom communities, bioturbation is important for the occurrence of facilitation. In fact, many facilitation examples are linked to habitat modifications in which one individual alters environmental conditions, making a stressful habitat more suitable for other (Stachowicz, 2001). Organisms that modify, maintain or create habitats by physical actions and thereby control the availability of resources for other organisms are called “physical ecosystem engineers” (Jones et al., 1994; Jones et al., 1997).

Some of the most important engineers in mangrove ecosystems are burrowing crabs (Kristensen, 2008). They dig and maintain burrows that are used as

refuge from predators, shelter against extreme environmental conditions and, in several cases, as a place for food storage and mating (Bliss, 1979; Christy, 1982; Chan et al., 2006). Crab burrows aerate the soil for mangrove trees (Smith III et al., 1991), and create a micro-habitat for meiofauna (Dittman, 1996). Bioturbation caused by the burrowing crab *Ucides cordatus* is remarkable in South American mangroves. With a carapace width (CW), of up to 9 cm *U. cordatus* is also one of the largest mangrove invertebrate on this continent. The density and size of its burrows varies along the physical gradient of the mangroves and smaller ones have been mostly observed in less flooded areas (Diele et al., 2005; Schmidt et al., 2009). A typical burrow of *U. cordatus* has an elliptical opening, with the largest diameter corresponding to the total height of the crab and the smaller diameter corresponding to the length of the carapace (Schmidt et al., 2008a). Crabs often plug entrances with sediment collected with their pereopods from the surface outside the burrows. The digging, maintaining, closing and opening of burrows leads to sediment accumulation around the entrances and therefore to an elevated microtopography. The sediment at the entrance shows tracks caused by the crabs' pereopods (Alves et al., 2005; Santos et al., 2009). The duct of a typical *U. cordatus* burrow first runs horizontally below the surface, often indicated by a slightly domed sediment surface, and then it curves and descends steeply (Fig. 2a) reaching the water table, sometimes until a total depth of up to 2 m (De Gerales and De Calventi, 1983; Santos et al. 2009). *U. cordatus* spends most of its time inside its burrows and when outside, the crabs stay immobile at the entrances or collect litter which is then consumed inside the burrows (Nordhaus

et al., 2009). Burrowless crabs are rarely encountered in the forest, except during the few mating days in the reproductive season (Schmidt et al., 2012). Females release larvae into estuarine waters which develop offshore and reinvade the estuarine environment approximately one month later to settle (Diele, 2000). Recent laboratory experiments showed that *U. cordatus* settlement is triggered by conspecific odours (Diele and Simith, 2007; Simith and Diele, 2008). Subsequently, recruits (mostly with CW < 1 cm) were coincidentally found for the first time in the field, inside burrows of larger conspecifics (Schmidt and Diele, 2009). These findings raised the hypothesis that burrows and their hosting owners provide ecological facilitation for the recruits. However, this assumption remains to be tested as recruit numbers in bioturbated sediments have not yet been compared to those in non-bioturbated sediments.

Knowledge about the specific microhabitat and possible conspecific facilitation of recruits is important for developing optimal procedures for the introduction of laboratory cultivated megalopae and juveniles into the wild for stock enhancement purposes. It is particularly important for *U. cordatus* due to its importance as a fishery resource (Glaser and Diele, 2004, Diele et al., 2010) and due to mass mortalities caused by a fungal disease (Schmidt et al., 2008b; Orélis-Ribeiro et al., 2011). In the present study we sampled recruits of *U. cordatus* inside non-bioturbated areas and areas bioturbated by conspecifics along the environmental gradient of a mangrove forest, including its transition to the hinterland. The aims of the study were: (i) to test the hypothesis that conspecific burrows and their hosting owners facilitate *U. cordatus* recruitment;

(ii) to determine whether recruitment varies spatially along the environmental gradient of the studied mangrove forest and (iii) to identify possible temporal patterns of *U. cordatus* recruitment.

## **METHODS**

### **Study Area**

Sampling was conducted near Caravelas, NE-Brazil, in a mangrove forest located between a tidal creek and the hinterland, characterized by a sandbank with Restinga vegetation (S17°42' W039°18'). The study site is characterized by the following four zones from creek to hinterland: (i) forest dominated by taller *Rhizophora mangle* near the creek, (ii) forest with smaller *R. mangle*, (iii) forest with *Laguncularia racemosa* and (iv) predominantly bare ground with sporadic *Acrostichum aureum* ferns in the transition from forest to hinterland. The study area comprised a 500 m section of mangrove forest (Fig. 1A).

### **Nomenclature**

In this paper we define the term recruit as a “settler” that survived to the age of initial sampling” (Keough and Downes, 1982; Bertness et al, 1992; Carr and Syms, 2006). In the case of *U. cordatus*, we consider as initial sampling when crabs can first be visually detected and quantified by counting their burrow

entrances. Hence, recruits are all crabs that are not visually detectable yet and can only be found by searching the sediment manually. Recruits associated with burrows of larger conspecifics are called “co-inhabitants” whereas those found outside conspecific burrows, but without visible burrow, are named “free-living”. All crabs that live in their own burrows large enough to be detected visually are called “owners”. Owners hosting co-inhabitants are called "hosting owners" and those not hosting co-inhabitants are called "non-hosting owners".

### **Sampling of recruits**

Recruit surveys were performed once a month inside eight 30 X 1 m plots placed perpendicularly to the hinterland (Fig. 1a). The location of the plots inside the 500 m sampling area was randomized every month. Sampling was conducted from April 2008 to May 2009 at neap tide days. In each plot, a wire ring with a diameter of 25 cm was placed over each visible *U. cordatus* burrow (“bioturbated ring”). As close as possible to each “bioturbated ring”, another ring was placed on sediment which was not bioturbated by *U. cordatus* (“non-bioturbated ring”) (Fig. 2). Approximately 1 l of sediment was taken from the area inside each bioturbated and non-bioturbated ring. In non-bioturbated rings, this amount was equivalent to a 3 cm surface layer of sediment, whereas in bioturbated rings it comprised not only surface sediment, but also the sediment of the burrow duct located inside the ring. The origin of the sediment taken from bioturbated rings was categorized as follows (Fig. 2a): burrow entrance (including tracks in front of it), roof of horizontal burrow duct, floor of horizontal

burrow duct, plug (sediment used to close the entrance – not always present) and smooth surface (non-bioturbated surface, sometimes present in rings around smaller burrows). The sediment from non-bioturbated rings was categorized as smooth surface, mound and sediment under wooden sticks (Fig. 2). All sediment was carefully searched by hand for *U. cordatus* recruits, and their carapace width (CW) measured with a caliper rule to the nearest mm. Recruits were released at the same place after capture. Due to their small size they could not be sexed in the field.

### **Measurement of the burrows of owner crabs**

Inside the eight plots (see above) all openings of burrows of hosting owners were measured. In July 2008 and January 2009, burrows of non-hosting owners were additionally measured. The diameter of the burrow openings was measured applying the method described in Schmidt et al. (2008a). Burrow diameter (BD) was transformed to carapace length (CL) using the equation “ $BD = 0.244952 + 1.04026 \cdot CL$ ” obtained through linear regression ( $R^2 = 75.2$ ,  $N = 341$ ). Values of CL were then transformed to carapace width (CW) using the equation “ $CW = -0.0376206 + 1.30283 \cdot CL$ ” also obtained through linear regression ( $R^2 = 98.4$ ,  $N = 341$ ). The two regressions base upon data collected in the same study area between February 2006 and July 2008 (Schmidt et al., Unpublished results).

### **Abiotic data collection**

Between 5 and 15 cm away from rings where recruits and hosting owners had been found (Fig. 1a), the following parameters were measured: air temperature, sediment temperature in 3 cm depth, pore water salinity (by digging a hole until water percolates through the sediment and accumulate at the bottom, allowing the collection and measurement with a refractometer), sediment consistency (using a Humboldt H-4200 soil penetrometer, pocket type, with adapter foot) and the maximum height above ground of the *Bostrychietum* band growing on roots and stems of mangrove trees (hereafter referred as BH). BH is a good indicator for the mean high tide level (Oliveira, 1984; Blankenstejn et al., 1997; Rützler and Feller, 1999; Cunha et al., 1999; Cunha and Costa 2002).

### **Determination of abiotic gradients**

In order to characterize the inundation gradient, seven 500 m lines with 5 m in between were marked parallel to the hinterland (Fig. 1b). From February to December 2006, once a month, eight random points were marked at each line with the aid of a GPS odometer and, at each point BH was measured (see above). In addition, inundation was measured directly in May 2008, three days before (waxing) and four days after (waning) full moon, when tidal height was equivalent to the annual mean tidal height. During these periods, four random points were marked at each line with the aid of an odometer (Fig. 1b). At each point, inundation time was measured over a 12 h tidal period during daytime. At the same points, inundation height was measured during slack high tide.

To characterize the gradient of physico-chemical parameters, the study area was divided into six contiguous 5 X 500 m subareas (Fig. 1b). Within each subarea, luminosity (with a luximeter), sediment consistency, air temperature, sediment temperature, pore water salinity (see above) and pH (with a pHmeter) were measured at 24 random points, during low tide, between 12:00h and 15:00h. Sampling was performed at neap tide (first quarter) and syzygy (full moon) of May 2011. Due to logistical reasons, pH was measured only at the neap tide.

### **Characterization of vegetation zonation**

A profile of topography and vegetation was drawn, by measuring angles (with a digital inclinometer) and recording the floral species and their estimated height. Measurements were performed every 2.5 m, along four 30 m random transects running perpendicular from the tidal creek towards the hinterland (Fig. 1a). At each vegetation zone (Fig. 1c), a stratified random sampling of litter standing stock and litter fall was performed in August 2008. Standing stock was measured by collecting litter from the sediment surface within a radius of 1 m around 20 *U. cordatus* burrows (3.14 m<sup>2</sup>) and litter fall was measured with four 1 x 1 m traps installed one meter above sediment and emptied after one week (see Nordhaus et al., 2006) (Fig. 1c).



## **Statistical analysis**

Polynomial regressions were performed for the dependent variables “CW of recruits”, “abundance of recruits”, “CW of hosting owners estimated by burrow openings” and “abundance of hosting owners’ burrows”, in relation to BH. Mean CW of recruits found in bioturbated and non-bioturbated rings, as well as mean CW of hosting and non-hosting owners were compared with Student “t” Test. Means CW and abundance of recruits along time, as well as means of abiotic parameters along the profile were compared with Repeated Measures ANOVA followed by a Bonferroni post-hoc test. The sphericity assumption was tested with Mauchly’s Test and the Huynh-Feldt correction was performed when necessary. Means of litter fall and standing stock were analyzed by ANOVA considering vegetation zone as a factor, followed by a Tukey HSD Test. Data were square root or log transformed when necessary to reach homoscedasticity, tested with Cochran’s “C” Test. Some data remained non-normal even after transformation, but parametric statistics was still applied due to the robustness of ANOVA (Underwood, 1997). All average values are given together with the standard errors. Frequencies and ratios were compared with Chi-Square Analysis.

## RESULTS

### Vegetation structure, zonation and abiotic gradients

The height of the trees increased from the hinterland to the tidal creek, as well as litter standing stock (ANOVA:  $df = 2$ ;  $F_{wet\ weight} = 35.26$ ,  $F_{dry\ weight} = 36.06$ ;  $P < 0.0001$ ) and litter fall (ANOVA:  $df = 3$ ;  $F_{wet\ weight} = 5.69$ ,  $F_{dry\ weight} = 5.68$ ;  $P < 0.01$ ) (Figs. 3a, b, c). The mean height of the *Bostrychietum* band (BH) did not vary temporally, but spatially, increasing from hinterland to creek (Repeated Measures ANOVA:  $df = 3.3$ ;  $F = 323.6$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3d). Inundation time and height, also increased from hinterland to creek (Repeated Measures ANOVA:  $df = 6$ ; time,  $F_{waning} = 148.4$ ,  $F_{waxing} = 53.5$ ; height,  $F_{waning} = 49.7$ ,  $F_{waxing} = 40.3$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figs. 3e, f). In contrast, means of the following parameters decreased from hinterland to creek at both neap and spring tides: sediment consistency (Repeated Measures ANOVA:  $df = 4$ ;  $F_{neap} = 72.4$ ,  $F_{spring} = 53.9$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3g), luminosity ( $df_{neap} = 4$ ;  $F_{neap} = 72.4$ ;  $df_{spring} = 3.5$ ;  $F_{spring} = 12.7$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3h), air temperature ( $df_{neap} = 4$ ;  $F_{neap} = 16.5$ ;  $df_{spring} = 3$ ;  $F_{spring} = 21.4$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3i) and sediment temperature ( $df_{neap} = 5$ ;  $F_{neap} = 11.9$ ;  $df_{spring} = 4.6$ ;  $F_{spring} = 7.2$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3j). Pore water salinity did not fluctuate along the profile during spring tide. During neap tide, however, salinity means at the three more landward sampling points had heterogeneous variances. Therefore, separate analyses were performed. At the landward subareas salinity was lower next to the hinterland (Repeated Measures ANOVA:  $df = 2$ ;  $F = 4.3$ ;  $P = 0.02$ ) while the means at the subareas near the

creek did not differ (Fig. 3k). At neap tide, pH was significantly lower at the two subareas closest to the hinterland (Repeated Measures ANOVA:  $df = 5$ ;  $F = 15.5$ ;  $P < 0.0001$ ) (Fig. 3l). The means of abiotic parameters near the wire rings where recruits and hosting owners had been found were: sediment consistency =  $0.13 \pm 0.004 \text{ Kg/cm}^2$ , air temperature =  $26.8 \pm 0.11 \text{ }^\circ\text{C}$ , sediment temperature =  $25.5 \pm 0.12 \text{ }^\circ\text{C}$  and salinity =  $31.1 \pm 0.27$  (Figs. 3g, i, j, k).

### **Number of recruits in bioturbated and non-bioturbated rings**

A total of 474 *U. cordatus* recruits were found, 96% inside bioturbated rings (co-inhabitants) and 4% inside non-bioturbated rings (free-living) ( $\chi^2 = 390.08$ ,  $SL = 0.05$ ,  $DF = 1$ ). This proportion did not vary significantly between the six sampled subareas ( $\chi^2 = 8.75$ ,  $SL = 0.05$ ,  $DF = 5$ ). From the 455 co-inhabitants, 43% were found in the roofs of ducts, 29% in plugs, 27% in the owner tracks at the entrance and 1% in the floor (Fig. 2). Of the 19 recruits observed in the non-bioturbated rings, 79% occurred in the sediment of mounds, 16% were found in sediment of smooth surfaces and 5% was found under a wooden stick (Fig. 2). A total of 408 hosting owners' burrows were found, 89.7% with one co-inhabitant, 9.3% with two, 0.7% with three and 0.2% with four co-inhabitants. The entrance and floor of all hosting burrows had fresh tracks of *U. cordatus* indicating that they were inhabited by the owner.

### **Abundance of recruits and hosting owners along the environmental gradient**

The relationship between the abundance of recruits and the BH measured close to the rings was best explained by a third degree model (Correlation coefficient = 0.78,  $R^2 = 0.61$ ,  $n = 51$ ). Recruitment was highest in places with 18.5 cm BH (Fig. 4a). The relationship between the abundance of hosting owners and BH measured close to the rings was best explained by a fourth degree model (Correlation coefficient = 0.78,  $R^2 = 0.61$ ,  $n = 60$ ). Hosting owners were most abundant in places with 13.5 cm BH (Fig. 4b). According to the BH gradient graph (Fig. 3d), the point of higher recruitment (BH = 18.5 cm) and higher abundance of hosting owners (BH = 13.5) occurred respectively at a distance of 16 m and 19 m from the creek, both at subarea 4 (Fig. 3a).

### **Size of recruits and hosting owners along the environmental gradient**

The smallest and largest co-inhabiting recruit measured 0.15 cm and 2.20 cm CW, respectively, and mean recruit size was  $0.82 \pm 0.02$  cm ( $n = 447$ ) (Fig. 5). The smallest and largest free-living recruit had a CW of 0.25 cm and 1.90 cm, respectively, and mean size was  $0.97 \pm 0.11$  cm (Fig. 5). There was no significant difference between CW of co-inhabitants and free-living recruits. Also, there was no significant correlation between recruit size and BH. The estimated CW of the hosting owners ranged between 1.7 to 8.9 cm, with a mean size of  $4.7 \pm 0.06$  (Fig. 4). CW of hosting owners increased from hinterland to creek. The relationship between CW and BH was best explained

when applying the quadratic regression ( $R = 0.60$ ), although the coefficient of determination was low ( $R^2 = 0.35$ ,  $n = 1034$ ) (Fig. 3a).

### **Comparison between hosting and non-hosting owners**

In July 2008 and January 2009, when the opening size of all crab burrows (hosting and non-hosting ones) were measured, 8% of the total burrows had co-inhabiting recruits. Mean CW of hosting and non-hosting owners was  $3.9 \pm 0.06$  and  $3.8 \pm 0.16$  in July and  $4.4 \pm 0.06$  and  $5.2 \pm 0.17$  in January. Mean size of hosting and non-hosting crabs did not differ from each other in July and January.

### **Abundance and size of recruits along time**

While the abundance of recruits did not differ significantly between months, their size did (Repeated Measures ANOVA:  $df = 13$ ;  $F = 5$ ;  $P < 0.0001$ ) and mean CW was smallest in July 2008 (Fig. 6d). The smallest recruits with a CW of up to 0.2 cm were only found between April and July 2008 (Figs. 6a-d). Such small crabs were absent in subsequent months and re-appeared between March and May 2009 (Figs. 6l-n). Mean CW was largest in January 2009 ( $1.05 \pm 0.07$ ), when the frequency of recruits in the upper size classes was highest (Fig. 6j).

## DISCUSSION

Recruits of *U. cordatus* occurred predominantly in conspecific burrows, irrespective of the tidal gradient, strongly suggesting intraspecific facilitation. Furthermore, the number of recruits and small owner crabs was highest in the zone with intermediate inundation, which may provide advantages such as avoiding high predation rates in more inundated seaward areas and extreme environmental conditions in less frequently inundated landward areas. In the following we first discuss the temporal and spatial pattern of recruitment in *U. cordatus* in more detail and finish with demonstrating the relevance of the study for the management of *U. cordatus*.

