Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”

Instituto de Biociências de Botucatu

Ecologia evolutiva de caranguejos do gênero *Uca*: fatores abióticos e recursos alimentares

Luís Felipe Natálio

Orientador: Profª Drª Tânia Marcia Costa

Co-orientador: Prof Dr Vladimir Eliodoro Costa

Apoio

CAPES

Botucatu/SP

2016

Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"

Instituto de Biociências de Botucatu

Ecologia evolutiva de caranguejos do gênero *Uca*: fatores abióticos e recursos alimentares

Luís Felipe Natálio

Orientador: Profª Drª Tânia Marcia Costa

Co-orientador: Prof Dr Vladimir Eliodoro Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências de Botucatu da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP) como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre.

Botucatu/SP

2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Natálio, Luis Felipe.
Ecologia evolutiva de caranguejos do gênero Uca : fatores abióticos e recursos alimentares / Luis Felipe Natálio. - Botucatu, 2016

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Tania Marcia Costa
Coorientador: Vladimir Eliodoro Costa
Capes: 20400004

1. Caranguejo - Alimentação e rações. 2.Caranguejo - Distribuição geográfica. 3. Fatores Abióticos. 4. Isótopos estáveis. 5. Filogenia.

Palavras-chave: Alimentação; Caranguejos chama-maré; Distribuição; Fatores abióticos; Filogenia; Isótopos

E assim, acrescentamos um grão

à tempestade de areia denominada conhecimento.

Agradecimentos

Finalmente um espaço livre. Quando digo livre, quero dizer ser subjetivo, imaginativo, abstrato e todas essas coisas que a ciência não nos permite. Pois vou me espreguiçar e aproveitá-lo plenamente. Amo a ciência! Mas um suspiro de poesia cai bem. Agradecimentos clássicos não tem graça. Prefiro contar uma história. A minha história começou em uma casa. Uma casa com sol, flores de manacá e uma fênix, que me iluminaram e me iluminam, para que, lua que sou, pudesse resplandecer nova e crescente, mesmo após dias cheios de mingua. Me acompanham. Minha estrada foi longa. Vi céu, vi mar. Vi galho de ingazeira debruçada no riacho. Arisco e bobo, me instalei num "num velho Trapiche abandonado onde eles se abrigam, as crianças dormem". E ali dormi. Já as mulheres de minha jornada são feiticeiras. Elas tem cabelos vermelhos. Fortes, poderosíssimas, me ensinaram tanta coisa. Me estenderam a mão, me mostraram suas fraquezas, coisas dignas seres elevados. Quando batia um cheiro de fofoca no ar, quando meu estômago se alegrava enquanto minha língua se agitava a falar, eu estava entre pessoas magníficas que gostam de noites regadas a filosofia de tudo aquilo que é cotidiano. Também estive entre seres da floresta, que cantarolavam e costuravam, enquanto contemplavam o pôr-do-sol, me mostrando a beleza da simplicidade das coisas. Aprendiz de cientista, fui fazer laboratório numa salinha com passagem secreta pra floresta. Um lugar de sabedorias incríveis, mas, especialmente, de pessoas bem humanas, que festejam na cara da academia, tão séria e conservadora. Havia de pedir bis! Como não, se tinha a rainha do deserto e um copo de cambuci? Se tinha a Juréia como casa? Show! Saca só! E trilhei caminhos que deixaram tantos passar, e busquei respostas que nem devem existir. Fiz jantares com temperos e histórias. E eles – vocês – estiveram lá. Em cada momento. Estive na casa, no carro, na vida de cada um. Eu vivi tantas ondas ao lado de vocês. E me lembrarei de nossa história. Ao ler, reforce: eu te amo. Agradeço por você ter sido um azulejo, lindo e único, fulcral na construção do mosaico da minha vida.

Sumário

Resumo.....1

1. Introdução.....2

2. Material e métodos.....5

2.1. Áreas de estudo.....5

2.2. Fatores abióticos.....5

2.3. Recursos alimentares.....6

2.4. Análise dos dados.....8

3. Resultados.....10

3.1. Fatores abióticos.....10

3.2. Recursos alimentares.....13

3.2.a. Quantidade de alimento disponível.....13

3.2.b. Alimento consumido.....15

4. Discussão.....16

5. Conclusão.....20

6. Agradecimentos.....21

7. Referências bibliográficas......21

Resumo

Padrões de distribuição local de caranguejos chama-maré (gênero *Uca*) ainda não são bem definidos. A coexistência de espécies de subgêneros distintos nas mesmas regiões torna essa questão complexa do ponto de vista evolutivo. Nossa hipótese é que há diferença nas variações de fatores abióticos, na disponibilidade de alimento e no alimento consumido, entre espécies mais e menos derivadas, mesmo que ambas ocorram em locais próximos. Para testar essa hipótese avaliamos populações de três espécies de caranguejos chama-maré que ocorrem na costa brasileira: *Uca thayeri* (espécie mais derivada), *Uca leptodactyla* (espécie filogeneticamente intermediária), e *Uca maracoani* (espécie menos derivada), e comparamos os microhabitats colonizados por elas quanto a fatores abióticos (salinidade e umidade do sedimento), e itens alimentares presentes (matéria orgânica e clorofila *a*), e consumidos (isótopos estáveis). Alguns fatores apresentam níveis específicos para cada espécie, enquanto outros fatores diferem intraespecificamente, demonstrando que a distribuição de algumas espécies de caranguejos chama-maré pode não ser limitadas por fatores abióticos considerados determinantes na distribuição desses animais. Associação entre o nível de derivação das espécies em função da variação de um fator ambiental, só foi possível para salinidade e alimento consumido. Apenas os locais habitados pela espécie menos derivada não variou quanto a salinidade, que manteve-se alta, o que pode representar a conexão evolutiva com a saída do ambiente marinho. O alimento consumido foi diferente entre as espécies mais ou menos derivadas. As menos derivadas tem a dieta baseada em microfitobentos, enquanto a mais derivada tem a dieta baseada em fitoplâncton. A diferença no tipo de alimento pode estar associado a modificações em traços morfológicos nas espécies e, consequentemente, representar pressão seletiva dentro do gênero.

Palavras-chave: caranguejos chama-maré, filogenia, distribuição, isótopos estáveis, fatores abióticos, alimentação.

1. Introdução

Elementos ambientais, bióticos ou abióticos, tem influência sobre os organismos, e os nichos são determinados pela capacidade das espécies em lidar com eles (Laughlin e Abella, 2007; Singh et al., 2009; González-Salazar et al., 2013). A relação entre espécies e gradientes ambientais colabora na explicação da evolução atual dos organismos (Giokas et al., 2013; Márquez et al., 2015; Schalk et al., 2015). Em ambientes aquáticos os gradientes ambientais e limites de habitat não são tão evidentes, e analises de ecologia evolutiva que avaliem a pressão dos fatores ambientais sobre as espécies se torna mais complexa. Especialmente para espécies que possuem fase larval, pois elas podem assentar em locais diferentes de sua origem (Nathan, 2001) e esse processo representa fluxo gênico e conectividade entre populações (Gilg e Hilbish et al., 2003; Cowen e Sponaugle, 2009). Entretanto, a capacidade das larvas de organismos aquáticos de identificar o local adequado e o momento de assentar a partir de pistas bióticas ou abióticas (Jansen e Morse, 1984; Pawlik, 1992; Rodríguez et al., 1993; Zimmer e Butman, 2000; Pineda et al., 2010; von der Menden et al., 2015), indica relação íntima entre a espécie e o ambiente habitado.

Populações de caranguejos semi-terrestres colonizam áreas específicas, como manguezais, marismas e bancos de sedimento. Eles possuem um estágio larval dependente de água com altas salinidades, o que indica migração para a costa ou mar aberto antes do assentamento no estuário (Simith et al., 2014). Os estímulos para essas larvas assentarem e sofrerem metamorfose podem ser vários, como a presença de adultos (Paula et al., 2003), o sedimento onde os adultos vivem (Christy, 1989) e a presença de espécies que co-ocorrem com os adultos (Simith e Diele, 2008). A maioria das espécies das espécies de caranguejos que vivem em estuários é filogeneticamente próxima, pertencendo as Famílias Portunidae e Sesarmidae, ou a Superfamília Ocypodoidea (Sasekumar, 1974; Alongi, 2002; Ng et al., 2008). Alguns deles, como os caranguejos chama-maré (gênero *Uca*), são específicos de regiões estuarinas e vivem em microhabitats ou compartilham as mesmas áreas. Apesar de serem amplamente distribuídos em regiões tropicais e temperadas (Crane, 1975), os subgêneros e espécies de caranguejos chama-maré não apresentam um padrão conhecido de distribuição ao

longo das zonas costeiras, o que dificulta o entendimento da derivação e das rotas de colonização durante a evolução para esse grupo (Rosenberg, 2001). A distribuição local das espécies de caranguejos do gênero *Uca* é uma questão não resolvida. Os limites de distribuição são claros para o gênero (distribuição latitudinal), mas não para as espécies (distribuição local). Espécies que coexistem na mesma feição estuarina não são necessariamente resultado de uma especiação entre elas, e nem sempre pertencem ao mesmo subgênero. Por esta razão, a relação entre a filogenia, distribuição e evolução neste grupo é ainda pouco entendida.