### Temporal pattern of recruitment

The abundance of recruits was low throughout the entire year, even during the reproduction period, most likely reflecting the difficulty to find such small-sized cryptic specimens. The occurrence of recruits in the smallest size class with up to 2 mm carapace width between March and July reflects the multiple larval releases that occur each year between February and May in the study region (Schmidt et al. 2012). The zoea larvae, which are released into estuarine waters at spring tides, develop offshore and take about one month to develop to megalopae and to re-invade the estuarine environment to settle (Diele, 2000). First instar crabs with an initial CW ranging between 1.37 to 1.55 mm had reached a size of approx. 2 mm after 1 month in the laboratory and 7.83 to

11.53 mm after 6 months (Diele and Koch, 2010a), which closely agrees with our field findings: for example, the last recruits in the smallest size class were found in July 2008, all of them with a CW of 2 mm. These two- or third instar stages had probably metamorphosed to crab one month earlier and had been released yet another month earlier, in May. Recruits grew throughout the year as indicated by the increase in frequency in upper size classes, and a new cohort of recruits appeared in March 2009 as indicated by the distinct drop in mean recruit size. All recruits in the smallest size class found in March 2009 had a CW of 1.5 mm. This suggests that they were recently settled first instar crabs (see Diele and Koch 2010a), originating from the larval release in February, the first larval release event in that year.

### **Recruitment in relation to conspecific bioturbation**

In this study we confirmed the hypothesis raised by Schmidt and Diele (2009) that *U. cordatus* recruits settle more often in conspecific burrows than in non-bioturbated areas. Laboratory experiments showed that chemical cues emitted by conspecifics, independently of gender, induce settlement and enhance survivorship of *U. cordatus* megalopae (Diele and Simith, 2007; Simith and Diele, 2008). The concentration of these cues is certainly higher inside conspecific burrows than outside. Such habitat-specific recruitment may be considered an example of commensalistic (+,0) facilitation (see review of Stachowicz, 2001), as it does not cause any harm to the hosting owner and provides at least 3 advantages for the co-inhabiting recruit. Firstly, it can be

assumed that food is more abundant inside crab burrows than on the outside. Crab burrows increase the passive deposition and settlement of meiofauna organisms (DePatra and Levin, 1989; Botto and Iribarne, 1997) which are eaten by juvenile *U. cordatus* (Diele and Koch, 2010b). Larger recruits can also feed on shredded plant matter resulting from sloppy feeding of burrow owners (Diele and Koch, 2010b), but may not yet be able to collect leaves themselves and shred them. A second advantage is that conspecific burrows provide refuge from predators (Bliss, 1979; Warren, 1990; Luppi et al., 2002), particularly when closed by plugs. In addition, the presence of the hosting owner defending its burrow indirectly protects the co-inhabitants. Finally, burrows provide shelter against extreme conditions of temperature and humidity (Powers and Cole, 1976; Eshky et al., 1995; Chan et al., 2006). Juveniles in particular are less tolerant to environmental extremes than adults (Wolcott and Wolcott, 1988) and their comparably larger body surface area make them more susceptible to desiccation (Diele, 2000). Similar findings from other species, e.g. *Neosarmatium meinerti* (Emmerson, 2001), *Neohelice granulata* (Luppi et al., 2002) and *Cardisoma carnifex* (Vannini et al., 2003) suggest that recruits co-inhabiting burrows of larger conspecifics may be common in semi-terrestrial crabs.

The size at which *U. cordatus* recruits begin to live independently varies, as indicated by the overlap in the size-frequency distribution of co-inhabitants and free-living crabs. The largest co-inhabitant had a CW of 2.2 cm, a size similar to that found by Schmidt and Diele (2009). It is likely that competition with the owner crab eventually forces co-inhabitants to leave the conspecific burrow. As



the smallest hosting owners had a CW of 1.7 cm (see also Schmidt and Diele, 2009) and thus were smaller than the largest co-inhabitants, it is possible that crabs beginning an independent life may soon host recruits of subsequent cohorts. This assumption is in accordance with the results of a recent study that showed that the odour emitted by *U. cordatus* juveniles (from 0.15 cm CW) triggers megalopal settlement as does the odour of adults (Simith et al., Unpublished results). Most hosting owner burrows were co-inhabited by only one recruit, which was also observed by Schmidt and Diele (2009). The higher occurrence of co-inhabitants in the roof, plug and entrance, than in the floor of the burrow, as well as the higher occurrence of free-living recruits in mounds than in smooth surface or under wooden stick, indicate that recruits prefer a higher micro topography. As will be discussed below, more elevated areas are subjected to a shorter time of inundation and therefore are less exposed to predators.

### **Recruitment in relation to environmental gradients**

At our study site, both recruits and small hosting owners were most common in subarea 4, which we therefore name “recruitment zone”. We argue that the lower limit of the recruitment zone is set by biotic processes while the upper limit is set by physical processes, similar to the pattern typical for most intertidal zones (Connell, 1972). The definition of the upper landward limit of the *U. cordatus* recruitment zone is certainly linked to the adverse conditions of the transition to the hinterland: The higher consistency of sandy sediment hampers

burrow excavation, high luminosity and temperature increase desiccation and unstable salinity and low pH may impose physiological limitations. Only few trees grow in the rarely inundated upper zone which restricts litter fall and thus the food supply of the crabs. Below the lower seaward limit of the recruitment zone, fish species such as *Bairdiella ronchus*, *Genidens genidens* and *Centropomus parallelus* (Costa et al., 2009) have more time to prey upon *U. cordatus* recruits. Interspecific competition with the abundant fiddler crabs in this zone seems unlikely since *Uca* species are also abundant in the recruitment zone of *U. cordatus* and feed on sediment deposits, rather than meiofauna, which is consumed by *U. cordatus* recruits (Diele and Koch, 2010b). Intraspecific competition does not seem to be important either, since recruits inhabit burrows of conspecific adults. However, once crabs start to dig their own burrows and begin to feed on litter, intraspecific competition should increase. Competition for resources as food and space triggers the movement of *U. cordatus* crabs from areas with high burrow density to areas with lower burrow density (Piou et al., 2007). We therefore assume that, as crabs grow, their action radius increases and so does intraspecific competition, which forces them to move from the recruitment zone to the more inundated zone. Once in the most flooded zone, crabs achieve better environmental conditions for growth, which probably outweigh the risk of predation. In fact, we found that larger crabs preferentially inhabit the more inundated zone (see also Diele et al. 2005, Piou et al. 2007, Schmidt et al. 2009). This zone is characterized by tall *R. mangle* and thus abundant leaf litter as food, muddy sediment which is less compact and thus easier to burrow in, a dense canopy creating shadow and

thus lower temperatures, a more stable salinity due to lower evaporation and terrestrial drainage and a less acid pH due to a higher pore water renewal through the nearby creek.

### **Proximate causes of higher recruit numbers in the “recruitment zone”**

The proximate cause of higher recruit numbers in the intermediate zone is still unclear. On the one hand it may simply mirror the higher number of conspecific burrows and thus increased microhabitat availability in this zone, compared to the adjacent zones. On the other hand it may also be due to otherwise more favorable environmental conditions in the intermediate zone, as discussed above, or a combination of both factors. Furthermore it is still unknown whether the identified recruitment zone is the result of active larval choice, or whether larvae settle homogeneously across the entire tidal gradient, followed by asymmetric post-settlement survival of the recruits resulting in the observed spatial pattern of recruitment. We will now experimentally test whether *U. cordatus* larvae preferentially settle in the zone with intermediate inundation, or whether they settle irrespective of the inundation regime, responding primarily to the availability of conspecific burrows.

### **Implication for management**

There is growing interest to enhance *U. cordatus* stocks through the release of laboratory-cultivated megalopae and juveniles in coastal zones impacted by pollution or fungal infections, causing massive crab mortalities (Cottens, 2008; Ventura et al., 2010). Our study indicates that a suitable site for the introduction of megalopae and recruits of *U. cordatus* would be inside conspecific burrows located in intermediate inundation areas. However, prior to any initiative, it should be ascertained whether natural recruitment is at all a limiting factor for the recovery of a specific stock and whether the potential benefits of the enhancement can outweigh the potential risk of introducing pathogens associated with laboratory cultivations. Hence, natural recruit densities should first be determined, which will be facilitated in the future given that the habitat of the young recruits is now known.

### **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank staff and volunteers of CEPENE / ICMBio - Caravelas, coordinated by Ulisses Scofield. Special thanks to J.B.G. de Jesus for help in the field. This work is part of the PhD thesis of A.J. Schmidt., supported by CAPES (Brazil), DAAD (Germany) and Projeto Manguezal / CEPENE – Caravelas (sponsored by Fibria). K.Diele received funding from the MASTS pooling initiative (The Marine Alliance for Science and Technology for Scotland) and the support is gratefully acknowledged. MASTS is funded by the Scottish Funding Council (grant reference HR09011) and contributing institutions.

## REFERENCES

- Alves, R.R.N., Nishida, A.K., Hernández, M.I.M., 2005. Environmental perception of gatherers of the crab “caranguejo-uçá” (*Ucides cordatus*, Decapoda, Brachyura) affecting their collection attitudes. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 1, 10. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1289291/>.
- Bertness, M.D., 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology* 70, 257–268.
- Bertness, M.D., Gaines, S.D., Stephens, E.G., Yund, P.O., 1992. Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 156, 199–215.
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78, 1976–1989
- Bertness, M.D., Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R., Ingraham, A.O., 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80, 2711–2726.
- Blankensteyn, A., Cunha-Filho, D., Freire, A.S., 1997. Distribuição, estoques pesqueiros e conteúdo protéico do caranguejo do mangue *Ucides cordatus* (L. 1763) (Brachyura, Ocypodidae) nos manguezais da Baía das Laranjeiras e adjacências, Paraná, Brasil. *Arq. Biol. Tecnol.* 40(2), 331–339.

- Bliss, D.E., 1979. From Sea to Tree: Saga of a Land Crab. *Amer. Zool.* 19, 385–410.
- Botto, F., Iribarne, O., 1999. Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal Lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241, 263–284.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological Theory. *Trends Ecol. Evol.* 18(3), 119–125.
- Carr, M., Syms, C., 2006. Recruitment. In: Allen, L.G., Pondella II, D.J, Horn, M.H. (Eds.). *The Ecology of Marine Fishes: California and Adjacent Areas*. University of California Press, Berkeley, pp. 411–427.
- Chan, B.K.K., Chan, K.K.Y., Leung, P.C.M., 2006. Burrow architecture of the ghost crab *Ocypode ceratophthalma* on a sandy shore in Hong Kong. *Hydrobiologia* 560, 43–49.
- Christy, J.H., 1982. Burrow structure and use in the sand fiddler crab, *Uca pugilator* (BOSEC). *Anim. Behav* 30, 687–694.
- Connell, J.H., 1972. Community Interactions On Marine Rocky Intertidal Shores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 169–192.
- Costa, P.V., Silva, U.A.T, Ventura, R., Ostrensky, A., Angelo, L., 2009. Fish predation on brachyuran larvae and juveniles in the Pinheiros river, Guaratuba Bay, Paraná, Brazil. *Zoologia* 26(2), 231–240.

- Cottens, K.F., Silva, U.A., Ventura, R., Wandbruck, G., Ostrensky, A., 2008. Sobrevivência e desenvolvimento das larvas de *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) produzidas em laboratório sob diferentes densidades. In: Cyrino, J.E.P., Furuya, W.M., Ribeiro, R.P., Scorvo-Filho, J.D. (Eds.), AquaCiência 2008 – Tópicos especiais em biologia aquática e aquicultura III, Sociedade Brasileira de Aquicultura e Biologia Aquática, Maringá, pp. 321–328.
- Cunha, S.R., Nascimento, J., Lima, G.B., Zacharjasiewicz, G., Crestani, D.E.V., Mafra Jr., L.L., Pazeto, F.D., Sant'anna, F. & Costa, C.S.B., 1999. Distribuição e biomassa de macroalgas em um manguezal da Baía da Babitonga, SC: resultados preliminares. Notas Téc. Facimar 3, 1–15.
- Cunha, S.R. & Costa, C.S.B., 2002. Gradientes de salinidade e frequência de alagamento como determinantes da distribuição e biomassa de macroalgas associadas a troncos de manguezais na Baía de Babitonga, SC. Notas Téc. Facimar 6, 93 – 102.
- De Geraldes, M.G., De Calventi, I.B., 1983. Estúdios experimentales para el mantenimiento em cautiverio del cangrejo *Ucides cordatus*. Ciencia Interamericana 23, 41–53.
- DePatra, K.D., Levin, L.A., 1989. Evidence of the passive deposition of meiofauna into fiddler crab burrows J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 125, 173–192.
- Diele, K., 2000. Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté estuary, North Brazil, ZMT Contribution 9, Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), Bremen.

- Diele, K., Koch, V., Saint-Paul, U., 2005. Population structure, catch composition and CPUE of the artisanally harvested mangrove crab *Ucides cordatus* (Ocypodidae) in the Caeté estuary, North Brazil: Indication for overfishing? *Aquat. Living. Resour.* 18, 169–178.
- Diele K., Simith, D.J.B., 2007. Effects of substrata and conspecific odour on the metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 348,174–182.
- Diele, K., Araújo, A.R.R., Glaser, M., Salzmänn, U., 2010. Artisanal Fishery of the Mangrove Crab *Ucides cordatus* (Ucididae) and First Steps Toward a Successful Co-Management in Bragança North Brazil. In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (Eds.) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*, Ecological Studies 211, Springer-Verlag, Berlin, pp. 297–296.
- Diele, K. & Koch, V., 2010a. Growth and mortality of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in north Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 395, 171–180.
- Diele, K. & Koch, V., 2010b. Comparative Population Dynamics and Life Histories of North Brazilian Mangrove Crabs, Genera *Uca* and *Ucides*. In: Saint-Paul, U., Schneider, H. (Eds.) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*, Ecological Studies 211, Springer-Verlag, Berlin, pp. 275–283.
- Dittmann, S., 1996. Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, 119–130.



- Emmerson, W.D., 2001. Aspects of the population dynamics of *Neosarmatium meinerti* at Mgazana, a warm temperate mangrove swamp in the East Cape, South Africa, investigated using an indirect method. *Hydrobiologia* 449(1–3), 221–229.
- Eshky, A.A., Atkinson, R.J.A., Taylor, A.C., 1995. Physiological ecology of crabs from Saudi Arabian mangrove. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126, 83–95.
- Gallagher, E.D., Jumars, P.A., Trueblood, D.D., 1983. Facilitation of Soft-Bottom Benthic Succession by Tube Builders. *Ecology* 64 (5), 1200–1216.
- Gascoigne, J.C., Beadman, H.A., Saurel, C., Kaiser, M.J., 2005. Density dependence, spatial scale and patterning in sessile biota. *Oecologia* 145, 371–381.
- Glaser, M., Diele, K., 2004. Asymmetric Outcomes: Assessing Central Aspects of the Biological, Economic and Social Sustainability of Mangrove Crab Fishery, *Ucides cordatus* (OCYPODIDAE), in North Brazil. *Ecol. Econ.* 49, 361–373.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946–1957.
- Keough, M.J., Barbara, J.D., 1982. Recruitment of Marine Invertebrates: The Role of Active Larval Choices and Early Mortality. *Oecologia* 54(3), 348–352.

- Kristensen, E., 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. *J. Sea Res.* 59, 30–43.
- Leslie, H.M., 2005. Positive Intraspecific Effects Trump Negative Effects in High-Density Barnacle Aggregations. *Ecology* 86(10), 2716–2725.
- Luppi, T.A., Spivak, E.D., Anger, K., Valero, J.L., 2002. Patterns and Processes of *Chasmagnathus granulata* and *Cyrtograpsus angulatus* (Brachyura: Grapsidae) Recruitment in Mar Chiquita Coastal Lagoon, Argentina. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 55, 287–297.
- Nordhaus, I., Wolff, M. & Diele, K., 2006. Litter processing and population food intake of the mangrove crab *Ucides cordatus* in a high intertidal forest in northern Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 239–250.
- Nordhaus, I., Diele, K., Wolff, M., 2009. Activity patterns, feeding and burrowing behaviour of the crab *Ucides cordatus* (Ucididae) in a high intertidal mangrove forest in North Brazil. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 374, 104–112.
- Oliveira, E.C., 1984. Brazilian Mangal Vegetation with Special Emphasis on the Seaweeds. In: Por, F.D., Dor, I. (Eds), *Hydrobiology of the Mangal*, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 55–65.
- Orélis-Ribeiro, R., Boeger, W.A., Vicente, V.A., Chammas, M. & Ostrensky, A., 2010. Fulfilling Koch's postulates confirms the mycotic origin of Lethargic Crab Disease. *Anton. Leeuw. Int. J. G.* 99(3), 601–608.

- Piou, C., Berger, U., Hildenbrandt, H., Grimm, V., Diele, K., D'Lima, C., 2007. Simulating cryptic movements of a mangrove crab: Recovery phenomena after small scale fishery. *Ecol. Model.* 205, 110–122.
- Powers, L.W., Cole, J.F., 1976. Temperature Variation in Fiddler Crab Microhabitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 21, 141–157.
- Rius, M., McQuaid, C.D., 2009. Facilitation and competition between invasive and indigenous mussels over a gradient of physical stress. *Basic Appl. Ecol.* 10, 607–613.
- Rützler, K., Feller, C., 1999. Ecosistemas de Manglar. in: Yáñez-Arancibia, A. & Lara-Domínguez, A.L. (Eds.), *Ecosistemas de Manglar en América Tropical*, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, pp. 39–49.
- Santos, C.M.H., Pinheiro, M.A.A., Hattori, G.Y., 2009. Orientation and external morphology of burrows of the mangrove crab *Ucides cordatus* (Crustacea: Brachyura: Ucididae). *J. Mar. Assoc. Biol. U.K.* 89(6), 1117–1123.
- Schmidt, A.J., Oliveira, M.A., Souza, E.P., May, M., Araújo, S.M.B., 2008a. Relação entre abertura de galeria e comprimento de cefalotórax do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA). *Bol. Téc. Cient. CEPENE* 16(1), 56–58.
- Schmidt, A.J., Theil, C.M.I., Galli O.B.S., 2008b. Estudos preliminares sobre efeitos de uma mortalidade em massa em uma população de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (CRUSTACEA, DECAPODA,

- BRACHYURA), em Caravelas (Bahia - Brasil). Bol. Téc. Cient. CEPENE 16(1), 43–49.
- Schmidt, A.J. & Diele, K., 2009. First field record of mangrove crab *Ucides cordatus* (Crustacea: Decapoda: Ucididae) recruits co-inhabiting burrows of conspecific crabs. *Zoologia* 26(4), 792–794.
- Schmidt AJ, MA Oliveira, EP Souza, M May & SMB Araújo. 2009. Estudo comparativo da dinâmica populacional de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA), em áreas afetadas e não afetadas por uma mortalidade em massa no Sul da Bahia, Brasil. Bol. Téc. Cient. CEPENE 17(1), 41–64.
- Schmidt, A.J., Bemvenuti, C.E., Diele, K., 2012. Effects of Geophysical Cycles on the Rhythm of Mass Mate-Searching of a Harvested Mangrove Crab. *Anim. Behav.*, In Press.
- Simith, D.J.B., Diele, K., 2008b. Metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Effects of interspecific versus intraspecific settlement cues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 362, 101–107.
- Smith III, T.J., Boto, K.G., Frusher, S.D. & Giddins, R.L., 1991. Keystone species and mangrove forest dynamics: the influence of burrowing by crabs on soil nutrient status and forest productivity. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 33, 419–432.
- Stachowicz, J.J., 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51, 235–246.

- Tamaki, A., Ingole, B. 1993. Distribution of Juvenile and Adult Ghost Shrimps, *Callinassa japonica* Ortmann (Thalassinidea), on an Intertidal Sand Flat: Intraspecific Facilitation as a Possible Pattern-Generating Factor. *J. Crustacean Biol.* 13(1), 175–183.
- Thrush, S.F., Pridmore, R.D., Hewitt, J.E., Cummings, V.J., 1992. Adult infauna as facilitators of colonization on intertidal sandflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 159, 253–265.
- Underwood, A.J., 1997. *Experiments in Ecology*, fourth ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vannini, M., Cannicci, S., Berti R., Innocenti, G., 2003. *Cardisoma carnifex* (BRACHYURA): where have all the babies gone? *J. Crustacean Biol.* 23(1), 55–59.
- Ventura, R., Silva, U.A.T., Ostrensky, A., Cottens, K., Perbiche-Neves, G., 2010. Survival of *Ucides cordatus* (Decapoda: Ocypodidae) megalopae during transport under different conditions of density and duration. *Zoologia* 27(6), 845–847.
- Warren, J.H., 1990. Role of burrows as refuges from subtidal predators of temperate mangrove crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67, 295–299.
- Wolcott, T.G., Wolcott, D.L., 1988. When limiting factors aren't: Lessons from land crabs. In: Chelazzi, G., Vannini, M. (Eds.), *Behavioural adaptations to intertidal life*, NATO ASI Series, Plenum Press, New York, pp. 135–151.

## FIGURES

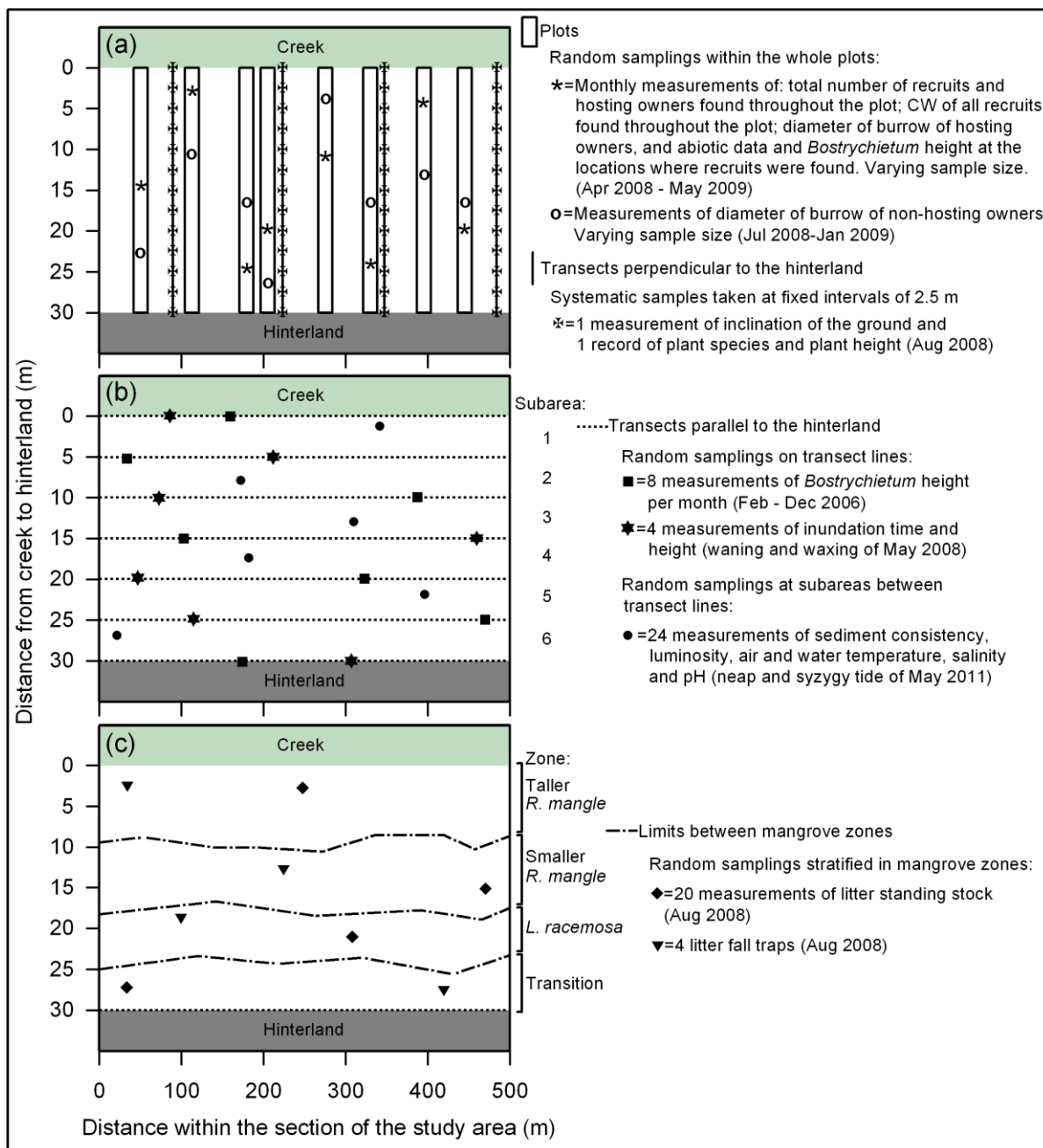


Figure 1 – Sampling design. Each marker represents a measurement or a set of measurements. (a) Plots for sampling *U. cordatus* crabs and parameters in the places where they were found; and transects for drawing the zonation profile of the area. (b) Transects for measuring *Bostrychietum* band height, inundation height and inundation time; and subareas between transects for measuring of abiotic parameters. (c) Mangrove zones where litter standing stock and litter fall was measured.

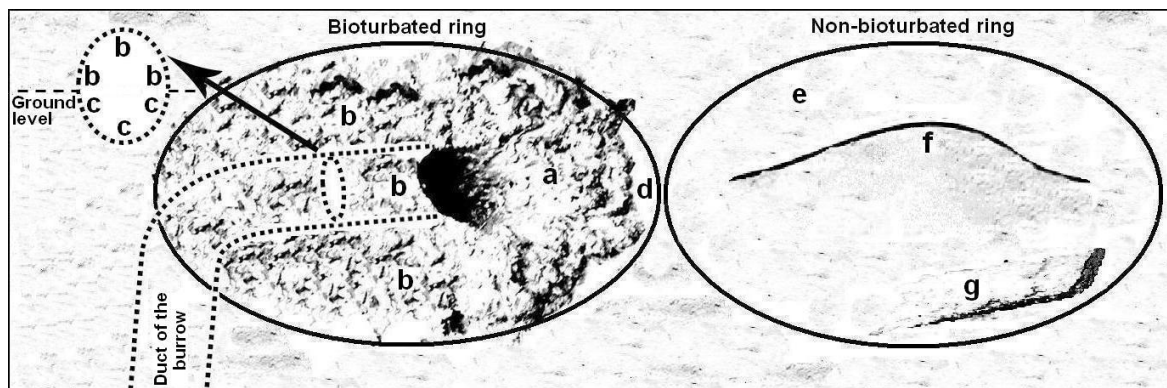


Figure 2 – Sampling of *U. cordatus* recruits. Black circles: Metal rings placed on the sediment surface, either around a conspecific burrow (“bioturbated ring”) or on sediment not bioturbated by *U. cordatus* (“non-bioturbated rings”). Dashed line: Burrow duct and cross-section of the duct. A typical burrow duct of *U. cordatus* first runs horizontally below the sediment, often indicated by a slightly domed surface, until curving down and descending steeply. Letters indicate places where recruits were found. Bioturbated rings: (a) entrance area of burrow, (b) roof of horizontal duct, (c) floor of horizontal duct (see cross-section) and (d) smooth sediment surface. Non-bioturbated rings: (e) smooth sediment surface, (f) sediment mound (g) sediment under wooden sticks.

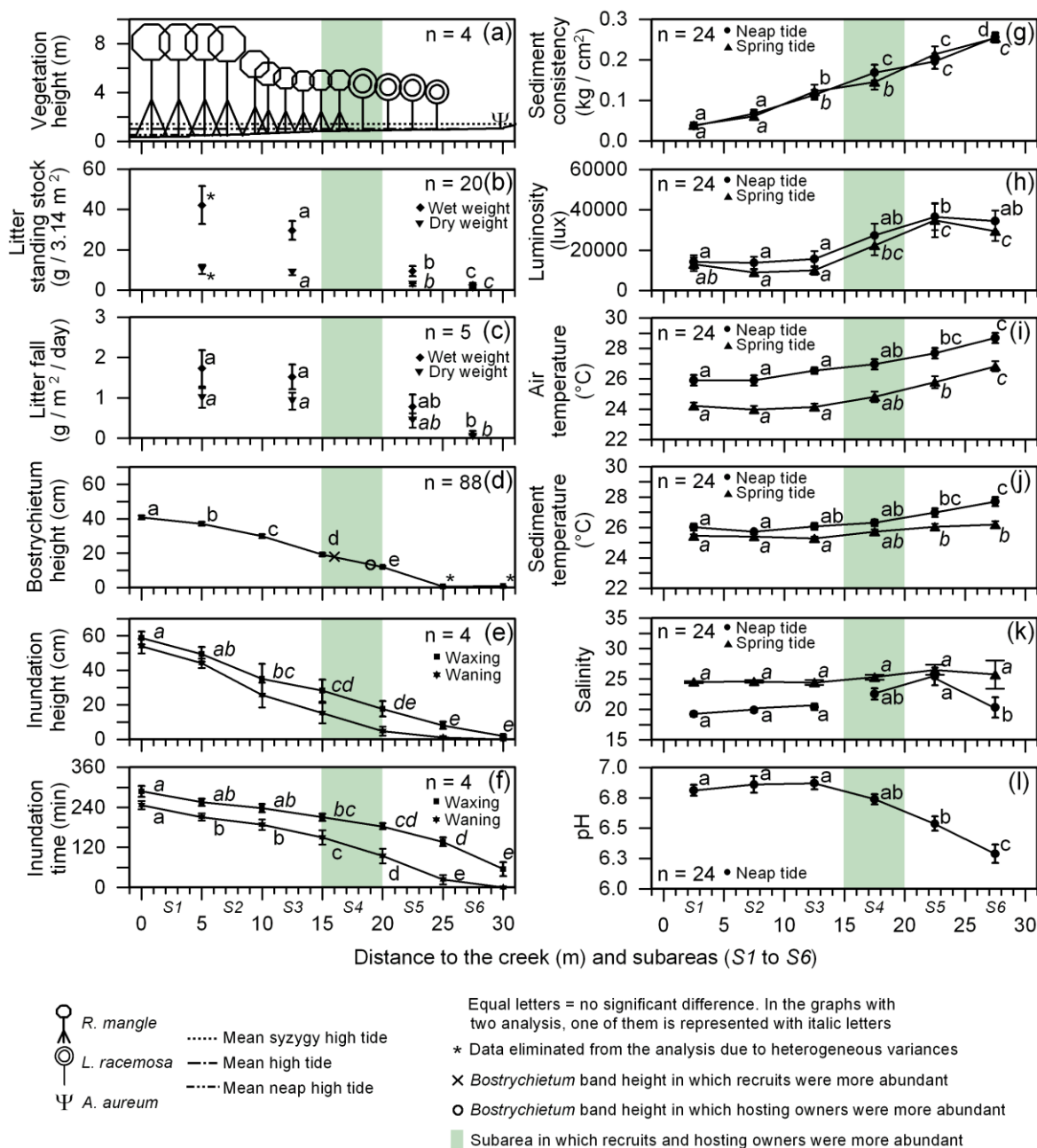


Figure 3 – Biotic and abiotic gradients in the study area. (a) Ground profile, vegetation zonation and inundation levels; (b, c) litter standing stock and litter fall in the zones of taller *R. mangle*, shorter *R. mangle*, *L. racemosa* and at the transition to hinterland; (d) *Bostrychietum* band height measured every five meters along the profile; (e, f) inundation height and time measured every five meters along the profile at waxing and waning moon; (g, h, i, j, k, l) sediment consistency, luminosity, air temperature, sediment temperature, salinity and pH, respectively, measured in the six subareas, at neap and spring tides.



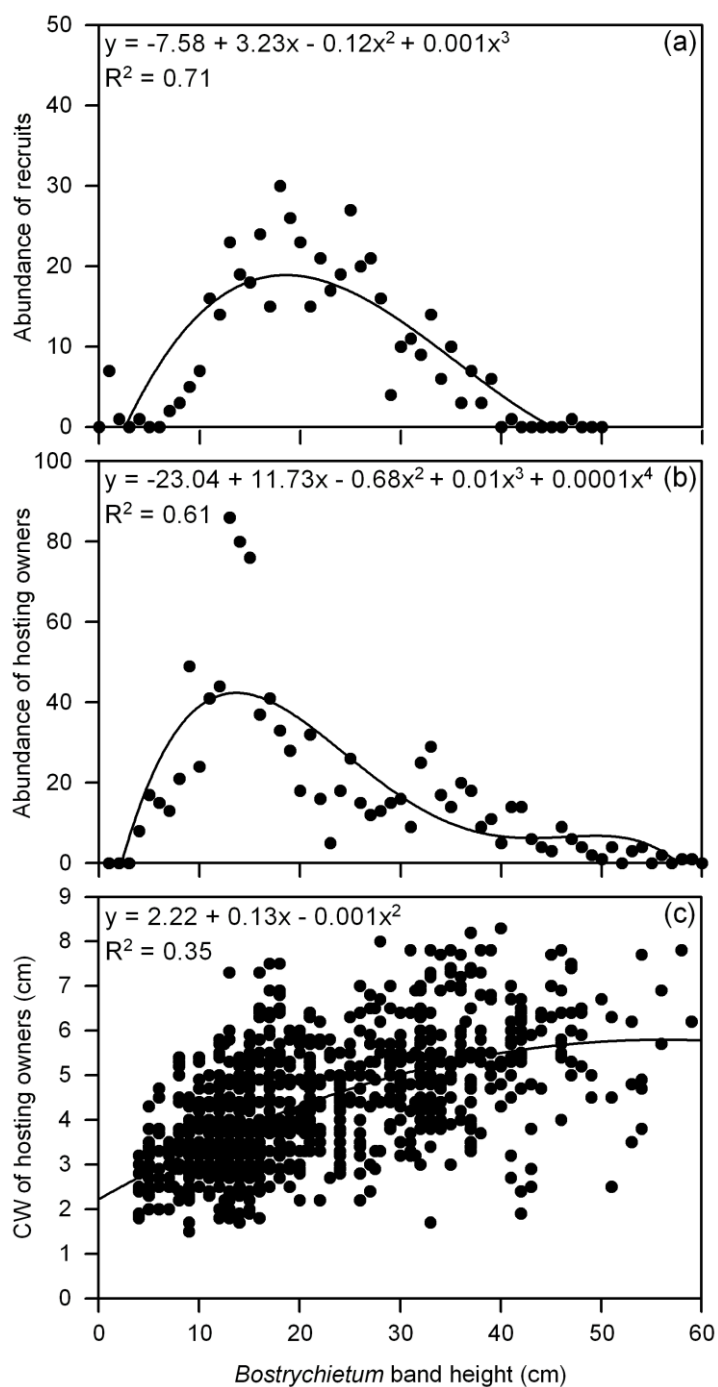


Figure 4 – Polynomial regressions of the dependent variables (a) abundance of *U. cordatus* recruits (co-inhabitants and free-living), (b) abundance of hosting owners and (c) carapace width of hosting owners in relation to the *Bostrychietum* band height measured at the place where the respective crab had been sampled.