A variável mais aceita como responsável pela distribuição local das espécies de caranguejos chama-maré é a granulometria do sedimento, e os parâmetros associados a ele (Icely e Jones, 1978; Mokhtari et al., 2015). Entretanto, Ewa-Oboho (1993) demonstrou que *Uca tangeri* pode ocorrer em sedimentos arenosos e lamosos, e Colpo e Negreiros-Fransozo (2011) demonstraram que diferentes espécies também são capazes de se alimentar em granulometrias diferentes daquela das áreas de ocorrência da espécie. Além disso, populações de *Uca thayeri* e *Uca maracoani* não co-ocorrem e são encontradas em sedimentos de mesma granulometria (Thurman et al., 2013), e *Uca leptodactyla* e *U. maracoani* podem co-ocorrer no mesmo pavimento lodoso não vegetado (TM Costa, observação pessoal), mesmo sendo consideradas espécies típicas de sedimentos com granulometrias opostas (sedimento arenoso e lodoso, respectivamente). Essa relação não específica sugere que esse elemento pode não ser o responsável pela limitação de ocorrência da espécie dentro do ecossistema (Sexton et al., 2009).

Estudos anteriores demonstraram possível relação entre a posição filogenética e os microhabitats colonizados pelas espécies da costa oeste do Atlântico Sul (dados de filogenia foram baseados em Rosenberg, 2001). A espécie *U. thayeri* (subgênero *Minuca*, mais derivado dentro do gênero) ocorre tipicamente no interior de florestas de mangue (áreas pouco expostas). Áreas estuarinas com vegetação densa normalmente possuem variações relativamente baixas de fatores abióticos, mantendo-se com alta umidade, valores médios de salinidade e temperaturas amenas (McGuinness, 1994; Nomann e Pennings, 1998; Nobbs et al., 2003; Kon *et al.*, 2010). Espécies menos derivadas, como *U. maracoani* (subgênero *Uca*, ancestral dentro do gênero), e *U. leptodactyla* (subgênero *Uca*, subgênero intermediário), habitam áreas não vegetadas (mais

expostas), com fatores abióticos que alcançam níveis altos e apresentam grandes variações, como salinidade e temperatura (Massunari, 2006; Thurman et al., 2013). Então, os fatores abióticos estariam inseridos em um contexto evolutivo na determinação da distribuição local de caranguejos chama-maré?

A fonte de alimento dos caranguejos também pode ser alterada em função do local que habitam. Áreas estuarinas vegetadas, como florestas de mangue, comumente possuem maior teor de matéria orgânica, quando comparada às áreas não vegetadas (Croll e McClintock, 2000; Nobbs, 2003; Masunari, 2006). Matéria orgânica é umas das fontes de alimento para organismos comedores de matéria depositada. Áreas estuarinas sem vegetação, por sua vez, possuem maiores níveis de produção primária bentônica (microfitobentos), devido à incidência direta da luz sobre o sedimento (Alongi, 1994; McLain e Pratt, 2010; Kon et al., 2010). A composição isotópica da macrofauna comedora de matéria depositada reflete a diferença do tipo de fonte de alimento entre microhabitats (Kon et al., 2007). Então, o tipo de recurso alimentar estaria inserido em um contexto evolutivo na determinação da distribuição local de caranguejos chama-maré?

As abordagens sobre a distribuição de caranguejos chama-maré não esclarecem plenamente padrões locais observado para espécies que habitam as mesmas costas. A distribuição mundial do gênero dificulta estudos integrados, e a coexistência de diferentes subgêneros aumenta as incertezas. Nossa hipótese é que os microhabitats de espécies menos derivadas são similares e diferem daquele ocupado pela espécie mais derivada quanto a fatores abióticos, quantidade de alimento disponível e alimento consumido pelos animais. Por esta razão, nosso objetivo foi avaliar a variação de fatores abióticos e disponibilidade e consumo de recursos alimentares em populações de três espécies de caranguejos do gênero *Uca* (*U. maracoani*, *U. thayeri* e *U. leptodactyla*) que se encontram em diferentes posições na filogenia do grupo. Devido a estrutura do microhabitat (vegetado ou não-vegetado), nós supomos que a ocorrência da espécie mais derivada (habitat vegetado) está relacionada com valores médios de salinidade e alta umidade (fatores abióticos), e maior quantidade de matéria orgânica e menor quantidade de clorofila *a* (fatores alimentares) quando comparadas as espécies menos derivadas

(habitats não-vegetados), que por sua vez estariam associadas a valores altos de salinidade e baixa umidade, e menores quantidades de matéria orgânica e maiores de clorofila *a*.

2. Material e métodos

2.1. Áreas de estudo

As amostragens em campo foram realizadas na costa sudeste do Brasil em locais onde há presença de populações de *U. maracoani* (Subgênero *Uca*), *U. leptodactyla* (Subgênero *Leptuca*), e *U. thayeri* (Subgênero *Minuca*). As populações de *U. maracoani* foram amostradas no Portinho (23°59'14.1"S; 46°24'20.8"W – Praia Grande/SP), e na Praia do Jabaquara (23°12'03.9"S; 44°43'15.3"W – Paraty/RJ); *U. leptodactyla* no estuário do Rio Itaguaré (23°46'41.3"S; 45°57'43.9"W – Bertioga/SP), e do Rio Una (24°26'18.4"S; 47°04'20.2"W– Peruíbe/SP); e *U. thayeri* no Manguezal do Portinho (23°59'12.2"S; 46°24'13.3"W – Praia Grande/SP), e estuário do Rio Indaiá (23°24'56.0"S; 45°03'19.8"W– Ubatuba/SP). Realizamos duas amostragens em cada localidade, com pelo menos um mês entre a primeira e a segunda, e todas as amostragens ocorreram dentro da estação úmida (fim de setembro/2014 até início de abril/15). No total, foram 12 amostragens (3 spp x 2 localidades por espécie x 2 amostragens por localidade). Fatores abióticos (umidade do sedimento e salinidade da água intersticial do sedimento), e itens alimentares (matéria orgânica e clorofila *a*), bem como espécimes de caranguejo para análise de isótopos estáveis (identificação do tipo de alimento consumido), foram coletados em todas as amostragens. Esse estudo foi autorizado pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) do Ministério do Meio Ambiente (MMA) sob o número de protocolo 47761-2.

2.2. Fatores abióticos

Os fatores abióticos avaliados (umidade do sedimento e a salinidade da água intersticial do sedimento) foram selecionados em função da pressão que exercem sobre os caranguejos chama-maré. A umidade é importante para evitar a dissecação dos caranguejos (Yoder et al., 2007), e a umidade do sedimento representa fonte de água para caranguejos semiterrestres

durante a maré baixa (Thompson et al., 1989). Salinidades específicas são necessárias para o desenvolvimento das larvas de caranguejos estuarinos (Simith et al., 2012), e para processos osmorregulatórios em adultos (Holliday, 1985; Thurman et al., 2003). As amostragens ocorreram no pico da maré baixa diurna de sizígia, em dias ensolarados de verão, no momento mais quente do dia (entre 11:00 – 13:00 horas), assegurando a mensuração dos fatores no momento em que os caranguejos estão sujeitos as menores umidade e mais altas salinidades, devido a exposição do sedimento e evaporação.

Para avaliação da umidade, dez amostras de sedimento (5 cm de profundidade) foram coletadas em cada amostragem com um corer (≈ 3 cm de diâmetro) e imediatamente inseridas em frascos vedados. As amostras foram pesadas com o frasco e secas a um peso constante em estufa (60°C por 72 horas). A porcentagem de água no sedimento (%) foi obtida a partir do seguinte cálculo: $(P_{final} / P_{iniCial})$ x 10^2, onde $P_{final} = [(P_{frasco} + P_{amostra\ seca}) - (P_{frasco})]$ e $P_{inicial} = [(P_{frasco} + P_{amostra\ umida}) - (P_{frasco})]$. O valor de P é "peso em gramas", medido em balança de precisão analítica. Para salinidade, dez amostras de água intersticial (por coleta e área de amostragem) foram coletadas com uma seringa (2 cm de profundidade). Se houvesse partículas em suspensão na amostra, esperávamos a sedimentação das partículas por alguns minutos e a mensuração era feita com a água limpa. O frasco da amostra foi mantido vedado durante a sedimentação das partículas para evitar evaporação.