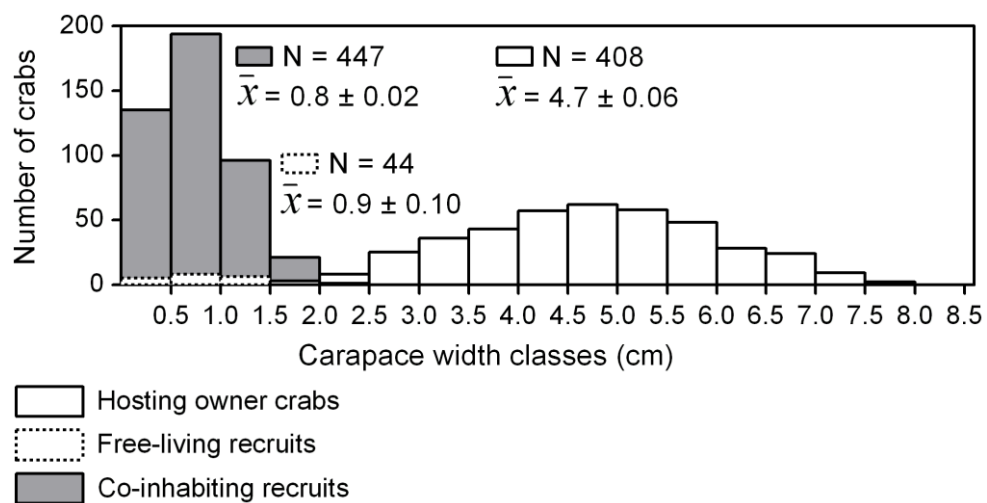


Figure 5 – Size frequency distribution, means and standard errors of *U. cordatus* hosting owner crabs, free-living recruits and co-inhabiting recruits found between April 2008 and May 2009.

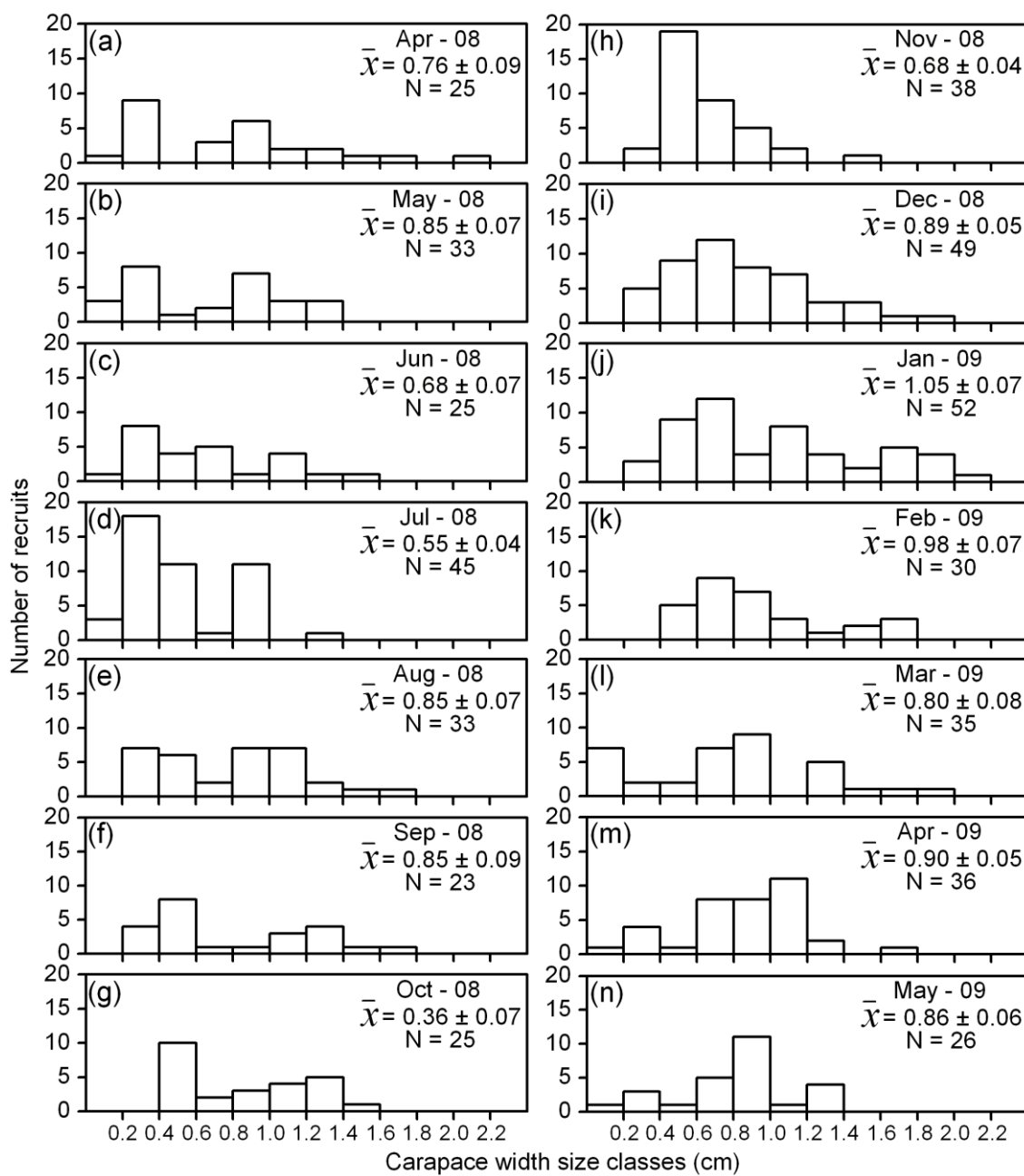


Figure 6 – Monthly size frequency distributions of *U. cordatus* recruits, (co-inhabitants and free-living) between April 2008 and May 2009 (means and standard errors).

## APÊNDICE IV

**SOBRE A DEFINIÇÃO DA ZONA DE APICUM E A SUA IMPORTÂNCIA  
ECOLÓGICA PARA POPULAÇÕES DE CARANGUEJO-UÇÁ, *Ucides  
cordatus***

Schmidt, A. J.; Bemvenuti; C. E., Diele, K.

(artigo aceito no periódico Boletim Técnico-Científico do CEPENE)



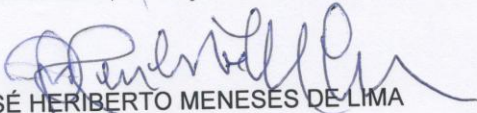
MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE  
INSTITUTO BRASILEIRO DO MEIO AMBIENTE E DOS RECURSOS NATURAIS RENOVÁVEIS  
CENTRO DE PESQUISA E GESTÃO DE RECURSOS PESQUEIROS DO  
LITORAL NORDESTE

Da: Comissão Editorial do Boletim Técnico-Científico do CEPENE  
Para: Anders Jensen Schmidt

### DECLARAÇÃO

Declaro para os devidos fins que o trabalho intitulado "SOBRE A DEFINIÇÃO DA ZONA DE APICUM E A SUA IMPORTÂNCIA ECOLÓGICA PARA POPULAÇÕES DE CARANGUEJO-UÇÁ, *Ucides cordatus*", de autoria de Anders Jensen Schmidt, tendo como co-autores Carlos Emílio Bemvenuti e Karen Diele, foi aceito pela Comissão Editorial do Boletim Técnico Científico do CEPENE, encontrando-se sob revisão, com vistas a sua publicação.

Tamandaré, 12 de julho de 2010

  
JOSÉ HERIBERTO MENESES DE LIMA  
Editor Chefe

**SOBRE A DEFINIÇÃO DA ZONA DE APICUM E A SUA IMPORTÂNCIA  
ECOLÓGICA PARA POPULAÇÕES DE CARANGUEJO-UÇÁ, *Ucides  
cordatus* (LINNAEUS, 1763)**

Anders Jensen Schmidt<sup>1</sup>

Carlos Emílio Bemvenuti<sup>2</sup>

Karen Diele<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup>Doutorando em Oceanografia Biológica da FURG, Bolsista da CAPES; Biólogo do Projeto Manguezal / Base Avançada do CEPENE em Caravelas – BA; andersmangue@gmail.com

<sup>2</sup>Professor do Instituto de Oceanografia da Universidade Federal do Rio Grande - FURG

<sup>3</sup>Edinburgh Napier University, School for Life, Sport and Social Sciences, Edinburgh, EH11 4BN, UK

<sup>4</sup>Leibniz Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany

## RESUMO

Existem controvérsias sobre a nomenclatura e delimitação da zona de transição entre o manguezal e a terra-firme, comumente conhecida por apicum. Esta zona vem sendo ocupada por atividades como carcinicultura e extração de sal e pouco se sabe ainda a respeito dos seus impactos sobre a biota do manguezal. O presente estudo caracterizou quanto a vegetação e parâmetros abióticos 6 padrões de zonação de manguezal, incluindo suas zonas de transição, e determinou a distribuição espacial do caranguejo-uçá *Ucides cordatus* ao longo das zonas. Dada à variabilidade dos padrões de zonação identificados e a impossibilidade de sua perfeita definição baseada nas nomenclaturas existentes, propõe-se que os chamados “apicuns” e “salgados” devam ser considerados um tipo particular de “manguezal herbáceo” que, junto com as feições, “lavado”, “manguezal arbóreo” e “ecótono arbustivo” constituem o ecossistema manguezal. Foi observado que o recrutamento de *U. cordatus* ocorre próximo ao limite entre o manguezal arbóreo e herbáceo. O aumento do nível médio relativo do mar implicaria no deslocamento da zona de recrutamento em direção a terra-firme e qualquer obstáculo irá comprometer este processo. Portanto, para que a renovação dos estoques de caranguejos não seja impedida e para evitar impactos socioeconômicos negativos sobre as populações tradicionais dependentes deste recurso pesqueiro, a ocupação de zonas de manguezal herbáceo por empreendimentos econômicos não deve ser permitida.

**Palavras-chave:** carcinicultura, distribuição espacial, elevação do nível do mar, manguezal, planície hipersalina.

## ABSTRACT

### **On the definition of the “apicum” zone and its ecological importance for populations of the mangrove crab *Ucides cordatus***

There are controversies over the nomenclature and delimitation of the transition zone between mangrove and upland, commonly known as apicum. This zone has been occupied by activities such as shrimp farming and salt mining and it is not well known yet their impacts on the mangrove biota. The study described the vegetation and abiotic parameters of 6 mangrove zonation patterns, including their transition zones, and determined the spatial distribution of the mangrove crab *Ucides cordatus* along the zones. Given the variability of zonation patterns and the impossibility of their perfect definition based on existing nomenclatures, it is proposed that the so-called "apicuns" and "salgados" must be considered a particular type of "herbaceous mangrove" which, together with the “mud flat”, "arboreous mangrove" and the "shrubby ecotone", forms the mangrove ecosystem. It was observed that the recruitment of *U. cordatus* occurs near the boundary between the arboreous and herbaceous mangrove. The increase in the mean relative sea level would result in displacement of the recruitment zone toward the upland and any obstacle will hamper this process. Therefore, to avoid the obstruction of the renewal of the stocks of crabs and to avoid negative socioeconomic impacts on traditional populations dependent on this fishery resource, the occupation of herbaceous mangrove zones for economic undertakings should not be allowed.

**Keywords:** mangrove, sea level rise, shrimp farming, spatial distribution, salt flat



## INTRODUÇÃO

O manguezal apresenta zonas bem definidas cuja existência pode ser explicada principalmente por fatores geomorfológicos (ex. erosão e progradação), fatores climáticos (ex. pluviosidade e drenagem terrestre) e por gradientes físico-químicos (ex. inundação e salinidade) (SMITH III, 1992; WOODROFFE, 1992). Particularmente, a zona menos inundada do manguezal, na transição para terra-firme, é normalmente desprovida de vegetação arbórea. A nomenclatura utilizada para esta zona de transição é um típico caso em que um nome popular sobrepuja um nome científico. No Brasil, esta zona é comumente chamada de “apicum”, termo derivado da palavra “apecu”, originária da língua indígena Tupi e que significa “língua de areia” ou “coroa de areia” (SILVA, 1965; BUENO, 1983; CUNHA, 1999). Em alguns locais o apicum também é conhecido como “salgado”. O termo indígena apicum se tornou tão consagrado que hoje é foco de polêmica até mesmo na legislação ambiental brasileira. Como quase todo nome popular, o termo apicum é interpretado de diferentes maneiras ao longo da costa brasileira, o que levou pesquisadores e legisladores a criarem suas próprias definições. Na literatura científica internacional, esta zona de transição é normalmente chamada de “salt flat” (SOARES, 2009; CHAVES et al., 2010), em geral traduzido por cientistas brasileiros como planície hipersalina (COELHO-JR, 2010; CHAVES et al., 2010). Ambos os nomes são uma referência à alta salinidade da água intersticial que, em muitas localidades, ocorre nesta zona devido à evaporação da água remanescente no substrato após a preamar de sizígia, aliada a uma baixa pluviosidade. No Brasil, o termo popular indígena é frequentemente

utilizado tecnicamente, e pesquisadores e legisladores, também adotaram a alta salinidade como uma característica dos apicuns (UCHA; HADLICH; CELINO, 2008; HADLICH; UCHA; CELINO, 2008; BRASIL, 2012), apesar do significado original desta palavra (SILVA, 1965; BUENO, 1983; CUNHA, 1999) e a percepção da população tradicional (PELLEGRINI, 2000; DE JESUS; HADLICH, 2009) não fazerem menção a esta particularidade. Os limites de inundação pela maré também vêm sendo utilizados como um critério. Maciel (1991) propõe que os limites da zona de apicum são estabelecidos pelo nível médio das preamares de sizígia (limite inferior) e o nível das preamares de sizígia equinociais (limite superior). Outros autores (SOARES et al., 2008; SOARES, 2009) adotam o conceito de Hutchings & Saenger (1987) no qual o limite inferior da planície hipersalina coincide com o nível médio de preamar de quadratura. Soares (2008) ressalta que, na verdade, as florestas chegam a se estender até níveis um pouco acima desse limite, os quais são atingidos por marés mais altas de quadratura. Por sua vez, alguns pesquisadores se referem aos apicuns como “marismas tropicais”, definidos como planícies hipersalinas vegetadas por espécies herbáceas resistentes ao sal, que ocorrem em áreas alagadas apenas duas vezes por mês, por marés de sizígia (COSTA et al., 2009). Mais recentemente os termos apicum e salgado, para muitos considerados sinônimos (MACIEL, 1991; NASCIMENTO, 1999; SCHAEFFER-NOVELLI, 1999; SCHMIDT, 2006; SCHAEFFER-NOVELLI et al., 2012), passaram a ter diferentes significados no Substitutivo do Senado ao Projeto de Lei da Câmara nº 30, de 2011 (nº 1.876, de 1999, na Casa de origem) (BRASIL, 2012) que dispõe sobre a proteção da vegetação nativa. De acordo

com esta proposta de instrumento legal, “salgado ou marismas tropicais hipersalinos” são “áreas situadas em regiões com frequências de inundações intermediárias entre marés de sizígias e de quadratura, com solos cuja salinidade varia entre 100 (cem) e 150 (cento e cinquenta) partes por 1.000 (mil), onde pode ocorrer a presença de vegetação herbácea específica”. Ainda, define apicum como “áreas de solos hipersalinos situadas nas regiões entre-marés superiores, inundadas apenas pelas marés de sizígias, que apresentam salinidade superior a 150 (cento e cinquenta) partes por 1.000 (mil), desprovidas de vegetação vascular”.

Apesar das incongruências quanto a sua definição e delimitação, a maior parte dos pesquisadores reconhece a importância ecológica do apicum e o considera uma feição ou compartimento do ecossistema manguezal (BIGARELLA, 1947; MACIEL, 1991; NASCIMENTO, 1999; SCHAEFFER-NOVELLI, 1999; PELLEGRINI, 2000; PORTUGAL 2002; SCHMIDT, 2006; SOARES, 2008; CHAVES et al., 2010; COELHO-JR, 2010; SCHAEFFER-NOVELLI et al., 2012), de modo que o mesmo deveria ser considerado uma Área de Preservação Permanente (ver instrumento legal supracitado). Talvez a maior importância do apicum esteja no fato dele poder impedir a redução da área ocupada pelos manguezais com o aumento do nível médio relativo do mar. É sabido que os apicuns chegaram a ser colonizados por espécies arbóreas quando o nível do mar era mais alto, o que é indicado por vestígios de matéria orgânica e conchas de ostras em camadas inferiores do substrato (NASCIMENTO, 1999; UCHA; HADLICH; CELINO, 2008; HADLICH; UCHA; CELINO, 2008). Ainda é discutido como se deu este antigo assoreamento do

manguezal. Bigarella (1947) propõe que o assoreamento do manguezal se dá pela deposição de areias finas (entre 0,062 e 0,125 mm) durante a preamar, enquanto os resultados de Ucha, Hadlich e Celino (2008) indicam que o sedimento arenoso é originário da erosão das encostas adjacentes. Atualmente, o aumento do nível médio relativo do mar é uma realidade na costa brasileira (MESQUITA, 2000; LARA et al., 2002; HARARI et al., 2004; SOARES, 2009; ) e observa-se uma tendência de expansão da área ocupada por espécies arbóreas do manguezal em direção a terra-firme, através da zona de apicum, em contraponto à erosão na margem na beira do canal (LEBIGRE, 1999; OLIVEIRA et al., 2000; PELLEGRINI, 2000; LARA et al. 2002; PORTUGAL, 2002; SOARES, 2009). Soares (2006) considera o apicum como uma zona tampão para a floresta contra mudanças geomorfológicas e hidrológicas. Os apicuns também estão conectados ao manguezal arbóreo pelo fluxo de nutrientes. Segundo Nascimento (1999), caranguejos do gênero *Uca*, ao escavarem galerias nos apicuns, removem o sedimento das camadas inferiores para a superfície, sendo seus nutrientes transportados para o manguezal adjacente pela drenagem da água da chuva. Similarmente, no sedimento de planícies hipersalinas australianas, foram identificadas espécies de cianobactérias fixadoras de nitrogênio, nutriente que pode ser lixiviado ou levado pela maré vazante para os manguezais adjacentes, enriquecendo-os (PALING; MCCOMB; PATE, 1989; PALING; MCCOMB, 1994; PALING; HUMPHREYS; MCCARDLE, 2003). O mesmo pode acontecer em manguezais brasileiros, visto que Schmidt (2006) identificou cianobactérias da família *Nostocacia* crescendo sobre troncos de mangues mortos em apicuns.