2.3. Recursos Alimentares

Para a identificação da quantidade de alimento disponível, utilizamos o teor de matéria orgânica e a quantidade de clorofila *a* na superfície do sedimento, local onde os caranguejos chama-maré se alimentam. Esses elementos são recursos alimentares para alguns animais bentônicos. Matéria orgânica é uma denominação geral para o conjunto de materiais orgânicos presentes no sedimento, e é composta principalmente por detritos vegetais (Hsieh et al., 2002; Kon et al., 2007). A matéria orgânica é considerada a fonte de alimento para a macrofauna consumidora de matéria depositada, incluindo caranguejos do gênero *Uca*. Porém, como outros trabalhos revelaram que esses animais podem se alimentar de microalgas bentônicas, bactérias,

protozoários e meiofauna (Hoffman et al., 1984; Reinsel, 2004; Ribeiro e Iribarne, 2011), também utilizamos clorofila *a*. A clorofila *a* do sedimento representa a assembleia de microalgas que encontram-se sobre o sedimento, como microfitobentos (Miller et al., 1996). Para identificar a fonte de alimento consumida pelos caranguejos, utilizamos a análise da razão isotópica dos isótopos estáveis de carbono ($^{13}C/^{12}C$) e nitrogênio ($^{15}N/^{14}N$). Confrontamos a assinatura isotópica encontrada nos caranguejos com a assinatura isotópica dos principais produtores primários dos estuários (detritos vegetais da floresta de mangue, microfitobentos e fitoplâncton).

Dez amostras do sedimento (5 mm de profundidade) foram coletadas com corer em cada área de estudo para análise de matéria orgânica. As amostras foram secas a um peso constante em estufa (60° por 72 horas). O teor de matéria orgânica foi obtido pela perda por ignição em forno de mufla (500°C por 4 h; Heiri et al., 2001). Para a análise de clorofila *a*, oito amostras da superfície do sedimento (5 mm) foram cuidadosamente raspadas em cada amostragem. As amostras foram imediatamente colocadas em um frasco escuro. A clorofila *a* foi extraída em acetona 90% (10 s no vórtex, 10 min no banho ultrassônico e 24 h no escuro ≈4°C). A leitura foi feita em um espectrofotômetro (665 e 740 nm), antes e após a acidificação com HCl 10%. A concentração de clorofila *a* (mg/g de sedimento) foi calculada de acordo com Lorenzen (1967), modificado para sedimentos. Todos procedimentos foram feitos no escuro.

Para a análise das razões isotópicas, espécimes de *U. maracoani* (n = 15), *U. leptodactyla* (n = 30), e *U. thayeri* (n = 15) foram coletados em cada amostragem. O número de indivíduos foi diferente devido ao tamanho dos caranguejos e o tamanho da amostra necessária. No laboratório, os espécimes foram dissecados e seus conteúdos internos foram removidos (vísceras, músculos e brânquias). O material removido foi seco em estufa (60°C por 24 h) e triturado até um pó fino em um moinho criogênico (190°C por 3 min), para obtenção da homogeneidade das amostras (Ducatti et al., 2016). Cada amostra foi separada em três subamostras para certificação dos resultados. As amostras foram pesadas com aproximadamente 60 µg e 500 µg para carbono e nitrogênio, respectivamente, e depois acondicionadas em cápsulas de estanho. A razão isotópica das amostras foi determinada utilizando um

espectrômetro de massas (modelo DELTA S; marca Finnigan MAT, Germany) acoplado a um analisador elementar (modelo EA 1108 CNH; marca Finnigan MAT, Germany). Todos os valores da razão isotópica dos caranguejos, $R_{amostra}$, foram reportados em enriquecimento relativo natural $\delta^{13}C$ ou $\delta^{15}N$ (‰) = $[(R_{amostra}/R_{padrão}) - 1] \times 10^3$, onde $R_{padrão}$ é um valor de referência internacional, sendo R_{PDB} (PeeDee Belemnite-PDB) para Carbono e $R_{nitrogênio\ atmosférico}$ para Nitrogênio (Abimorad et al., 2014; Ducatti et al., 2016).

2.4. Análise dos dados

Os dados das duas amostragens na mesma localidade foram agrupados, pois não possuímos uma hipótese sobre o fator "tempo" e esse agrupamento aumenta a acurácia na descrição da área. Nós usamos uma análise de variância (ANOVA) de duas vias aninhada para espécie (Fator 1, fixo, 3 níveis) e população (Fator 2, aleatório, 2 níveis), com população aninhada em espécie, para as variáveis umidade, salinidade, matéria orgânica e clorofila *a*. Teste de Cochran foi usado para verificar a homocedasticidade e os dados foram transformados em $\log_x$ se necessário. Quando a homocedasticidade não foi alcançada após a transformação, a análise foi realizada com os dados não transformados e usando a ANOVA, pois esse teste é aceito como robusto o suficiente para delineamentos experimentais grandes e balanceados (Underwood, 1997). Utilizamos o teste de Tukey HSD *a posteriori* e aceitamos como estatisticamente diferente $p < 0.01$.

Os dados do enriquecimento relativo natural dos isótopos estáveis dos caranguejos foram plotados em um gráfico de $\delta^{15}N$ versus $\delta^{13}C$ juntamente com os valores dos principais produtores primários dos estuários (folhas de mangue, microfitobentos e fitoplâncton). Os valores de $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$ dos produtores primários foram compilados da literatura (folhas da vegetação de manguezais: n= 62 para $\delta^{13}C$ e n = 46 para $\delta^{15}N$; microfitobentos: n = 45 para $\delta^{13}C$ e n = 34 para $\delta^{15}N$; e fitoplâncton: n = 29 para $\delta^{13}C$ e n = 15 para $\delta^{15}N$; Tabela 1). Para as folhas de mangue, consideramos apenas valores do enriquecimento relativo natural descritos para as folhas dos gêneros *Rhizophora*, *Avicennia* e *Laguncularia*, que são encontrados no Brasil.

Nenhuma análise estatística foi aplicada aos valores de $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$, porque a interpretação biológica do consumo de um recurso é representada pela inserção dos valores do consumidor em um intervalo ocupado pela assinatura isotópica do produtor primário (De Niro e Epstein, 1978). Erro padrão foi utilizado em analises de inferência, e desvio padrão foi usado em análise descritiva (Cumming et al., 2007).

Tabela 1: Revisão bibliográfica e média (±desvio padrão) das assinaturas isotópicas ($\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$) dos principais produtores primários estuarinos (microfitobentos, folhas de mangue e fitoplâncton).

Microfitobentos			Folhas de Mangue			Fitoplâncton		
$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	Referência	$\delta^{13}C$	δ15N	Referência	$\delta^{13}C$	δ15N	Referência
-16.70	0.80	Craft et al. (1988)	-28.30	-	Rodelli et al. (1984)	-20.60	-	Gearing et al. (1984)
-12.11	3.80	Couch (1989)	-28.30	-	Rodelli et al. (1984)	-19.70	-	Gearing et al. (1984)
-13.46	-	Couch (1989)	-27.40	-	Rodelli et al. (1984)	-20.20	-	Gearing et al. (1984)
-20.60	6.10	Sullivan e Moncreiff (1990)	-26.50	-	Rodelli et al. (1984)	-21.80	-	Gearing et al. (1984)
-17.60	-1.10	Currin et al. (1995)	-26.50	-	Rodelli et al. (1984)	-22.00	-	Gearing et al. (1984)
-15.20	-	Riera e Richard (1996)	-26.70	-	Rodelli et al. (1984)	-22.20	-	Gearing et al. (1984)
-14.90	-	Riera e Richard (1996)	-27.70	-	Rodelli et al. (1984)	-22.20	-	Gearing et al. (1984)
-17.60	-	Riera e Richard (1996)	-25.70	-	Rodelli et al. (1984)	-23.20	-	Gearing et al. (1984)
-16.30	-	Riera e Richard (1996)	-28.00	-	Rodelli et al. (1984)	-22.50	-	Gearing et al. (1984)
-16.10	-	Riera e Richard (1996)	-26.30	-	Rodelli et al. (1984)	-22.40	-	Gearing et al. (1984)
-15.60	6.60	Riera et al. (1996)	-24.50	-	Rodelli et al. (1984)	-21.50	-	Gearing et al. (1984)
-15.60	4.60	Riera et al. (1996)	-27.20	-	Rodelli et al. (1984)	-16.00	-	Fogel et al. (1992)
-16.90	5.90	Riera et al. (1996)	-26.66	5.03	Newell et al. (1995)	-30.00	-	Fogel et al. (1992)
-14.85	-	Stribling e Cornwell (1997)	-28.52	2.24	Newell et al. (1995)	-23.00	-	Fogel et al. (1992)
-14.40	6.00	Créach et al. (1997)	-28.70	1.90	Loneragan et al. (1997)	-22.68	10.42	Newell et al. (1995)
-16.00	5.30	Kang et al. (1999)	-28.20	3.40	Loneragan et al. (1997)	-18.58	7.99	Newell et al. (1995)
-15.00	-	Herman et al. (2000)	-28.30	3.70	Loneragan et al. (1997)	-23.80	0.60	Primavera (1996)
-17.60	5.80	Dittel et al. (2000)	-28.80	1.30	Loneragan et al. (1997)	-21.50	8.00	Cloern et al. (2002)
-19.27	-0.20	Lee et al. (2000)	-27.00	3.60	Loneragan et al. (1997)	-19.80	8.10	Kang et al. (2003)
-17.30	1.70	Bouillon et al. (2002)	-27.70	-	Medina e Francisco (1997)	-21.20	11.30	Kang et al. (2003)
-17.42	-	Moens et al. (2002)	-27.20	-	Medina e Francisco (1997)	-21.30	11.70	Kang et al. (2003)
-18.19	-	Moens et al. (2002)	-28.10	-	Medina e Francisco (1997)	-20.00	9.50	Kang et al. (2003)
-21.09	-	Moens et al. (2002)	-25.40	-	Medina e Francisco (1997)	-23.10	4.80	Kon et al. (2007)
-13.70	10.80	Kang et al. (2003)	-27.40	-	Medina e Francisco (1997)	-23.60	4.10	Kon et al. (2007)
-14.50	10.80	Kang et al. (2003)	-25.60	-	Medina e Francisco (1997)	-23.50	9.90	Hoffman et al. (2008)
-14.00	11.00	Kang et al. (2003)	-28.73	4.35	Hayase et al. (1999)	-30.90	6.60	Kanaya et al. (2008)
-14.50	7.70	Moens et al. (2005)	-26.70	6.34	Hayase et al. (1999)	-22.60	9.53	Howe e Simenstad (2011)
-15.70	7.40	Moens et al. (2005)	-27.31	12.34	Lee et al. (2000)	-22.30	6.90	Shahraki et al. (2014)
-14.30	8.30	Moens et al. (2005)	-28.20	2.3	Kuramoto e Minagawa (2001)	-21.80	6.20	Shahraki et al. (2014)
-12.83	-0.75	Abed-Navandi e Dworrschak (2005)	-27.00	1.3	Kuramoto e Minagawa (2001)			
-16.10	6.90	Botto et al. (2005)	-25.40	-0.4	Kuramoto e Minagawa (2001)			
-16.30	4.90	Botto et al. (2005)	-25.80	2.8	Kuramoto e Minagawa (2001)			
-18.20	1.20	Kon et al. (2007)	-28.50	6.4	Fry e Smith III (2002)			
-17.50	1.20	Kon et al. (2007)	-30.80	7.3	Fry e Smith III (2002)			
-15.40	6.50	Kanaya et al. (2008)	-26.80	6.1	Fry e Smith III (2002)			
-14.80	7.70	Kanaya et al. (2008) *apud* Ito (2002)	-27.30	7.2	Fry e Smith III (2002)			
-19.00	6.00	Galván et al. (2008)	-28.10	5.5	Fry e Smith III (2002)			

-21.38	6.08	Prasad e Ramanathan (2009)	-27.50	5.5	Fry e Smith III (2002)
-20.20	2.30	Tue et al. (2012)	-30.00	-3.4	Fry e Smith III (2002)
-19.90	7.60	Vafeiadou et al. (2014)	-29.60	-1.4	Fry e Smith III (2002)
-19.00	2.30	Bui e Lee (2014)	-27.90	4.1	Bouillon et al. (2002)
-14.60	-	Oakes e Eyre (2014)	-26.70	11.4	Wooller et al. (2003)
-17.90	3.20	Shahraki et al. (2014)	-26.50	12.3	Wooller et al. (2003)
-13.10	2.00	Shahraki et al. (2014)	-27.20	9.1	Wooller et al. (2003)
-13.80	6.00	Rossi et al. (2015)	-32.80	0.5	Macia (2004)
			-30.10	0.8	Macia (2004)
			-26.98	0.73	AbedNavandi e Dworrschak (2005)
			-	3.24	Muzuda e Shunula (2006)
			-	2.67	Muzuda e Shunula (2006)
			-29.10	-1.10	Kon et al. (2007)
			-29.20	2.00	Kon et al. (2007)
			-28.08	7.80	Prasad e Ramanathan (2009)
			-28.31	5.48	Prasad e Ramanathan (2009)
			-27.60	2.6	Herbon e Nordhaus (2013)
			-29.50	4.2	Herbon e Nordhaus (2013)
			-27.70	5.5	Bui e Lee (2014)
			-28.20	4.6	Shahraki et al. (2014)
			-28.90	5.4	Shahraki et al. (2014)
			-24.07	3.40	Claudino et al. (2015)
			-28.93	3.49	Claudino et al. (2015)
			-26.83	0.00	Claudino et al. (2015)
			-23.96	4.01	Claudino et al. (2015)
			-26.67	1.58	Claudino et al. (2015)
			-26.90	0.52	Claudino et al. (2015)
Média (±DP)			Média (±DP)		Média (±DP)	
-16.37 (± 2.30)	**5.00** (± 3.21)		**-27.59** (± 1.53)	**3.86** (± 3.38)	**-22.21** (± 2.83)	**7.71** (± 2.98)

3. Resultados

3.1. Fatores abióticos

A presença das espécies está relacionada com o nível de umidade do sedimento (ANOVA de duas vias aninhada, *U. maracoani*/*U. leptodactyla*/*U. thayeri*: $F_{(2,114)} = 518.43$, $P < 0.001$)**,** sendo que *U. leptodactyla* está sujeito a menores níveis de umidade do sedimento durante os picos de maré baixa de sizígia, enquanto *U. maracoani* tem mais água disponível. Além disso, a umidade do sedimento também diferiu entre populações da mesma espécie (ANOVA de duas vias aninhada, população 1/população 2: $F_{(3,114)} = 29.80$, $P < 0.001$), demonstrando interferência da localidade da população na umidade do sedimento (Figura 1), exceto para *U. leptodactyla*. A espécie *Uca maracoani* está sujeita a salinidades mais altas, que não diferem entre suas populações, enquanto a salinidade das áreas colonizadas por *U. leptodactyla* e *U. thayeri* sofrem grande interferência de sua localidade (ANOVA de duas vias aninhada: salinidade entre espécies, *U. maracoani*/*U. leptodactyla*/*U. thayeri*: $F_{(2,114)} = 124.80$,

P < 0.001; e entre populações da mesma espécie, população 1/população 2: $F_{(3,114)} = 279.95$, P < 0.001; Figura 2).

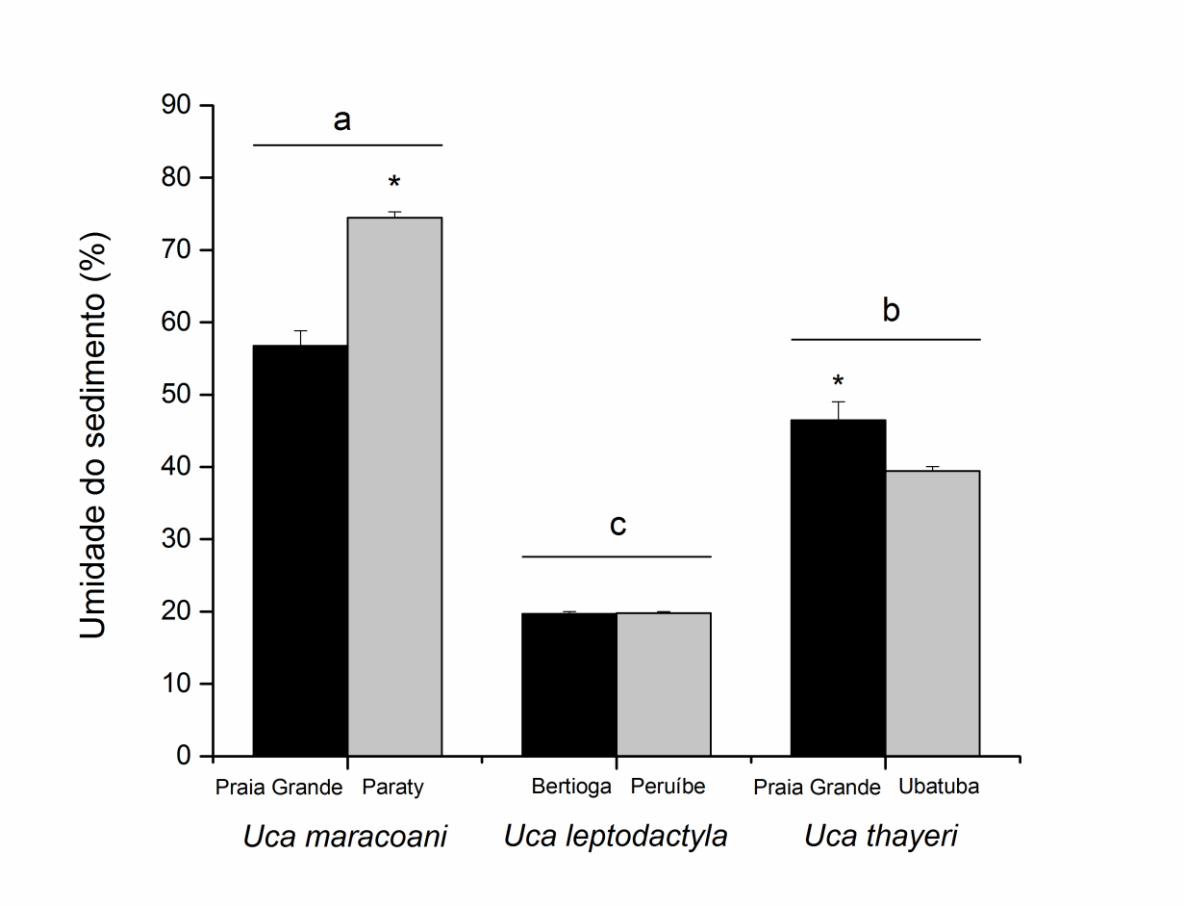


Figura 1: Média (±EP) do teor de umidade do sedimento (%) durante o pico da maré baixa de sizígia diurna para duas populações de três espécies de caranguejos do gênero *Uca*. Populações da mesma espécie estão representadas no eixo 'x' pelo nome da cidade onde elas foram amostradas (Populações de *U. maracoani*: Praia Grande e Paraty; populações de *U. leptodactyla*: Bertioga e Peruíbe; e populações de *U. thayeri*: Praia Grande e Ubatuba). Diferentes letras indicam diferenças estatísticas entre espécies, e asterisco indica diferença estatística entre populações da mesma espécie (P < 0.001 entre espécies e entre populações da mesma espécie).