Apesar da importância dos apicuns, ainda existem relativamente poucos estudos que contribuam para a sua definição apropriada e para a determinação dos padrões de distribuição da biota ao longo desta zona. Esta carência tem dado margem a questionamentos feitos por indivíduos que defendem, fora da literatura científica, que o apicum não consiste numa zona do manguezal e que, portanto, poderia estar sujeito à exploração para atividades como carcinicultura e exploração de sal marinho. Zonas de apicum vêm sendo ocupadas por empreendimentos de carcinicultura e salinas em vários locais do Brasil (CREPANI; MEDEIROS, 2003; HADLICH; UCHA; CELINO, 2008; DE JESUS; HADLICH, 2009) gerando notórios impactos ecológicos e socioeconômicos (NASCIMENTO, 1999; SCHAEFFER-NOVELLI, 1999; PORTUGAL, 2002; MEIRELES, 2007; OLIVEIRA; MATTOS, 2007; ABREU et al., 2011; SCHAEFFER-NOVELLI et al., 2012). Uma espécie que potencialmente pode ser afetada por impactos sobre a zona de apicum é o caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763), cujo recrutamento (SCHMIDT; DIELE, 2009) ocorre em zonas menos inundadas do manguezal (DIELE, 2000; SCHMIDT, 2006; SCHMIDT; DIELE, 2009; SCHMIDT et al., 2009). Esta espécie apresenta grande importância socioeconômica no Brasil, particularmente para populações tradicionais de coletores (GLASER; DIELE, 2004); é uma espécie chave para o ecossistema manguezal, visto que consome grande parte da serapilheira dos mangues (NORDHAUS; WOLFF; DIELE, 2006) e teve seus estoques reduzidos por ocorrências de mortalidade em massa ao longo da costa brasileira (SCHMIDT, 2006; SCHMIDT; THEIL; GALLI, 2008a) ligadas a uma doença cujo

agente causador é o fungo *Exophiala cancerae* de Hoog, Vicente, Najafzadeh, Badali, Seyedmousavi & Boeger (ORÉLIS-RIBEIRO et al., 2011).

O presente estudo tem como objetivos: (i) caracterizar diferentes padrões de zonação do manguezal, incluindo sua zona de transição para terra-firme, presentes em Caravelas, Sul da Bahia; (ii) propor uma definição mais adequada das zonas do ecossistema manguezal; (iii) determinar a distribuição espacial do caranguejo *U. cordatus* ao longo dos padrões de zonação e (iv) discutir os possíveis impactos da ocupação da zona de transição sobre a população de *U. cordatus*.

## **ÁREA DE ESTUDO**

O estudo foi conduzido no estuário de Caravelas, extremo sul da Bahia (17°45'45.0, 039°13'48.0), que apresenta a maior parte dos manguezais protegidos pela Reserva Extrativista do Cassurubá. A temperatura média anual do ar é de 24°C, com valores mais baixos ocorrendo em julho (inverno austral: 21,9°C) e mais altos ocorrendo em fevereiro (verão austral: 26,3°C) (GOMES-SOBRINHO, 2008). A precipitação é mais alta em Novembro (195,3 mm) e mais baixa em Agosto (57,3 mm), apresentando valores intermediários em junho (83,1 mm) (GOMES-SOBRINHO, 2008). As marés são semidiurnas, com amplitudes entre 0,5 m e 2,5 m. O estuário é principalmente influenciado por águas oceânicas (LESSA; CIRANO, 2006). Estudos anteriores registraram salinidade média e temperatura da superfície da água de, respectivamente,

37,5 ± 0,19 e 29,4 ± 0,14°C, no verão, e 32,5 ± 1,86 e 23,0 ± 0,06 °C, no inverno (TRAVASSOS et al., 2006).

## **MÉTODOS**

Foram realizadas amostragens em 6 áreas de manguezal com cerca de 500 m de extensão na sua interface com a terra-firme: Terminal de Barcaças da Fibria, Rio das Salinas, Rio do Macaco, Rio Massangano, Sítio Francisca Lopes e Iate Clube. As áreas situam-se em diferentes partes do estuário, a cerca de 4 km umas das outras, e foram escolhidas por apresentarem padrões de zonação notoriamente diferentes. Cada área foi caracterizada quanto a extensão das zonas de vegetação, distribuição espacial de *U. cordatus*, disponibilidade de serapilheira, inundação pela maré e parâmetros abióticos.

### **Padrões de zonação vegetal**

Em janeiro de 2007, 3 transversais aleatórias, perpendiculares à linha de margem, foram demarcadas da parte mais interior do manguezal até a margem do canal. Ao longo das transversais as espécies vegetais presentes foram identificadas e sua altura estimada visualmente, permitindo a delimitação de zonas. A declividade foi medida com um inclinômetro digital com precisão de 0,1°, sendo tomadas medidas do ângulo de inclinação do terreno a cada 2,5 m. Para traçar o perfil de cada área levou-se em conta a média da altura estimada das árvores, extensão e declividade das zonas obtidas nas 3 transversais.

### **Distribuição espacial de *U. cordatus***

Em janeiro e fevereiro de 2007, em cada zona, foram demarcados aleatoriamente 4 parcelas de 2,5 x 2,5 m (6,25 m<sup>2</sup>). Dentro delas todas as aberturas de galeria de *U. cordatus* foram contadas e medidas. As medidas de abertura foram transformadas em valores de comprimento de carapaça e estes foram transformados em largura de carapaça, conforme Schmidt et al. (2008b).

### **Inundação pela maré**

Em março de 2007, durante a maré de sizígia de equinócio, a altura de inundação nas zonas das áreas de estudo foi estimada através de varas de madeira com vidros de 5 ml presos um sobre o outro, em espiral, mantendo uma distância de 1 cm entre as bordas. Após a preamar, a distância da superfície do substrato até a borda do vidro cheio mais acima foi medida, sendo considerado este o valor da inundação no local. Em cada zona foram instaladas 3 varas com vidros. Em 2008, foi calculado o período e altura de inundação das zonas durante a preamar média. Para tanto, primeiramente foi calculado com base na tábua de marés, a altura de preamar média anual (0,8 m, para Caravelas). Cada área teve a inundação pela maré monitorada durante uma preamar de 0,8 m de altura antes da sizígia e outra similar após a sizígia, sendo utilizados os valores médios destas duas estimativas. Para o monitoramento, foram estendidos 4 transversais aleatórias, da terra-firme ao canal. Em cada transversal, um observador ficou de plantão durante a maré enchente, registrando o horário em que a água atingia cada uma das zonas. No momento da preamar, em cada uma das zonas foram realizadas 5 medições



da altura da inundação com uma régua. Na maré vazante, os plantonistas registraram os horários em que cada uma das zonas ficou novamente exposta ao ar. Assim, a variável inundação consistiu no tempo em minutos que a zona ficou submersa durante um período de 12 h durante uma maré média anual.

### **Parâmetros abióticos**

Em junho de 2007, durante maré de quadratura, foram sorteados 3 pontos dentro de cada zona, onde foram cavados buracos até o afloramento da água em seu interior, cuja profundidade foi medida. A salinidade da água dentro do buraco foi medida com um refratômetro e, com um termômetro digital, mediu-se a temperatura da água, do sedimento na superfície e do ar. Em cada zona também foram sorteados quatro pontos nos quais a consistência do substrato foi medida com um penetrômetro.

### **Serapilheira disponível**

No dia 12 de fevereiro de 2008, quando a altura prevista de preamar foi equivalente a média anual (0,8 m, para Caravelas), foram realizadas estimativas do estoque de serapilheira utilizando um método adaptado de Nordhaus, Wolff e Diele (2006). Em cada uma das zonas, 20 galerias de *U. cordatus* foram marcadas aleatoriamente. Ao redor de cada abertura de galeria, em um raio de 1 m, foi coletada a serapilheira disponível na superfície da lama, sendo o peso úmido obtido com uma balança digital.

## **Análises estatísticas**

As médias de densidade populacional de caranguejos (indivíduos / m<sup>2</sup>), densidade comercial de caranguejos (indivíduos com largura de carapaça maior ou igual a 6 cm / m<sup>2</sup>), largura de carapaça (cm), serapilheira disponível (g / m<sup>2</sup>), período de inundação (minutos), consistência do substrato (kg / cm<sup>2</sup>), profundidade do lençol freático (cm), salinidade e temperatura (°C) foram comparadas com Análise de Variância Unifatorial seguida de Teste de Tukey (HSD). Quando necessário, as médias foram transformadas em raiz quadrada para homogeneização das variâncias. Todas as médias são apresentadas com seus respectivos valores de erro padrão.

## **RESULTADOS**

### **Padrões de zonação vegetal**

As seis áreas estudadas apresentaram padrões de zonação bem distintos, apesar de terem em comum uma tendência do aumento do porte da vegetação de terra-firme em direção ao canal, cujas margens sempre apresentaram uma zona de *Rhizophora mangle* L. (Figuras 1a a 6a). Seis padrões de zonação foram identificados:

Padrão I – Presente no Porto da Fibria. Perfil com declividade bem pequena, no qual o bosque de *R. mangle* na margem do canal é seguido por uma zona com predomínio de *Avicennia schaueriana* Stap & Leech de menor porte. Segue-se uma zona relativamente extensa de vegetação herbácea

dominada por *Sarcocornia ambigua* (Michx.) Alonso & Crespo (anteriormente denominada *Salicornia gaudichaudiana* Moq.). Já na transição para terra-firme, a declividade aumenta e espécimes de *Laguncularia racemosa* L. de pequeno porte começam a aparecer, seguidas de *Dalbergia ecastophyllum* L., *Hibiscus pernambuscensis* Arruda e a herbácea *Sporobolus virginicus* L. (Figura 1a), já na transição para uma mata de restinga.

Padrão II – Presente no Rio das Salinas. Perfil com declividade relativamente acentuada no bosque de *R. mangle*, seguido por uma estreita zona onde coexistem *R. mangle*, *A. schaueriana* e *L. racemosa* e, logo após, uma zona de *L. racemosa* e *S. ambigua*. A zona seguinte é dominada pela herbácea *S. virginicus*. Na transição para terra-firme, ocorrem espécies típicas de restinga herbácea: *Sesuvium portulacastrum* L., *Fimbristylis cymosa* R. Brown e *Fimbristylis spadicea* (L.) (Figura 2a)

Padrão III – Presente no Rio do Macaco. Após a zona de *R. mangle* com declividade relativamente acentuada, segue-se uma extensa zona com pequena declividade, com ocorrência de *A. schaueriana*, *L. racemosa* e *R. mangle*. Em seguida, ocorre uma zona onde coexistem *Acrostichum aureum* L. e *L. racemosa* de pequeno porte. A última zona, logo abaixo do talude de terra-firme, apresenta a espécie *Cyperus* sp. L. (Figura 3a). Após o talude, começa a ocorrência de restinga arbustiva.

Padrão IV – Presente no Rio Massangano. A zona de *R. mangle* na margem do canal vai reduzindo seu porte em direção a terra-firme até ser substituída por uma zona de *R. mangle* anã. Próximo a terra-firme a

declividade diminui consideravelmente e ocorre uma zona de vegetação herbácea constituída por *Eleocharis geniculata* (L.) Roem & Schult, *Paspalum* sp. Swartz e *Triglochin striata* Ruiz & Pavón. Em seguida, a declividade aumenta de novo, ocorrendo uma zona mista de *Conocarpus erectus* L., *Cyperus* sp. e, já próximo ao talude de terra-firme, *Annona glabra* L. (Figura 4a). Após o talude, começa a ocorrência de restinga arbustiva.

Padrão V – Presente no Sítio Francisca Lopes. Uma zona de *R. mangle* de porte relativamente grande é seguida de uma zona de *R. mangle* anã. Após, ocorre uma zona onde coexistem *L. racemosa* e *A. aureum*, seguida de uma zona já próxima ao talude de terra-firme onde ocorre *H. pernambuscensis* e *S. virginicus* (Figura 5a). Após o talude, começa a ocorrência de mata de restinga.

Padrão VI – Presente no late Clube. Uma zona de *R. mangle* na margem do canal (não amostrada) é seguida por uma extensa zona de *L. racemosa* de grande porte. Apenas os últimos 80 m desta zona foram amostrados e, em seguida, ela dá lugar à uma zona onde coexistem *A. aureum* e *L. racemosa* de menor porte. Na transição para um brejo, indivíduos esparsos de *L. racemosa* ocorrem junto com *Typha dominguensis* Pers. (Figura 6a). Após esta zona começa a ocorrência de um brejo homogêneo de *T. dominguensis*.

Em todos os padrões estudados, logo após a interface entre o manguezal arbóreo e o manguezal herbáceo foram registrados propágulos e plântulas de mangue, não sendo observados mangues mortos ou senescentes.

### **Distribuição espacial de *U. cordatus***

No padrão de zonação I (Porto da Fibria), a maior densidade populacional de *U. cordatus* foi registrada na zona de *L. racemosa*, já na transição para terra-firme (Figura 1b). Nos demais padrões estudados, a maior densidade ocorreu sempre em zonas intermediárias: *L. racemosa* e *S. ambigua* (padrão II, Figura 2b); *L. racemosa*, *A. schaueriana* e *R. mangle* (padrão III, Figura 3b); *R. mangle* anã (padrão IV, Figura 4b); *R. mangle* anã (padrão V, Figura 5b) e *L. racemosa* e *A. aureum* (padrão VI, Figura 6b). A densidade comercial foi inexpressiva nas zonas mais elevadas dos perfis e sempre foi maior na zona de *R. mangle* de maior porte, diminuindo também no talude do canal (Figuras 1b a 6b). A largura média dos caranguejos aumentou de terra-firme em direção ao canal em todos os padrões de zonação e sempre foi maior na zona de *R. mangle* de maior porte (Figuras 1c a 6c). No late Clube (padrão VI), onde a zona de *R. mangle* não foi amostrada, a maior densidade comercial e maior largura média ocorreu na zona de *L. racemosa* mais alta, mais próxima ao canal (Figuras 6b e 6c).

### **Serapilheira disponível**

Em todos os padrões estudados, exceto o VI, que não foi amostrado até o canal, foi observada uma redução na disponibilidade de serapilheira na zona menos inundada na transição para terra-firme e na zona mais inundada no talude da margem do canal (Figuras 1d a 6d).

## Inundação pela maré

Todas as zonas de todos os padrões estudados foram inundadas durante a preamar de sizígia de equinócio que ocorreu em março de 2007 (Figuras 1e a 6e). Durante a preamar média, o limite superior que foi atingido pela inundação pela maré variou conforme o padrão de zonação. Nos padrões I e II, a maré atingiu o limite entre o manguezal arbóreo e a vegetação herbácea com presença de, respectivamente, *S. ambigua* e *S. virginicus*. Nos padrões III e IV, a maré atingiu o limite inferior da zona de *L. racemosa* e *A. aureum*. No padrão V, a maré atingiu todas as zonas e no padrão VI, nenhuma das zonas. O tempo e altura de inundação durante a preamar média, nas zonas onde ocorreram os picos de densidade populacional de *U. cordatus* foram respectivamente:  $58,0 \pm 4,39$  min e  $12,7 \pm 1,91$  cm (Padrão II);  $63,2 \pm 16,22$  min e  $14,6 \pm 3,74$  cm (Padrão III);  $111,1 \pm 30,38$  min e  $19,0 \pm 6,02$  cm (Padrão IV) e  $101,4 \pm 28,12$  min e  $11,90 \pm 2,39$  cm (Padrão V). Nos padrões I e VI, as zonas de pico de densidade populacional de *U. cordatus* não foram inundadas pela maré. O tempo e altura de inundação nas zonas onde ocorreram os picos de densidade comercial e a maior largura média de carapaça de *U. cordatus* foram respectivamente:  $166,0 \pm 12,88$  min e  $25,5 \pm 4,88$  cm (Padrão I);  $207,5 \pm 11,94$  min e  $55,0 \pm 5,04$  cm (Padrão II);  $123,4 \pm 29,11$  min e  $23,3 \pm 6,25$  cm (Padrão III);  $195,6 \pm 37,36$  min e  $31,7 \pm 7,43$  cm (Padrão IV) e  $174,6 \pm 17,24$  min e  $24,95 \pm 1,92$  cm (Padrão V). No padrão VI, a zona de *R. mangle* não foi amostrada (Figuras 1e a 6e).

## Parâmetros abióticos

A consistência do substrato e a profundidade do lençol freático tenderam a diminuir, da terra-firme para o canal (Figuras 1f a 5f e 1g a 5g). Uma exceção ocorreu no padrão VI, no qual a transição do manguezal ocorre para um brejo, e não para terra-firme. Neste padrão, a consistência do substrato foi maior em zonas intermediárias e o lençol freático foi mais superficial próximo ao brejo (Figuras 6f e 6g). Em todos os padrões a salinidade da água intersticial foi mais baixa próximo a terra-firme ou, no caso do padrão VI, próximo ao brejo (Figuras 1h a 6h). Notadamente baixa (próxima à zero) foi a salinidade da zona de *Cyperus* sp. (padrão III), das zonas com *A. glabra*, *Cyperus* sp., *C. erectus*, *E. geniculata*, *Paspalum* sp. e *T. striata* (padrão IV) e da zona com *T. dominguensis* (padrão VI). A maior salinidade foi registrada nas zonas intermediárias com presença das plantas herbáceas, particularmente nas zonas de *S. ambigua* ( $58 \pm 3,05$ , no padrão I, e  $40 \pm 0,57$ , no Padrão II). No que se refere as espécies arbóreas do manguezal, *A. schaueriana* sempre ocorreu em salinidade mais elevada do que *R. mangle* (Padrão I e III). *L. racemosa* ocorreu em zonas com variadas salinidades: desde valores próximos a zero, coexistindo com *T. dominguensis*, até salinidade 40, coexistindo com *S. ambigua* (Figuras 1h a 6h). Em geral, a temperatura da água intersticial, do sedimento e do ar, variou pouco ao longo dos padrões de zanação. Apenas nos padrões I, II e III, pode-se notar uma tendência de uma maior temperatura nas zonas com vegetação herbácea, desprovidas de vegetação arbórea (Figuras 1i a 6i).

## DISCUSSÃO

Com base neste estudo, pode-se constatar que, em sua transição para outro ecossistema, o manguezal pode apresentar diversos padrões de zonação e que estes influenciam decisivamente na distribuição espacial do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus*. A seguir, discutiremos os padrões de zonação observados, a definição da chamada zona de apicum, a distribuição espacial de *U. cordatus* e os problemas que a ocupação indevida das zonas de transição podem acarretar para este recurso pesqueiro.