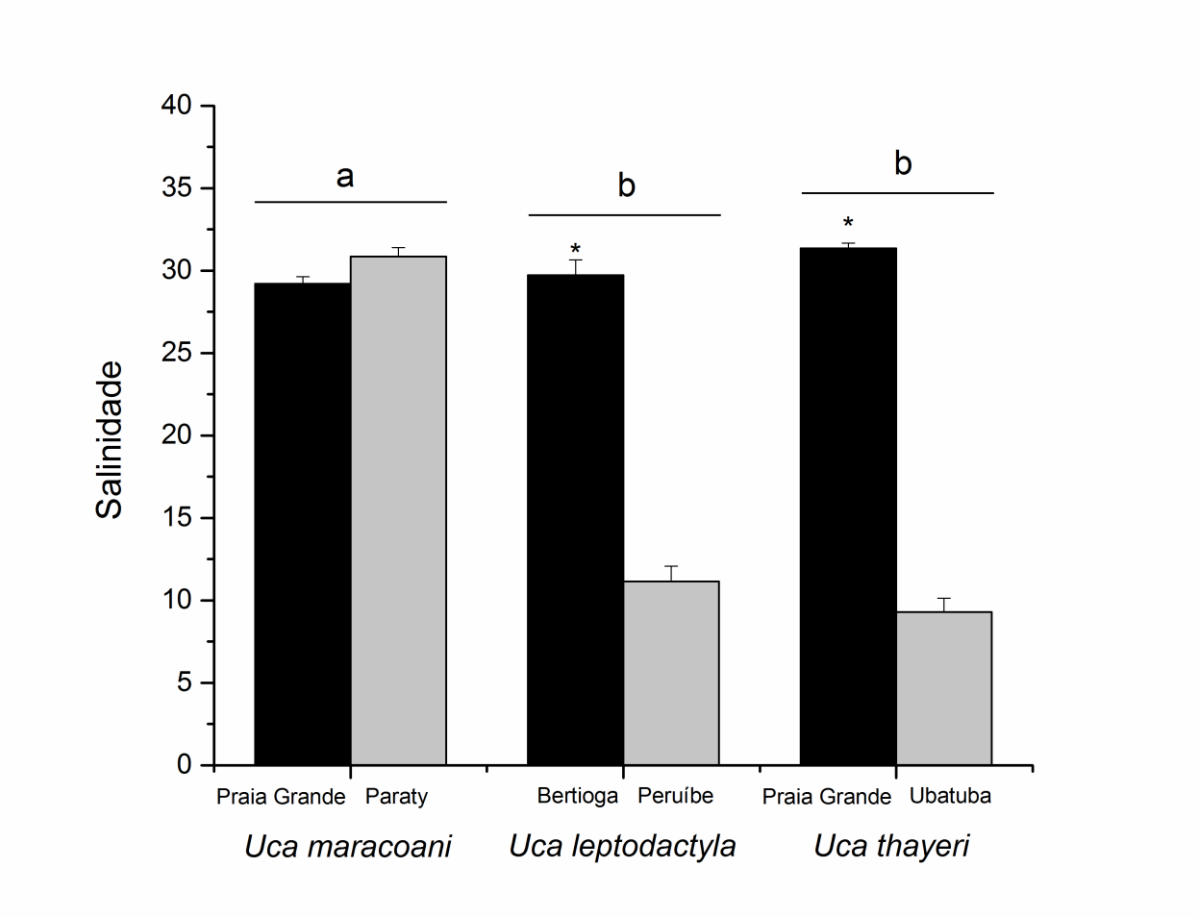


Figura 2: Média (±EP) da salinidade da água intersticial do sedimento durante o pico da maré baixa de sizígia diurna para duas populações de três espécies de caranguejos do gênero *Uca*. Populações da mesma espécie estão representadas no eixo 'x' pelo nome da cidade onde elas foram amostradas (Populações de *U. maracoani*: Praia Grande e Paraty; populações de *U. leptodactyla*: Bertioga e Peruíbe; e populações de *U. thayeri*: Praia Grande e Ubatuba). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre espécies e asterisco indica diferença estatística entre populações da mesma espécie ($P < 0.001$ entre espécies e entre populações da mesma espécie).

3.2. Recursos alimentares

3.2.a. Quantidade de alimento disponível

A quantidade de matéria orgânica na superfície do sedimento diferiu entre as espécies, mas foi a mesma entre populações da mesma espécie (ANOVA de duas vias aninhada: % MO entre espécies, *U. maracoani*/*U. leptodactyla*/*U. thayeri*: $F_{(2,114)} = 451.95$, $P < 0.001$; e entre populações da mesma espécie, população 1/população 2: $F_{(3,114)} = 0.093$, $P = 0.96$). Áreas de *U. leptodactyla* apresentam valores mais baixos (Figura 3). A quantidade de clorofila *a* também diferiu entre as três espécies, mas apenas em *U. maracoani* houve diferença desse fator entre populações da mesma espécie (ANOVA de duas vias aninhada: clorofila *a* entre espécies, *U. maracoani*/*U. leptodactyla*/*U. thayeri*: $F_{(2,90)} = 49.54$, $P < 0.001$; e entre populações da mesma espécie, população 1/população 2: $F_{(3,90)} = 12.82$, $P < 0.001$; Figura 4).

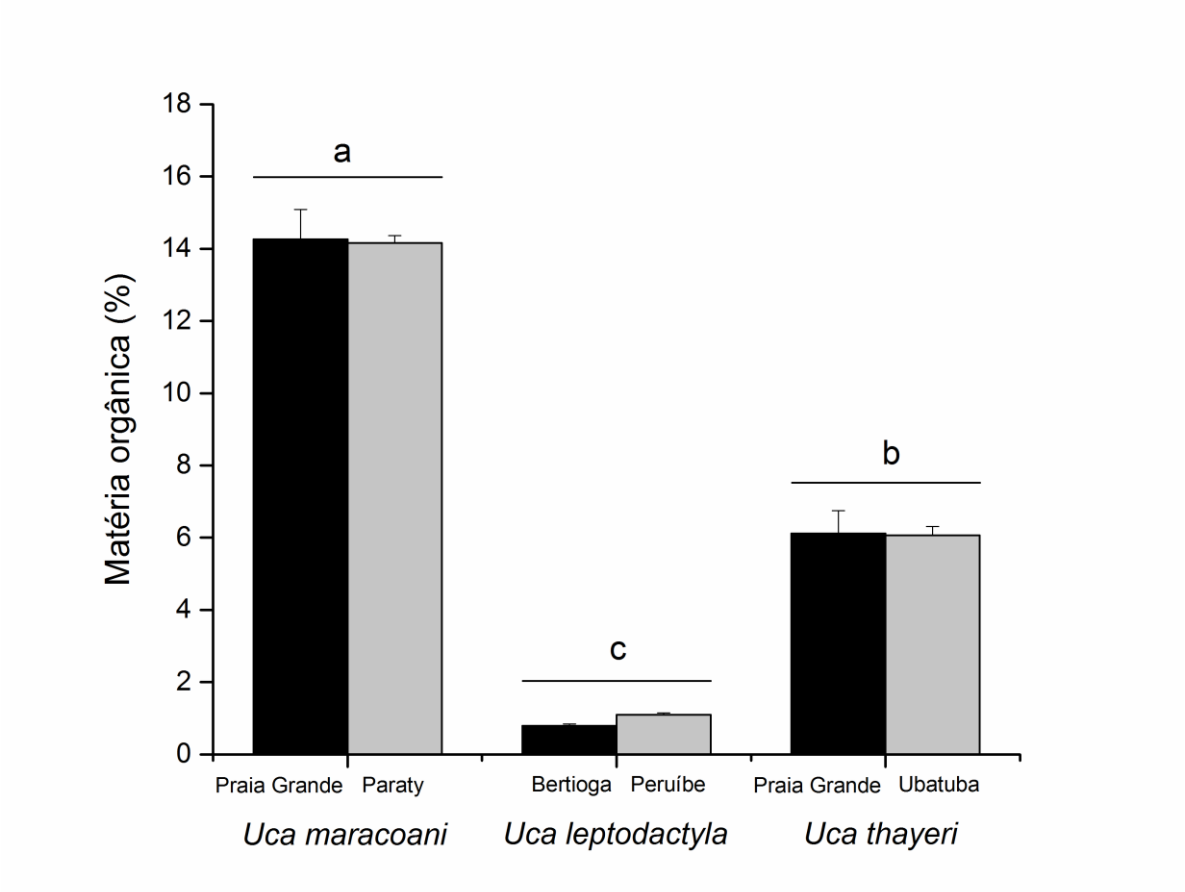


Figura 3: Média (±EP) do teor de matéria orgânica (%) da superfície do sedimento durante o pico da maré baixa de sizígia diurna para duas populações de três espécies de caranguejos

chama-maré. Populações da mesma espécie estão representadas no eixo ‘x’ pelo nome da cidade onde elas foram amostradas (Populações de *U. maracoani*: Praia Grande e Paraty; populações de *U. leptodactyla*: Bertioga e Peruíbe; e populações de *U. thayeri*: Praia Grande e Ubatuba). Letras diferentes indicam diferença estatística entre espécies (P < 0.001).