### Padrões de zonação vegetal

Os resultados mostram que o padrão de zonação do manguezal depende do ambiente adjacente. Segundo Lebigre (1999) existem dois tipos de margens internas de manguezal: um que consiste na transição para brejo e outro que consiste na transição para terra-firme, onde normalmente ocorrem os apicuns. No primeiro tipo, sem dúvida se enquadra o Padrão VI, no qual uma área de manguezal raramente inundada pela maré, apresentou salinidade baixa, mesmo durante um mês com baixa pluviosidade, devido à presença de um brejo de *T. dominguensis* adjacente. Isso permitiu o desenvolvimento de um bosque de *L. racemosa* de grande porte, espécie de mangue competitivamente superior em condições de baixa salinidade aliada a um pequeno período de inundação (CARDONA-OLARTE et al., 2006). Os demais padrões de zonação observados neste estudo têm em comum o fato de incluir uma transição para um ambiente terrestre, no caso a restinga. Três feições podem ser identificadas nestes padrões: um ecótono arbustivo, entre o manguezal e a restinga, com



declividade relativamente alta; um manguezal herbáceo, em uma planície com declividade quase nula (nem sempre presente) e um manguezal arbóreo localizado próximo ao canal e com uma declividade maior. Apesar de não ter sido foco deste estudo, o manguezal também pode apresentar uma zona de lavado, abaixo da zona arbórea, sujeita a maior frequência de inundação e desprovida de vegetação vascularizada (SCHAEFFER-NOVELLI et al., 2012). Cada feição estudada apresentou sua própria zonation, decisivamente influenciada pela salinidade do local.

No manguezal arbóreo *R. mangle* sempre dominou nas zonas mais inundadas, nas margens dos canais, reduzindo seu porte em direção a terra-firme e, em alguns casos, como nos Padrões IV e V, chegando a formar uma zona de árvores anãs. Frequentemente, em direção a terra-firme, a zona de *R. mangle* dá lugar a uma zona de *A. schaueriana*, como foi observado nos perfis com Padrão I, II, III e IV. Este tipo de zonation é comum no complexo estuarino de Caravelas - Nova-Viçosa (SOARES, 2006; SOARES et al., 2008) e em outras localidades (SCHAEFFER-NOVELLI et al., 1990; SMITH III, 1992; CHAVES et al., 2010), estando ligado a uma maior tolerância de *A. schaueriana* à salinidades mais elevadas (LOVELOCK; FELLER, 2003). Em salinidades mais baixas, *L. racemosa* pode ocorrer na margem interna do manguezal arbóreo, muitas vezes acompanhada pela samambaia-do-mangue *A. aureum*, como no Padrão II, III e V. Segundo Lebigre (1999), a transição entre a zona de *Rhizophora* e a vegetação herbácea pode ser marcada pela presença de um cinturão de *L. racemosa* de pequeno porte.

O manguezal herbáceo também varia conforme a salinidade. Quando ele não está sujeito à influência de drenagem terrestre, a salinidade da água intersticial torna-se mais elevada e ocorrem espécies herbáceas halófitas como *S. ambigua* e *S. virginicus*, como nos Padrões I e II. Quando a planície sofre mais influência da drenagem terrestre, ela é ocupada por espécies como *E. geniculata* e *T. striata*. Aparentemente o manguezal herbáceo é ausente quando o perfil não apresenta nenhum trecho com declividade próxima à zero, como nos Padrões III e IV. Comparado com outros estudos (PELLEGRINI, 2000; CHAVES et al., 2010) que chegaram a encontrar salinidades maiores que 100, a salinidade dos manguezais herbáceos estudados foi relativamente baixa (máxima de 58). A alta pluviosidade da região não explica este fato, já que as amostragens foram efetuadas em junho/2007, quando ocorreu em Caravelas uma baixa precipitação ( $1,0 \pm 0,6$  mm / 24h, segundo o Instituto Nacional de Meteorologia - INMET) comparada a média anual de 2007 ( $3,5 \pm 0,6$  mm / 24h, segundo o INMET). Assim, o fato da salinidade dos manguezais herbáceos de Caravelas não ter sido tão alta deve estar ligado a uma temperatura mais baixa em junho/2007 ( $23,8 \pm 0,2$  °C , segundo o INMET) quando comparada a média do verão ( $27,9 \pm 0,1$  °C, segundo o INMET) e, conseqüentemente, a uma menor evaporação.

O ecótono arbustivo entre o manguezal e a restinga, apresentou sempre salinidade mais baixa do que as demais feições. Em uma salinidade próxima a zero, como nos Padrões III e IV, ocorreram espécies como *Cyperus* sp., *Conocarpus erectus* e *Annona glabra*. Padrões similares de ecótono foram registrados em Cananéia por Coelho-Jr (2010), que menciona que estas

espécies são indicadoras de ocorrência de drenagem terrestre. Na transição para mata de restinga, em salinidades em torno de 20, como nos Padrões I e V, foram encontradas *H. pernambuscensis* e *D. ecastophyllum*, assim como exemplares arbustivos de *L. racemosa* nas proximidades. Na transição para restinga arbustiva, em salinidade 25 (Padrão II), ocorreram espécies típicas de restinga, *S. portulacatrum*, *F. cymosa* e *F. spadicea*.

### **Definição da zona de apicum**

Os 6 padrões descritos neste estudo são apenas uma amostra da variabilidade de zonações possíveis de serem encontradas e expressam a dificuldade de se definir a tão discutida zona de apicum. Soma-se a esta dificuldade o fato de que, em muitas áreas, a heterogeneidade da topografia faz com que várias zonações estejam sobrepostas dificultando a identificação de padrões. Mesmo em perfis relativamente homogêneos como os do presente estudo, fica claro que as definições de apicum atuais não são satisfatórias. Primeiramente a definição com base em frequência de inundação pela maré é ineficaz já que desconsidera a drenagem terrestre e o aporte de água doce de áreas úmidas adjacentes que podem alterar os padrões de zonação (ex. Padrões IV e VI). Para citar um exemplo extremo, baseando-se na frequência de inundação o padrão VI seria considerado um apicum, já que é alagado apenas durante sizígias. Porém, sabemos que a presença do brejo adjacente reduz a salinidade e permite o desenvolvimento de um bosque de *L. racemosa* de grande porte. Pelo outro lado, uma definição que condicione os apicuns a zonas hipersalinas (ex. salinidade maior que 100) excluiria desta categoria todas as zonas herbáceas descritas neste trabalho, pelo menos no período de

baixa temperatura em que o estudo foi realizado. Assim, a definição de apicum baseada em salinidade está sujeita a subjetividades, visto que a hipersalinidade pode ser sazonal e ainda pode variar de acordo com a camada do sedimento. Por exemplo, no Padrão II, a herbácea *S. ambigua*, típica de zonas hipersalinas, coexistiu com *L. racemosa* em uma zona com salinidade 38, indicando que a salinidade da camada superficial do sedimento deve ser mais alta do que a da água do lençol encontrada a 108 cm de profundidade. Da mesma forma, observações pessoais têm identificado em outras áreas de Caravelas *S. ambigua* coexistindo com espécimes de *H. pernambuscensis*, típica dos ecótonos com salinidade mais baixa.

Assim, é mais eficaz e simples considerar que o ecossistema manguezal é composto por três feições exclusivas – lavado, manguezal arbóreo e manguezal herbáceo – e o ecótono arbustivo, feição que apresenta características comuns ao manguezal e a restinga. Estas feições são facilmente detectáveis pelas próprias características da vegetação, não sendo necessárias medições de salinidade ou de frequência de inundação. Em condições de baixa pluviosidade e baixa drenagem terrestre, uma zona de baixa declividade pode apresentar hipersalinidade, quando então passaria a consistir em um tipo especial de manguezal herbáceo, com vegetação esparsa ou inexistente: o apicum, salgado ou planície hipersalina. O PL da Câmara nº 30, de 2011 considera que o manguezal herbáceo pode ser considerado um “marisma tropical”. De fato, existem espécies comuns aos dois ambientes, mas esta nomenclatura não é justificável. A floresta atlântica, por exemplo, possui áreas com espécies comuns ao cerrado e a floresta amazônica (ex. MÉIO et

al., 2003) e nem por isso deixa de ser chamada por outro nome. Dada a conectividade e o dinamismo entre o manguezal arbóreo e herbáceo, e também para uma gestão mais eficaz, é mais conveniente considerar estas feições como partes de um mesmo ecossistema: o manguezal. Da mesma maneira que, em praias arenosas, a zona supra-litoral é considerada parte do mesmo ecossistema (ex. COELHO e RAMOS-PORTO, 1980)

### **Distribuição espacial de *U. cordatus***

Os resultados indicam que o recrutamento de *U. cordatus* ocorre principalmente em zonas pouco inundadas do manguezal, mas que apresentam pelo menos uma das espécies de mangue. Nestas zonas foi registrada a menor largura média de carapaça e a maior densidade populacional média. Estes resultados corroboram estudos realizados na mesma região que encontraram recrutas de *U. cordatus* em zonas com inundação intermediária (SCHMIDT; BEMVENUTI; DIELE, 2012, Submetido). Três situações foram identificadas. No atípico caso do Padrão VI, a densidade populacional foi muito baixa para realizar qualquer inferência, provavelmente devido à salinidade excessivamente baixa. Nos Padrões II a V, o recrutamento parece ocorrer em zonas pouco inundadas do manguezal arbóreo. Da zona de inundação intermediária em direção ao ecótono, em geral observa-se uma redução na densidade populacional que pode estar ligada ao pequeno período de inundação, salinidade excessivamente baixa na época chuvosa, dificuldade para construção de galerias no terreno arenoso muito compactado e (ou) à profundidade excessiva do lençol freático. A disponibilidade de folhas parece ser limitante apenas em condições extremas do ecótono, onde a maré não

chega a levar folhas e na margem do canal onde a forte correnteza remove facilmente as folhas. Embora as amostragens feitas no inverno não tenham detectado muitas diferenças de temperatura entre as zonas, é possível que no verão, fora do período chuvoso, este também seja um fator limitante. Uma terceira situação foi observada no Padrão I, onde a densidade populacional manteve-se relativamente constante no manguezal arbóreo e manguezal herbáceo e atingiu seu máximo próximo a exemplares arbustivos de *L. racemosa* associados ao ecótono. Esta distribuição espacial pode estar ligada a salinidade excessivamente alta do manguezal herbáceo que, próxima ao ecótono, foi reduzida pela drenagem terrestre a níveis mais aprazíveis para *U. cordatus*.

Em todas os padrões de zonação observou-se uma redução da densidade populacional da zona de recrutamento em direção a zona de *R. mangle*, o que pode estar ligado à competição por espaço e alimento entre caranguejos maiores predominantes nesta zona e (ou) a uma maior predação por peixes e siris durante o período de inundação mais longo. A densidade quase sempre nula no talude do canal, por sua vez, ocorre devido à impossibilidade de *U. cordatus* permanecer continuamente submerso. Caranguejos do gênero *Ucides* oxigenam periodicamente a água da câmara branquial elevando o corpo parcialmente fora d'água (JONES, 1984), manobra mais complicada em profundidades maiores.

### **Importância do manguezal herbáceo para a população de caranguejo-uçá**

A constatação de que o recrutamento de *U. cordatus* ocorre próximo ao limite entre o manguezal arbóreo e o manguezal herbáceo é preocupante, visto a crescente ocupação de apicuns por empreendimentos como carcinicultura e salinas.

O fato de não terem sido registrados mangues mortos ou senescentes, mas sim propágulos na interface entre o manguezal arbóreo e o manguezal herbáceo indica que nas áreas estudadas o manguezal arbóreo parece estar se expandindo sobre a zona de manguezal herbáceo. Lara et al. (2002) monitoraram a invasão de um ilha de apicum por espécies arbóreas do manguezal de 1972 a 1997 e extrapolaram que em 2035 provavelmente toda a vegetação herbácea seria substituída por uma floresta de *Avicennia*. Com o aumento do nível médio relativo do mar e a expansão do manguezal arbóreo ao longo do manguezal herbáceo, a zona de recrutamento de *U. cordatus* também irá se deslocar junto, e a obstrução deste processo natural por antropizações, como por exemplo, tanques de carcinicultura. Esta obstrução poderá comprometer a renovação dos estoques de caranguejo-uçá, gerando impactos socioeconômicos negativos sobre populações tradicionais de coletores. Este cenário seria ainda mais catastrófico se eventos de mortalidade voltarem a ocorrer. A problemática da ocupação dos manguezais herbáceos não se limita a esta espécie. Esta zona também é local de recrutamento do guaiamum, *Cardisoma guanhumi* (SCHMIDT et al., 2008c), outro caranguejo de grande importância socioeconômica que ainda apresenta o agravante de

necessitar do manguezal herbáceo para acesso a água do estuário durante migrações reprodutivas, visto que habita o ecótono ou a restinga.

Tanto *C. guanhumi* como *U. cordatus* atendem a requisitos básicos para serem consideradas espécies indicadoras (ver CARIGNAN; VILLARD, 2002). Como discutido anteriormente, sua distribuição espacial na zona limítrofe do manguezal responderá prontamente a alterações ambientais. Ainda, por serem recursos pesqueiros, possuem técnicas de coleta bem conhecidas e que, portanto, podem ser aplicadas por pessoas fora do meio acadêmico. Adicionalmente, o fato de serem cavadoras permite a estimativa de sua abundância através da contagem de tocas, o que permite amostragens ainda mais rápidas. Assim, o presente estudo demonstra que caranguejos comerciais que habitam o manguezal herbáceo são potenciais espécies indicadoras para monitoramento de mudanças climáticas globais que se refletem em alterações do nível médio relativo do mar.

## **CONCLUSÕES**

É conveniente que os chamados “apicuns” e “salgados” sejam considerados como um tipo particular de “manguezal herbáceo” que, junto com as feições “lavado”, “manguezal arbóreo” e “ecótono arbustivo”, constituem o ecossistema manguezal.

O recrutamento de *U. cordatus* ocorre principalmente em zonas com inundação intermediária, próximas ao limite entre o manguezal arbóreo e herbáceo. O aumento do nível médio relativo do mar levará a um natural



deslocamento desta zona de recrutamento em direção a terra-firme, passando pelo manguezal herbáceo. Neste cenário, ações antrópicas nesta zona poderão impedir este processo natural.

A ocupação de zonas de manguezal herbáceo para empreendimentos econômicos não deve ser permitida para evitar impactos negativos sobre o recrutamento e reprodução de espécies de caranguejo, que podem gerar impactos socioeconômicos em populações tradicionais.

Caranguejos comerciais que habitam o manguezal herbáceo são potenciais espécies indicadoras para monitoramento de alterações do nível médio relativo do mar.

## **AGRADECIMENTOS**

A Clerton Pontes pelo incentivo na elaboração deste artigo; a Base Avançada do CEPENE em Caravelas por ter viabilizado este estudo; a Ulisses Scofield e Sandra de Miranda pela eficiente coordenação e amizade; a José Bernardo de Jesus, Jaqueline de Souza e toda equipe que auxiliou nas amostragens de campo; a Tatiana Gomes pela ajuda na formatação final do texto.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, M. C. S.; MATTOS, P.; LIMA, P. E. S.; PADUA, A. D. Shrimp farming in coastal Brazil: Reasons for market failure and sustainability challenges. **Ocean Coast. Manage.**, v. 54, p. 658-667, 2011.

BIGARELLA, J. J. Contribuição ao Estudo da Planície Litorânea do Estado do Paraná. **B. Geogr.**, v. 55, p. 747-779, 1947.

BRASIL. **Substitutivo do Senado ao Projeto de Lei da Câmara nº 30, de 2011 (nº 1.876, de 1999, na Casa de origem)**: Dispõe sobre a proteção da vegetação nativa. Brasília, DF, 2012.

BUENO, F. S. **Vocabulário Tupi-Guarani Português**. São Paulo: Editora Nagy, 1983. 581p.

CARDONA-OLARTE, P.; TWILLEY, R. R.; KRAUSS, K. W.; RIVERA-MONROY, V. Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. **Hydrobiologia**, v. 569, n. 1, p. 325-341, 2006.

CARIGNAN, V.; VILLARD, M. A. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. **Environ. Monit. Assess.**, v. 78, p. 45-61, 2002.

CHAVES, F. O.; GOMES J. R.; SOARES, M. L. G., DUQUE-ESTRADA, G. C.; ALMEIDA, P. M. M.; OLIVEIRA, V. F. Contribuição ao conhecimento e à conservação da planície costeira de Guaratiba – Baía de Sepetiba, Rio de

Janeiro. **Revista da Gestão Costeira Integrada**, v. 8, 2010. Disponível em: [www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang91\\_Chaves.pdf](http://www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang91_Chaves.pdf). Acesso em: 2 de mar. 2012.

COELHO, P. A.; RAMOS-PORTO, M. Bentos Litorâneo do Nordeste Oriental do Brasil. i. Povoamentos dos Substratos Móveis. **Bolm. Inst. oceanogr.**, v. 29, n. 2, p. 129-131, 1980.

COELHO-JR, C. Gradiente de inundação pelas marés e a drenagem terrestre sobre o comportamento da salinidade intersticial de bosque de mangue de Cananéia, São Paulo, Brasil. **Revista da Gestão Costeira Integrada**, v. 8, 2010. Disponível em: [www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang80\\_Junior.pdf](http://www.aprh.pt/rgci/pdf/rgcimang80_Junior.pdf). Acesso em: 2 de mar. 2012.

COSTA , C. S. B.; IRIBARNE , O. O.; FARINA , J. M. Human impacts and threats to the conservation of South American salt marshes . In: SILLIMAN, B. R.; GROSHOLZ, E. D.; BERTNESS, M. D. (Eds.). **Human Impacts on Salt Marshes**. Berkeley: University of California Press, 2009. p. 337-359

HADLICH, G. M.; UCHA, J. M.; CELINO, J. J. Apicuns na Baía de Todos os Santos, Bahia: distribuição espacial, descrição e caracterização física e química. In: QUEIROZ, A. F.; CELINO, J. J. (Eds.). **Avaliação de ambientes na Baía de Todos os Santos: aspectos geoquímicos, geofísicos e biológicos**. Salvador: Universidade Federal da Bahia, 2008. p. 59-72.

CREPANI, E.; MEDEIROS, J. S. Carcinicultura em apicum no litoral do Piauí: uma análise com sensoriamento remoto e geoprocessamento. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 11., 2003, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: INPE, 2003.

CUNHA, A. G. **Dicionário Histórico das Palavras Portuguesas de Origem Tupi**. São Paulo: Melhoramentos, 5ª edição, 1999. 397p.

DE JESUS, R. S.; HADLICH, G. M. Apicuns: importância social em Madre de Deus e em Saubara, Bahia. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA FÍSICA APLICADA, 13., 2009, Viçosa. **Anais eletrônicos...** Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2009. Disponível em: <<http://www.geo.ufv.br/simposio/simposio/trabalho2.html>>. Acesso em: 2 de mar. de 2012.

DIELE, K. Life history and population structure of the exploited mangrove crab *Ucides cordatus cordatus* (L.) (Decapoda: Brachyura) in the Caeté estuary, North Brazil. **ZMT Contribution**, Bremen, n. 9, p. 1-116, 2000.

GLASER, M. & DIELE, K. Asymmetric Outcomes: Assessing Central Aspects of the Biological, Economic and Social Sustainability of Mangrove Crab Fishery, *Ucides cordatus* (OCYPODIDAE), in North Brazil. **Ecol. Econ.**, v. 49, p. 361 – 373, 2004.

GOMES-SOBRINHO, T. R. **Classificação climática de Caravelas (BA) conforme metodologia de Koppen**. **Segmentos**, v. 1, p. 33-50, 2008.

HADLICH, G. M.; UCHA, J. M.; CELINO, J. J. Apicuns na Baía de Todos os Santos, Bahia: distribuição espacial, descrição e caracterização física e química. In: QUEIROZ, A. F.; CELINO, J. J. (Eds.). **Avaliação de ambientes na Baía de Todos os Santos: aspectos geoquímicos, geofísicos e biológicos**. Salvador: Universidade Federal da Bahia, 2008. p. 59-72.

HARARI, J.; FRANÇA, C. A. S.; MESQUITA, A. R.; CAMARGO, R. Estimativas e projeções das variações globais do nível médio do mar. In: SIMPÓSIO DE ECOSSISTEMAS BRASILEIROS: PATRIMÔNIO AMEAÇADO, 6., 2004, São José dos Campos. **Resumos...** São José dos Campos: ACIESP, 2004, p. 42-43.

HUTCHINGS, P. A.; SAENGER, P. **Ecology of mangroves**. Brisbane: University of Queensland Press. 1987, 388 p.

JONES, D. A. Crabs of the mangal ecosystem. In: Por, F. D. & Dor, I. (Eds), **Hydrobiology of the Mangal**, The Hague: W. Junk Publishers, 1984. p. 89-109

LESSA, G. C.; CIRANO, M. On the Circulation of a Coastal Channel within the Abrolhos Coral-Reef System – Southern Bahia (17°40'S), Brazil. **J. Coastal Res.**, v. 39, p. 450–453, 2006.

LOVELOCK, C. E.; FELLER, I. C. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. **Oecologia**, v. 134, p. 455-462. 2003.

LARA, R.; SZLAFSZTEIN, C.; COHEN, M.; BERGER, U.; GLASER, M. Implications of mangrove dynamics for private land use in Bragança, North Brazil: a case study. **Journal of Coastal Conservation**, v. 8, p. 97-102, 2002.

LEBIGRE, J. M. Natural spatial dynamics of mangals through their margins: diagnostic elements. **Hydrobiologia**, v. 413, p. 103-113, 1999.

MACIEL, N. C. Alguns Aspectos da Ecologia da Manguezal. In. Alternativas de Uso e Proteção dos Manguezais do Nordeste. **CPRH, Série Publicações Técnicas**, Recife. p. 9-37, 1991.

MÉIO, B. B.; FREITAS, C. V.; JATOBÁ, L.; SILVA, M. E. F.; RIBEIRO, J. F.; HENRIQUES, R. P. B. Influência da flora das florestas Amazônica e Atlântica na vegetação do cerrado sensu stricto. **Revista Brasil. Bot.**, v. 26, n. 4, p. 437-444, 2003.

MEIRELES, A. J. A.; CASSOLA, R. S.; TUPINAMBÁ, S. V.; QUEIROZ, L. S. Impactos ambientais decorrentes das atividades da carcinicultura ao longo do litoral cearense, nordeste do Brasil. **Mercator**, v. 6, n. 12, 2007.

MESQUITA, A., Sea level variations along the Brazilian coast: A short review. In. BRAZILIAN SYMPOSIUM ON SANDY BEACHES, 2000, São Paulo. **Anais eletrônicos...** São Paulo: IOUSP, 2000. Disponível em: <<http://www.mares.io.usp.br/praias/praias.html>>. Acesso em: 2 mar. 2012.

NASCIMENTO, S. A. **Estudo da Importância do Apicum para o Ecossistema Manguezal**. 1999. 21f. Documento Técnico - ADEMA, Aracajú.

NORDHAUS, I.; WOLFF, M. & DIELE, K. Litter processing and population food intake of the mangrove crab *Ucides cordatus* in a high intertidal forest in northern Brazil. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, v. 67, p. 239-250, 2006.

OLIVEIRA, G. D.; MATTOS, K. M. C. Desmatamento gerado pela atividade da carcinicultura no município de Nísia Floresta (RN). In: ENCONTRO NACIONAL

DE ENGENHARIA DE PRODUÇÃO, 27., 2007, Foz do Iguaçu. **Anais...** Foz do Iguaçu: ABEPRO, 2007.

OLIVEIRA, V. F.; SOARES, M. L. G.; PELLEGRINI, J. A. C.; SILVA-JR, C. M. G.; CHAVES, F. O.; CORRÊA, F. M. Dinâmica de comunidade de *Avicennia schaueriana* e *Laguncularia racemosa* na interface manguezal/planície hipersalina (Guaratiba – RJ). In: Simpósio de Ecossistemas Brasileiros, 5., 2000, Vitória. **Anais...** Vitória: ACIESP, 2000, v. 2, p. 255-261.

ORÉLIS-RIBEIRO, R.; BOEGER, W. A.; VICENTE, V. A.; CHAMMAS, M.; OSTRENSKY, A. Fulfilling Koch's postulates confirms the mycotic origin of Lethargic Crab Disease. **Anton. Leeuw. Int. J. G.**, v. 99, n. 3, p. 601-608, 2011.

PALING, E. I.; McCOMB, A. J.; PATE, J. S. Nitrogen Fixation (Acetylene Reduction) in Nonheterocystous Cyanobacterial Mats from the Dampier Archipelago, Western Australia. **Aust. J. Mar. Freshwater Res.**, v. 40, p. 147-153, 1989.

PALING, E. I.; McCOMB, A. J. Cyanobacterial Mats: A possible nitrogen Source for Arid-Coast Mangroves. **Inter. J. Ecol. Envir. Sci.**, v. 20, p. 47-54, 1994.

PALING, E.I.; HUMPHREYS, G.; McCARDLE, I. The effect of a harbour development on mangroves in northwestern Australia. **Wetlands Ecology and Management**, v. 54, p. 281–290, 2003.

PELLEGRINI, J. A. C. **Caracterização da planície hipersalina (apicum) associada a um bosque de mangue em Guaratiba, Baía de Sepetiba, Rio**

**de Janeiro – RJ.** 2000. 101f. Tese (Mestrado em Ciências) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.

PORTUGAL, A. M. M. **Manguezais de Guaratiba frente à perspectiva de elevação do nível médio relativo do mar, Baía de Sepetiba, Estado do rio de Janeiro – Brasil.** 2002. 147f. Tese (Mestrado em Ciências) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y. **Diagnóstico Sobre Manguezal, Marisma e Apicum do Brasil. Relatório do Projeto de Avaliação e Ações Prioritárias Para a Conservação da Biodiversidade da Zona Costeira e Marinha.** 1999. 119f. Documento Técnico - Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; CINTRÓN-MOLERO, G.; ADAIME, R. R.; CAMARGO, T. M. Variability of mangrove ecosystems along the Brazilian coast. **Estuaries**, v. 13, n. 2, p. 204-218, 1990.

SCHAEFFER-NOVELLI, Y.; ROVAI, A. S.; COELHO-JR, C.; MENGHINI, R. P.; ALMEIDA, R. Alguns impactos do PL 30/2011 sobre os Manguezais brasileiros. In. Comitê Brasil em Defesa das Florestas e do Desenvolvimento Sustentável (Ed.). **Código Florestal e a Ciência: O que nossos legisladores ainda precisam saber.** Brasília: Comitê Brasil em Defesa das Florestas e do Desenvolvimento Sustentável, 2012. p. 18-27.

SCHMIDT, A. J. **Estudo da dinâmica populacional do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA), e dos efeitos de uma mortalidade em massa desta espécie**



**em manguezais do Sul da Bahia.** 2006. 149f. Tese (Mestrado em Ciências) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.

SCHMIDT, A. J. & DIELE, K. 2009. First field record of mangrove crab *Ucides cordatus* (Crustacea: Decapoda: Ucididae) recruits co-inhabiting burrows of conspecific crabs. **Zoologia**, v. 26, n. 4, p. 792-794.

SCHMIDT, A.J.; OLIVEIRA, M.A; SOUZA, E.P; MAY, M.; ARAÚJO, S.M.B. Relação entre abertura de galeria e comprimento de cefalotórax do caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA). **Bol. Téc. Cient. CEPENE**, v. 16, n. 1, p. 56-58, 2008b.

SCHMIDT, A.J.; OLIVEIRA, M.A; SOUZA, E.P; MAY, M.; ARAÚJO, S.M.B. Estudo comparativo da dinâmica populacional de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (LINNAEUS, 1763) (CRUSTACEA-DECAPODA-BRACHYURA), em áreas afetadas e não afetadas por uma mortalidade em massa no Sul da Bahia, Brasil. **Bol. Téc. Cient. CEPENE**, v. 17, n. 1, p. 41-64, 2009.

SCHMIDT, A. J.; RABELO, L.B.; GALLI, O.B.S; THEIL, C.I.; BEMVENUTI, C.E; DE JESUS, J.B.G.; SERAFIM, K.B. Distribuição espacial de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus*, e guaiamum, *Cardisoma guanhumi*, em uma transição de Manguezal para Restinga em Caravelas / BA. In. Simpósio Brasileiro de Oceanografia, 4., 2008, São Paulo. **Resumos...** São Paulo: IOUSP, 2008c.

SCHMIDT, A. J.; THEIL, C. M. I; GALLI, O. B. S. Estudos preliminares sobre efeitos de uma mortalidade em massa em uma população de caranguejo-uçá, *Ucides cordatus* (Linnaeus, 1763) (CRUSTACEA, DECAPODA, BRACHYURA),

em Caravelas (Bahia - Brasil). **Bol. Téc. Cient. CEPENE**, v. 16, n. 1, p. 43-49, 2008a.

SILVA, J. R. **Denominações indígenas na toponímia carioca**. Rio de Janeiro: Livraria Brasileira Editora, 1965, 314p.

SMITH, T. J. III. Forest structure. In: ROBERTSON, A.I.; ALONGI D. M. (Eds). **Tropical mangrove ecosystems**. Washington DC.: American Geophysical Union, 1992. p.101-136.

SOARES, M. L. G. (Coord.). **Laudo Biológico do Sistema Caravelas – Nova Viçosa com vistas à criação da Reserva Extrativista do Cassurubá. Relatório Técnico Final para o Processo de Criação da Unidade de Conservação**. 2006. 246f. Documento Técnico – IBAMA.

SOARES, M. L. G. A conceptual model for the responses of mangrove forest to sea level rise. **J. Coastal Res.**, v. 56, p. 267 – 271, 2009.

SOARES, M. L. G.; CHAVES, F. O.; DUQUE-ESTRADA, G. C.; CAVALCANTE, V. F. C.; PORTUGAL, A. M. M.; BARBOSA, B. Caracterização das florestas de mangue do complexo estuarino de caravelas (Bahia-Brasil) **Bol. Téc. Cient. CEPENE**, v. 16, n. 5, p. 23-41, 2008.

TRAVASSOS, M. P.; KRÜGER, G. T.; LOPES, E. B. P.; PINTO, J. A. Hydrochemical Characteristics of the Caravelas River Estuary and Surrounding Seazone, Brazil. **J. Coastal Res.**, v. 39, p. 736–740, 2006.

UCHA, J. M.; HADLICH, G. M.; CELINO, J. J. Apicum: transição entre solos de encostas e de manguezais. **Revista E.T.C.**, p. 58-63, 2008. Disponível em: [http://www.nea.ufba.br/apicum/UCHA\\_ETC2008.pdf](http://www.nea.ufba.br/apicum/UCHA_ETC2008.pdf). Acesso em: 2 mar. 2012.

WOODROFFE, C. Mangrove Sediments and Geomorphology. In: ROBERTSON, A.I.; ALONGI D. M. (Eds.). **Tropical mangrove ecosystems**. Washington DC.: American Geophysical Union, 1992. p.7-42.

## FIGURAS

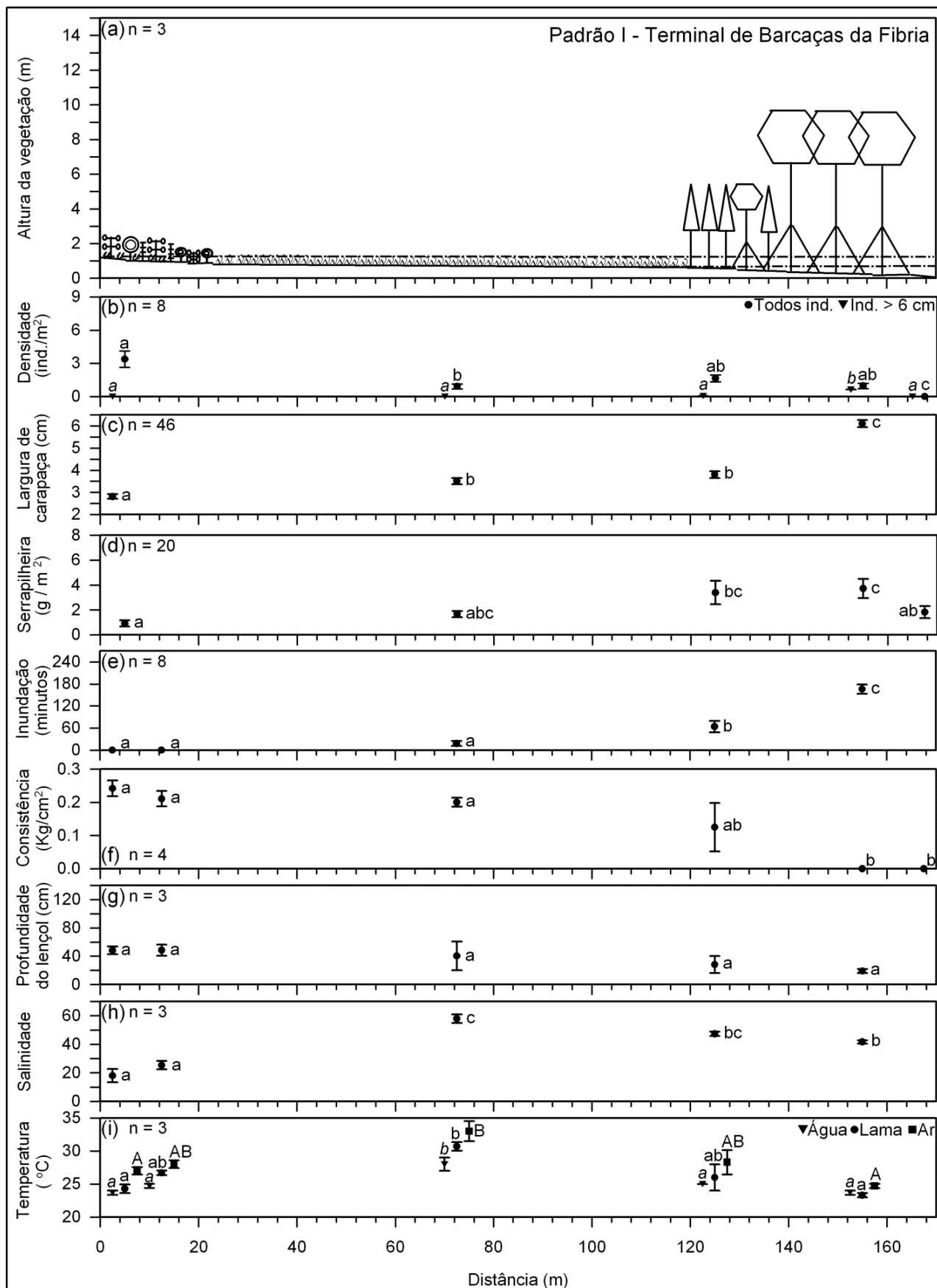


Figura 1 - Caracterização do padrão de zonação I, no Terminal de Barcaças da Fibria. (a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7); (b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de 12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar. Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.