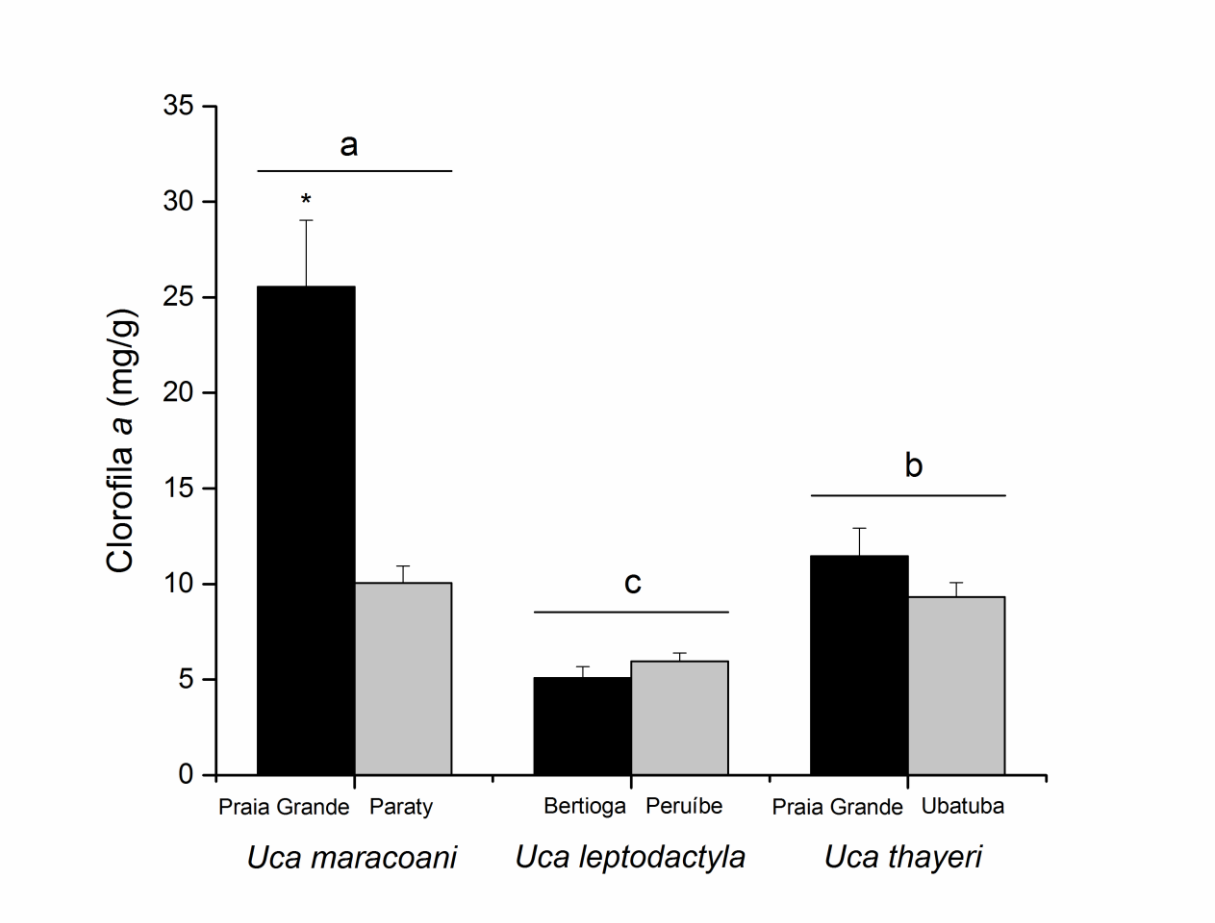


Figura 4: Média (±EP) de clorofila *a* (mg/g) da superfície do sedimento durante o pico da maré baixa de sizígia diurna para duas populações de três espécies de caranguejos chama-maré. Populações da mesma espécie estão representadas no eixo ‘x’ pelo nome da cidade onde elas foram encontradas (Populações de *U. maracoani*: Praia Grande e Paraty; populações de *U. leptodactyla*: Bertioga e Peruíbe; e populações de *U. thayeri*: Praia Grande e Ubatuba). Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre espécies, e asterisco indica diferença estatística entre populações da mesma espécie (P < 0.001 entre espécies e entre populações da mesma espécie).

3.2.b. Alimento consumido

As populações de mesma espécie possuem razões isotópicas similares tanto para carbono quanto para nitrogênio (Figura 5). Os valores obtidos para *U. leptodactyla* (Bertioga: $\delta^{13}C$ = -16.13 ± 0.2, $\delta^{15}N$ = 5.10 ± 0.1; Peruíbe: $\delta^{13}C$ = -17.34 ± 0.3, $\delta^{15}N$ = 5.33 ± 0.07), e *U. maracoani* (Praia Grande: $\delta^{13}C$ = -17.03 ± 0.2, $\delta^{15}N$ = 4.91 ± 0.1; Paraty: $\delta^{13}C$ = -17.11 ± 0.2, $\delta^{15}N$ = 5.25 ± 0.2) foram próximos. Os valores dessas espécies foram maiores para carbono e menores para nitrogênio quando comparados com os valores obtidos para *U. thayeri* (Praia Grande: $\delta^{13}C$ = -21.86 ± 0.1, $\delta^{15}N$ = 7.22 ± 0.02; Ubatuba: $\delta^{13}C$ = -23.01 ± 0.06, $\delta^{15}N$ = 7.06 ± 0.2). As razões isotópicas de *U. leptodactyla* e *U. maracoani* são similares àquelas encontradas para microfitobentos estuarino ($\delta^{13}C$ = -16.37 ± 2.30, $\delta^{15}N$ = 5.0 ± 3.21), e os valores de *U. thayeri* estão próximos àqueles encontrados para fitoplâncton estuarino ($\delta^{13}C$ = -22.21 ± 2.83; $\delta^{15}N$ = 7.71 ± 2.98). Nenhuma das espécies teve valores compatíveis com aqueles descritos para folhas de mangue ($\delta^{13}C$ = -27.59 ± 1.53; $\delta^{15}N$ = 3.86 ± 3.38).