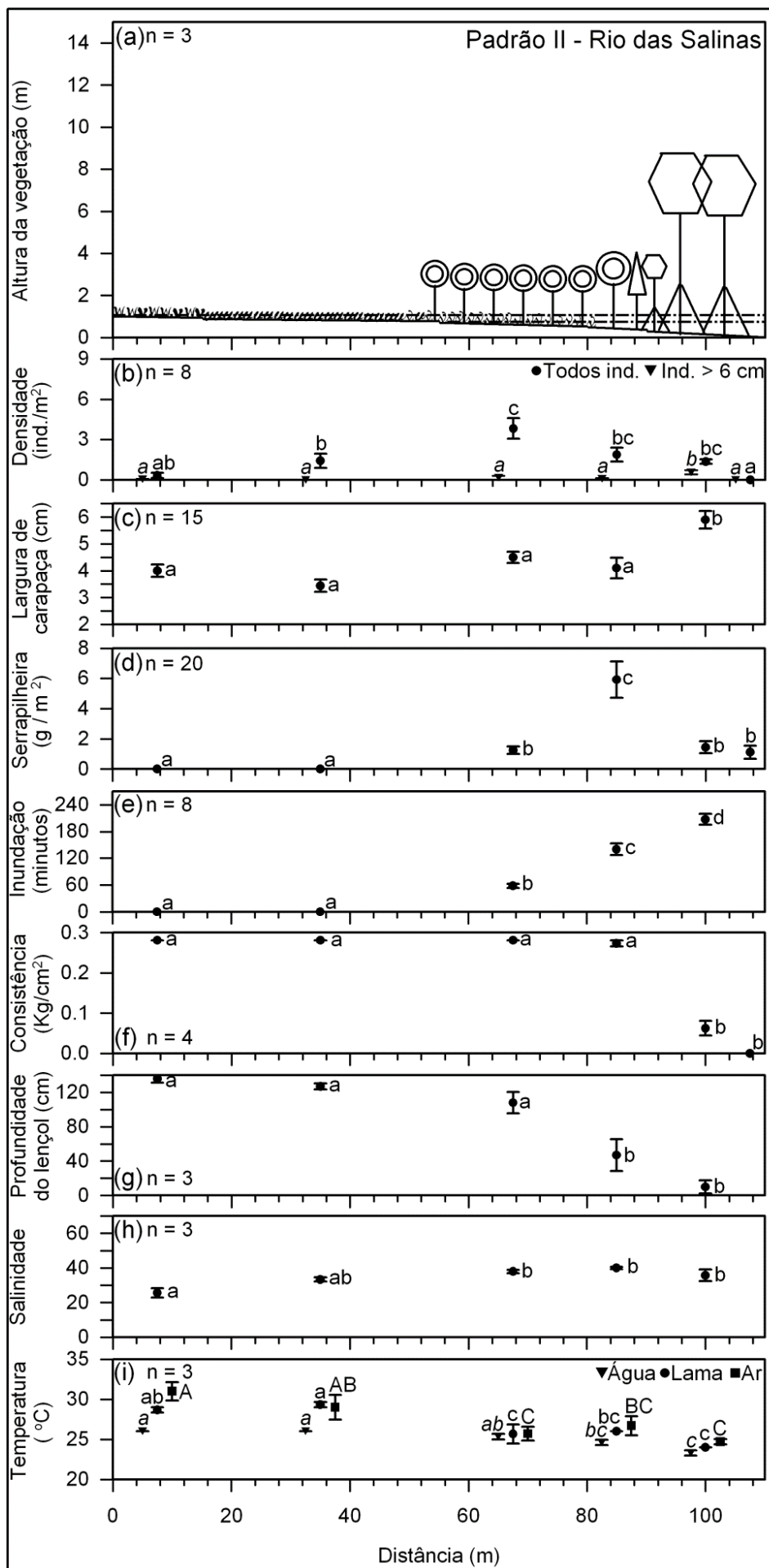


Figura 2 - Caracterização do padrão de zonação II, no Rio das Salinas. (a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7); (b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de 12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar. Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.

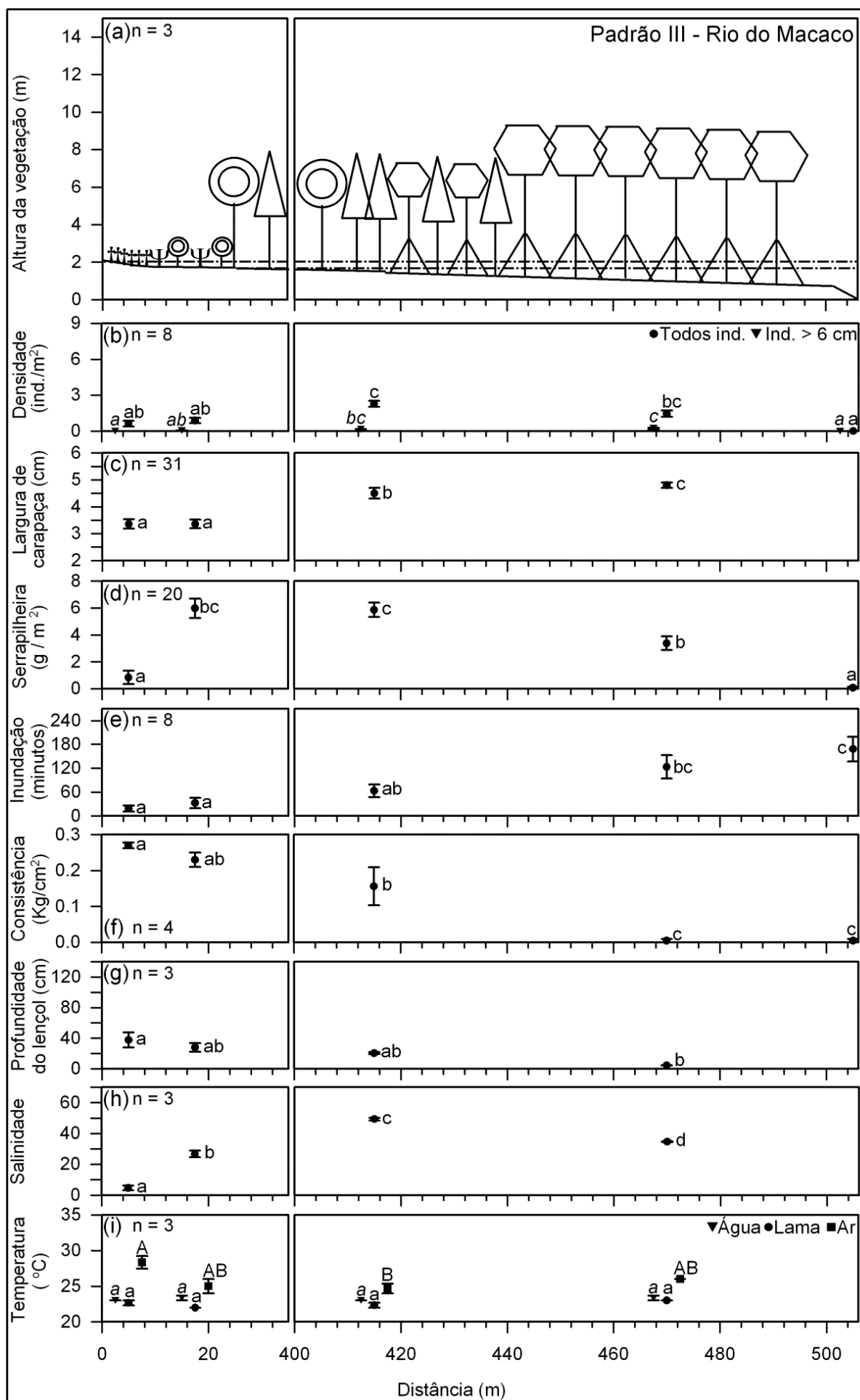




Figura 3 - Caracterização do padrão de zonação III, no Rio do Macaco. (a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7); (b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de 12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar. Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.

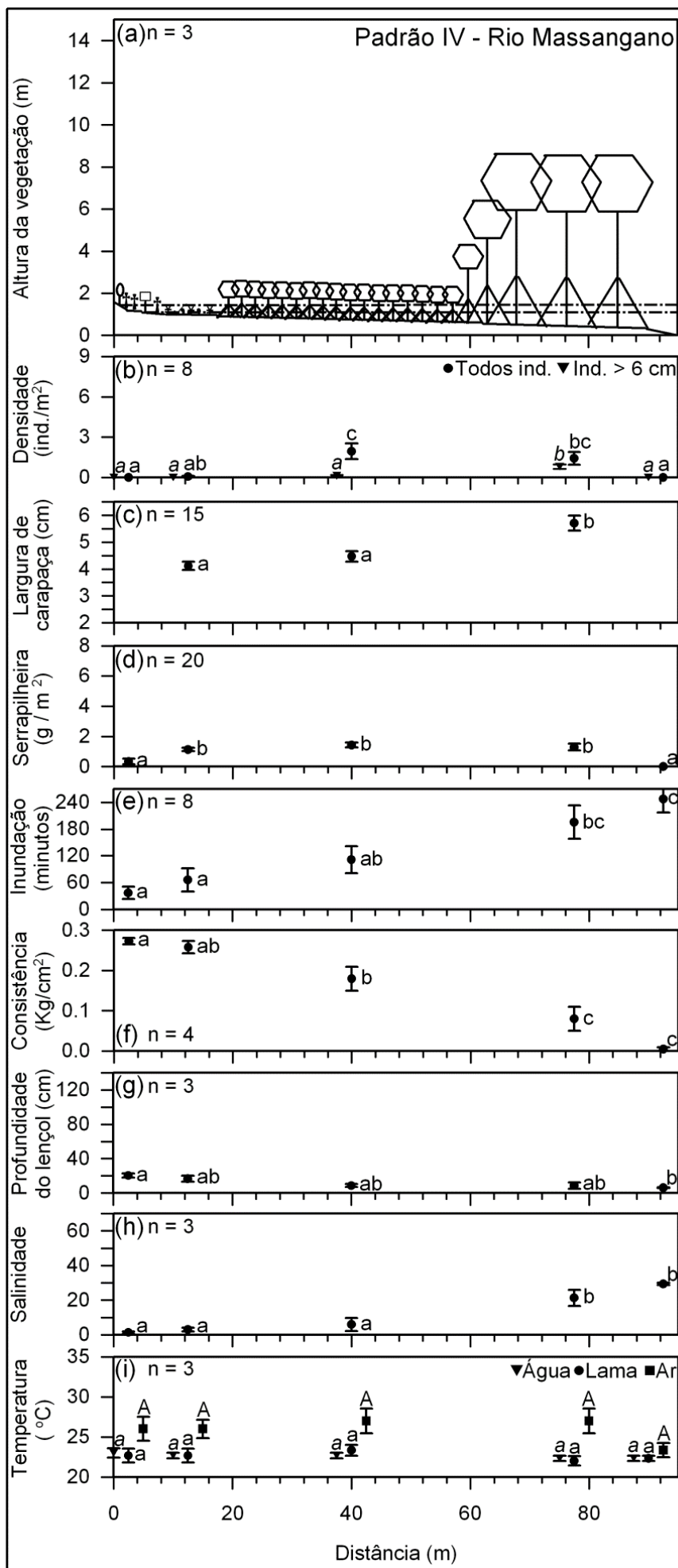


Figura 4 - Caracterização do padrão de zonação IV, no Rio Massangano. (a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7); (b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de 12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar. Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.

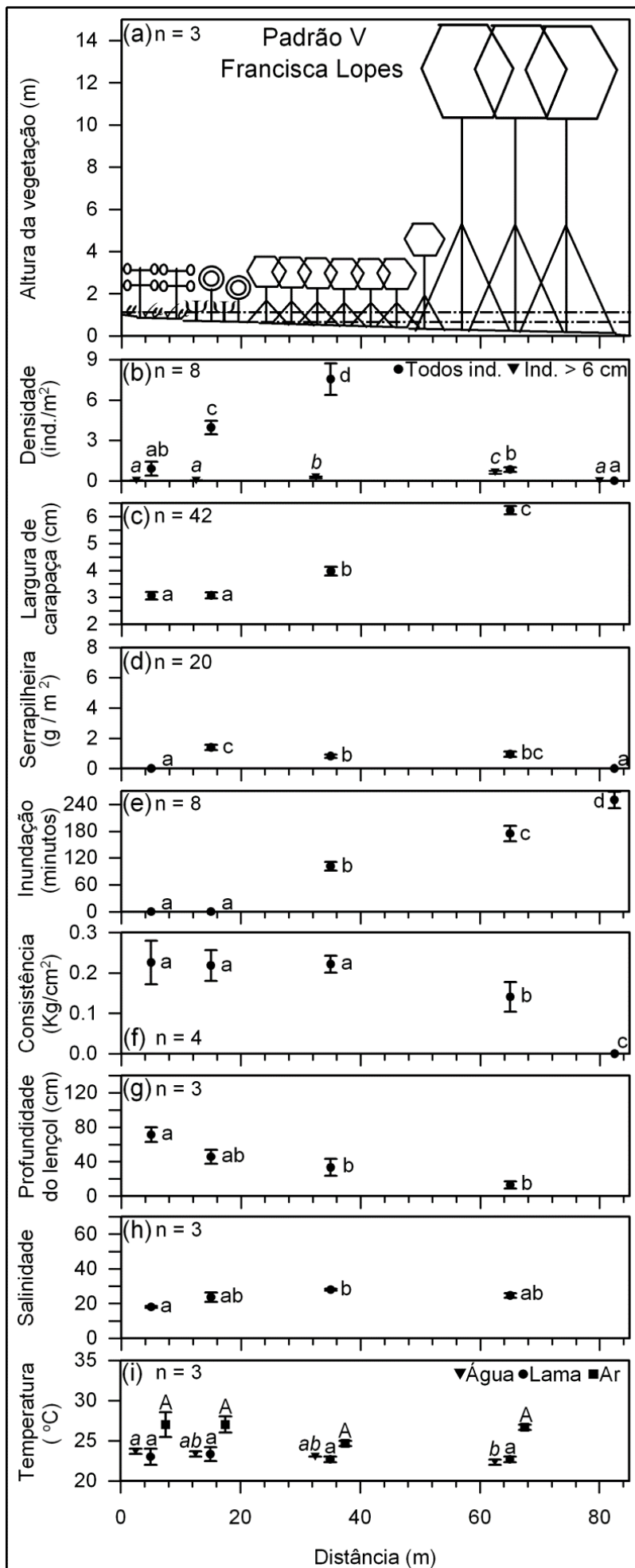


Figura 5 - Caracterização do padrão de zonação V, no Sítio Francisca Lopes.

(a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7);

(b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira

disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de

12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol

freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar.

Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.

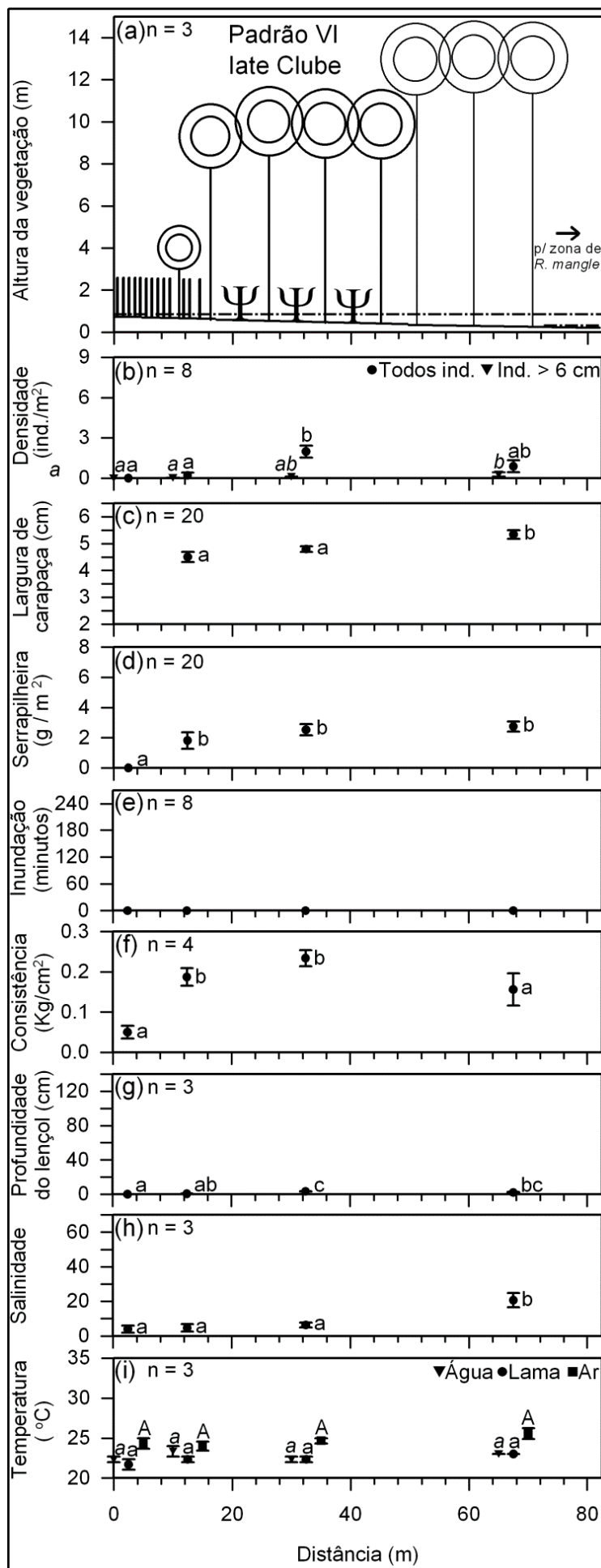


Figura 6 - Caracterização do padrão de zonação VI, no late Clube. (a) Perfil topográfico com zonação e altura da vegetação (legenda na figura 7); (b) Médias da densidade populacional e comercial (ind. com largura > 6 cm) de *U. cordatus*; (c) Largura média de carapaça; (d) Média de serapilheira disponível; (e) Tempo médio em que a zona ficou inundada em um período de 12h; (f) Médias da consistência do substrato; (g) Profundidade média do lençol freático; (h) Salinidade média e (i) Temperatura média da água, lama e ar. Letras iguais = sem diferença significativa ( $p > 0,05$ ). Cada conjunto de letras normais, em itálico ou caixa alta refere-se à análise de um parâmetro distinto.















	<i>Rhizophora mangle</i>	<b>Herbáceas (fora de escala):</b>
	<i>Laguncularia racemosa</i>	
	<i>Avicennia schaueriana</i>	
	<i>Conocarpus erectus</i>	
	<i>Hibiscus pernambuscensis</i>	
	<i>Acrostichum aureum</i>	
	<i>Dalbergia ecastophyllum</i>	
	<i>Annona glabra</i>	
	<i>Typha dominguensis</i>	
		
		
		
		
		

Figura 7 – Legenda das espécies vegetais presentes nos padrões de zonação. Nos gráficos, as espécies herbáceas aparecem fora de escala.



*Anders Jensen Schmidt*

Anders Jensen Schmidt