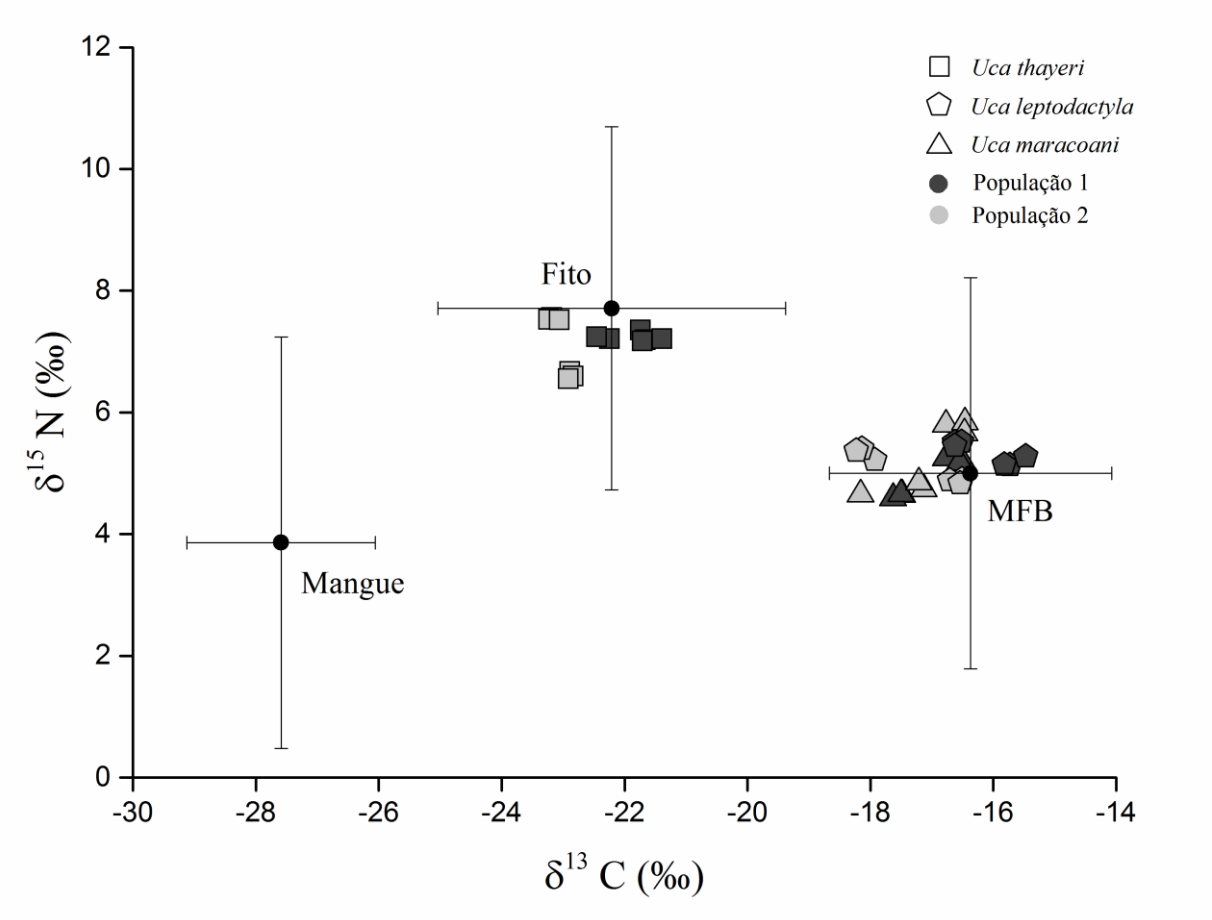


Figura 5: Valores do enriquecimento relativo natural $\delta^{15}N$ versus $\delta^{13}C$ para produtores primários estuarinos baseados na literatura (Mangue: folhas da vegetação de manguezais, Fito: fitoplâncton, e MFB: microfitobentos), representados pelos círculos pretos (média ±DP) e para as três espécies de caranguejos chama-maré, representadas por quadrados (*U. thayeri*), triângulos (*U. maracoani*) e pentágonos (*U. leptodactyla*). Cada população possui n = 6 e populações da mesma espécie estão representadas pelo mesmo símbolo com cores diferentes.

4. Discussão

Nós demonstramos que a distância filogenética entre espécies de caranguejos do gênero *Uca* não determina se as características dos habitats ocupados por elas serão similares ou distintas. É possível que mesmo populações da mesma espécie estejam sujeitas a variações nos níveis de determinados fatores ambientais. Entretanto, existe diferença entre os recursos

alimentares consumidos por espécies mais e menos derivadas utilizadas neste estudo. Apesar das grandes variações nas quantidades de alimento (matéria orgânica e clorofila *a*) entre as áreas colonizadas pelas espécies, *U. maracoani* e *U. leptodactyla* possuem uma alimentação baseada em microfitobentos, enquanto *U. thayeri* possui alimentação baseada em fitoplâncton. A derivação do grupo permitiu que as espécies colonizassem áreas com diferentes fontes de alimento, como as regiões dentro da floresta de mangue, mas o consumo de diferentes tipos de alimento também pode representar uma pressão seletiva dentro do grupo.

Não é possível gerar um agrupamento das espécies menos derivadas em função dos valores dos fatores abióticos de seus habitats, refutando nossa hipótese. Alguns fatores abióticos diferiram entre populações da mesma espécies, o que demonstra que eles não são responsáveis por limitar a distribuição de todas as espécies de caranguejos chama-maré nos estuários. Estudos anteriores demonstraram que algumas espécies de caranguejos chama-maré habitam (Masunari, 2006; presente estudo), ou poderiam habitar (Thurman, 2003; Shock et al., 2009; Colpo e Negreiros-Fransozo, 2011) áreas que possuem diferentes níveis de fatores abióticos que classicamente são considerados determinantes na distribuição das espécies, como salinidade, umidade, temperatura e granulometria do sedimento. Além disso, a manutenção de alguns fatores abióticos na região interna das tocas pode evitar que os indivíduos estejam sujeitos a grandes variações no ambiente (Powers e Cole, 1976; Thongtham e Kristensen, 2003; Chan et al., 2006). Sendo assim, concluímos que esses fatores abióticos, atuando isoladamente, não são limitantes da distribuição das espécies de caranguejos chama-maré ao longo de um estuário, seja pela capacidade dos caranguejos de tolerá-los ou evitar suas variações. Sendo assim, em uma variação não letal, esses fatores não determinam o limite de ocorrência da espécie (Sexton et al., 2009).

Costa e Negreiros-Fransozo (2001) observaram que algumas espécies brasileiras apresentam correlação positiva com a granulometria do sedimento, enquanto outras possuem tal relação com umidade do sedimento e matéria orgânica. Mokhtari et al. (2015) encontraram associação entre a granulometria e a distribuição das espécies. Nossos resultados também apontaram que alguns fatores são encontrados em escalas específicas para determinadas

espécies, como umidade para *U. leptodactyla*. Devido aos padrões observados, podemos concluir que alguns fatores abióticos podem estar associados ou interferir na motivação que leva os caranguejos a assentarem e/ou habitarem áreas específicas. O fator salinidade foi o único que permitiu um paralelo com a derivação dentro do grupo. A espécie *U. maracoani* foi encontrada apenas sob altas salinidades, enquanto as outras estiveram sujeitas a grandes variações desse parâmetro. Thurman et al. (2013) também encontraram valores mais altos de salinidade para *U. maracoani* dentre as espécies brasileiras. No geral, caranguejos chama-maré possuem ótimas capacidades osmorregulatórias (Wright et al., 1984; Thurman, 2003), mas a capacidade de lidar com grandes variações de salinidade em crustáceos decápodes está relacionada com a saída do ambiente marinho em direção ao ambiente dulcícola (Augusto et al., 2009). Devido ao seu caráter ancestral e as características de seu habitat, é possível que a distribuição de *U. maracoani* ainda esteja condicionada a locais com níveis de salinidade superiores a de outras espécies do gênero.

Nossos resultados apresentam contrastes com a literatura quanto a quantidade de alimento nos diferentes microhabitats (vegetados x não vegetados, exemplo: Nobbs et al., 2003; Kon et al., 2007). Os valores mais altos de matéria orgânica não foram encontrados em áreas vegetadas, e os valores de clorofila *a* não apresentaram relação com a presença ou ausência de vegetação. Tais variações podem ter sido provocadas pela interferência de outros elementos ambientais, como granulometria e posição em relação a maré (Jesus et al., 2009). Matéria orgânica foi o elemento que apresentou valores mais específicos para cada espécie. Provavelmente, a quantidade de matéria orgânica no sedimento, ou a combinação de outros fatores que alteram a sua distribuição, como vegetação (Nobbs et al., 2003), granulometria (Gireeshkumar et al., 2013), hidrodinâmica local (Tue et al., 2012) e atividade microbiana (Fabiano e Donavaro, 1994; Hu et al., 2014), influencie os caranguejos, ou atuem como um sinal específico para o assentamento das larvas nessas áreas. Entretanto, avaliações conjuntas desses elementos precisam ser realizadas para identificar a fonte de influência sobre os caranguejos. De acordo com nossos dados, a quantidade de alimento no habitat não tem relação

com a derivação das espécies, já que a espécie mais derivada ocupa áreas com valores intermediários de matéria orgânica e clorofila *a* em relação às menos derivadas.

A análise da razão dos isótopos estáveis demonstrou que a disponibilidade de alimento não se relaciona diretamente com a assimilação de alimento. Mesmo habitando regiões com quantidades muito diferentes de matéria orgânica e clorofila *a*, as espécies menos derivadas *U. maracoani* e *U. leptodactyla* possuem dieta baseada em microfitobentos. A espécie mais derivada tem uma alimentação baseada em fitoplâncton. Nenhuma das espécies apresentou dieta baseada em detritos de mangue, mesmo com elevados valores de matéria orgânica em algumas localidades. France et al. (1998) e Kon et al. (2007) demonstraram que a disponibilidade de recursos alimentares para organismos bentônicos em manguezais, inclusive caranguejos chama-maré, é heterogênea, mas o enriquecimento relativo natural de isótopos estáveis dos animais indica o maior consumo de um alimento em detrimento de outros. Nesse estudo, houve maior consumo de microalgas em relação a matéria orgânica do sedimento. As microalgas são a fonte mais rica de nitrogênio nos detritos de mangue (Andersen e Kristensen, 2002; Thongtham e Kristensen, 2005; Kristensen, 2008), o que pode explicar a dieta baseada em microalgas encontrada nesse estudo. Kon et al. (2007) demonstraram que os valores do enriquecimento relativo natural de isótopos estáveis da matéria orgânica particulada do sedimento dentro de florestas de mangue, refletiam uma combinação de detritos vegetais e fitoplâncton. Essa deposição de fitoplâncton no sedimento dos manguezais ou a atividade de alimentação de *U. thayeri* durante a maré alta (dados não publicados) podem explicar o consumo desse recurso por esta espécie. A granulometria fina do sedimento (Jesus et al., 2006), e a presença de fitoplâncton disponível nas florestas de mangue também ajudam a explicar os valores de clorofila *a* encontrados nessas região, superiores as áreas não vegetadas ocupadas por *U. leptodatyla*.

A seleção de alimento pelos caranguejos violonista é feita pelo segundo maxílipede, e a presença de diferentes tipos de cerdas em diferentes quantidades é relacionada com a granulometria do sedimento (Millller, 1961). A proposta mais aceita é que a quantidade de cerdas em formato de colher está positivamente relacionada com sedimento de maior granulometria. Entretanto, essa questão ainda apresenta lacunas devido à existência de espécies

que não seguem o padrão proposto (*U. pugnax*, Robertson e Newell, 1982; *U. subcylindrica* em Thurman II, 1984; *U. rapax* e *U. burgersi* em Costa e Negreiros-Fransozo, 2001; *U. maracoani* em Colpo e Negreiros-Fransozo, 2013). Para as espécies avaliadas no presente estudo, *U. thayeri* possui menos cerdas em formato de colher, levemente curvadas, enquanto *U. maracoani* e *U. leptodactyla* possuem muitas cerdas em formato de colher, com forte curvatura no segundo maxílipede (Colpo e Negreiros-Fransozo, 2013). Sugerimos, então, uma possível relação da morfologia das cerdas com o tipo de alimento, ao invés da granulometria do sedimento, para essas espécies. Essa variação em um traço morfológico pode estar relacionada com a pressão seletiva gerada pelas diferenças nas características da fonte de alimento, como no caso clássico dos tentilhões de Darwim (Boag e Grant, 1981). Seleção e evolução em sistemas presa-predador são bem descritos (Brodie e Brodie, 1999; Abrams, 2000), e corridas armamentistas envolvendo alterações morfológicas entre caranguejos e suas presas também são conhecidas (Edgell e Rochette, 2007, 2009). Dessa forma, apontamos que os tipos de recursos alimentares disponíveis e consumidos por esses caranguejos devem ser considerados em discussões que abordem a filogenia e evolução do grupo. Damos especial atenção a necessidade da inclusão de variáveis bióticas em estudos que avaliem a distribuição de caranguejos do gênero *Uca*.

5. Conclusão

Estudos anteriores sugerem que a limitação da distribuição de espécies de caranguejos do gênero *Uca* estão relacionadas a fatores ambientais, especialmente abióticos. Nossos resultados demonstraram que algumas espécies habitam áreas com valores de fatores abióticos e/ou recursos alimentares específicos, porém populações da mesma espécie podem estar sujeitas a diferentes valores de alguns desses fatores, demonstrando que tais fatores não são responsáveis pelo o limite de ocorrência da espécie. Com exceção da salinidade, não observamos um padrão de derivação em função da variação de um fator ambiental entre espécies, o que demonstra um derivação independentemente dentro de cada espécie, que respondem de diferentes formas as pressões. Matéria orgânica foi o único elemento específico dentro de cada espécie e diferindo entre elas, sugerindo que esse elemento pode estar

relacionado com a distribuição das espécies de alguma forma. A fonte de alimento parece ser um fator intimamente relacionado com a distribuição local dos caranguejos chama-maré. As espécies menos derivadas tem a dieta baseada no mesmo recurso alimentar, que difere da mais derivada, demonstrando que a relação do caranguejo com o tipo de alimento pode ser um item importante na evolução do grupo. Com esse estudo esperamos propor novas perspectivas para análises que abordem conjuntamente fatores bióticos, relações bióticas e evolução no gênero *Uca*, a fim de elucidar questões sobre a ecologia desses organismos, como a distribuição mundial e local das espécies, e a interação entre elas.

6. Agradecimentos

Agradecemos aos companheiros de laboratório e amigos que colaboraram nas coletas de dados em campo e nas discussões científicas. Agradecemos também suporte técnico oferecido pelo Laboratório de Ecologia e Comportamento Animal (LABECOM) - Unesp CLP, pelo Laboratório de Bioprospecção de Produtos Naturais (LBPN) - Unesp CLP, pelo Centro de Isótopos Estáveis Ambientais em Ciência da Vida (CIE) - Unesp IBB e pelo Instituto de Biociências - Câmpus do Litoral Paulista da Unesp. O financiamento do estudo foi realizado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

7. Referências bibliográficas

Abed-Navandi D, Dworschak PC (2005) Food sources of tropical thalassinidean shrimp: a stable-isotope study. Mar Ecol – Prog Ser 291: 159-168.

Abimorad EG, Ducatti C, Castellani D, Jomori RK, Portella MC, Carneiro DJ (2014) The use of stable isotopes to investigate the effects of supplemental lysine and methionine on protein turnover and amino acid utilization in paci, *Piaractus mesopotamicus*, juveniles. Aquaculture 433: 119-124.

Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. Ann Rev Ecol Syst 31: 79-105.

Alongi DM (1994) Zonation and seasonality of benthic primary production and community respiration in tropical mangrove forests. Oecologia 98 (3-4): 320-327.

Alongi DM (2002) Present state and future of the world's mangrove forests. Environ Conserv 29 (3): 331-349.

Andresen M, Kristensen E (2002) The importance of bacteria and microalgae in the diet of the deposit-feeding polychaete *Arenicola marina*. Ophelia 56 (3): 179-196.

Augusto A, Pinheiro AS, Greene JL, Laure HJ, McNamara JC (2009) Evolutionary transition to freshwater by ancestral marine palaemonids: evidence from osmoregulation in a tide pool shrimp. Aquat Biol 7: 113-122.

Boag PT, Grant PR (1981) Intense natural selection in population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. Science 214: 82-85.

Botto F, Valiela I, Iribarne O, Martinetto P, Albert J (2005) Impact of Burrowing crab on C and N sources, control, and transformations in sediments and food webs of SW Atlantic estuaries. Mar Ecol – Prog Ser 293: 155-164.

Bouillon S, Koedam N, Raman AV, Dehairs F (2002) Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. Oecologia 130: 441-448.

Brodie III ED, Brodie Jr ED (1999) Predator-prey arms race. Bioscience 49 (7): 557-568.

Bui THH, Lee SY (2014) Does 'you are what you eat' apply to mangrove grapsid crabs? PLoS One 9(2): e89074. doi:10.1371/journal.pone.0089074.

Chan BKK, Chan KKY, Leung PCM (2006) Burrow architecture of the ghost crab *Ocypode ceratophthalma* on a sandy shore in Hong Kong. Hydrobiologia 560: 43-49.

Christy JH (1989) Rapid development of megalopae of fiddler crab *Uca pugilator* reared over sediment: implication for models of larval recruitment. Mar Ecol – Prog Ser 57:259-265.

Claudino MC, Pessanha ALM, Araújo FG, Garcia AM (2015) Trophic connectivity and basal food sources sustaining tropical aquatic consumers along a mangrove to ocean gradient. Estuar Coast Shelf S 167: 45-55.

Cloern JE, Canuel EA, Harris D (2002) Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of San Francisco Bay estuarine system. Limnol Oceanogr 47(3): 713-729.

Colpo KD, Negreiros-Fransozo ML (2011) Sediment particle selection during feeding behaviour by four species of genus *Uca* (Brachyura, Ocypodidae). Crustaceana 84 (5-6): 721-734.

Colpo KD, Negreiros-Fransozo ML (2013) Morphological diversity of setae on the second maxilliped of fiddler crabs (Decapoda: Ocypodidae) from the southwestern Atlantic coast. Invertebr Biol 132 (1): 38-45.

Costa TM, Negreiros-Fransozo ML (2001) Morphological adaptation of the second maxilliped in semiterrestrial crabs of the genus *Uca* Leach, 1814 (Decapoda, Ocypodidae) from a subtropical Brazilian mangrove. Nauplius 9 (2): 123-131.

Couch CA (1989) Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. Estuar Coast Shelf S 28: 433-441.

Cowen RK, Sponaugle S (2009) Larval dispersal and marine population connectivity. Annu Rev Marine Sci 1: 443-466.

Craft CB, Broome SW, Seneca ED, Showers WJ (1988) Estimating sources of soil organic matter in natural and transplanted estuarine marshes using stable isotopes of carbon and nitrogen. Estuar Coast Shelf S 26: 633-641.

Crane J (1975) Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: genus *Uca*. Princeton University Press, Princeton.

Créach V, Schricke MT, Bertru G, Mariotti A (1997) Stable isotopes and gut analysis to determine feeding relationship in saltmarsh macroconsumers. Estuar Coast Shelf S 44: 599-611.

Croll GA, McClintock JB (2000) An evaluation of lekking behavior in the fiddler crab *Uca* spp. J Exp Mar Biol Ecol 254: 109-121.

Cumming G, Fidler F, Vaux VL (2007) Error bars in experimental biology. J Cell Biol 177 (1): 7-11.

Currin CA, Newell SY, Paerl HW (1995) The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: consideration based on multiple stable isotope analysis. Mar Ecol – Prog Ser 121: 99-116.

DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim Cosmochim Ac 42: 495-506.

Dittel AI, Epifanio CE, Schwalm SM, Fantle MS, Fogel ML (2000) Carbon and nitrogen sources for juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* in coastal wetlands. Mar Ecol – Prog Ser 194: 103-112.

Ducatti C, Sartori MMP, Denadai JC, Costa VE, Pelícia VC, Macari M (2016) Modelling and determination of metabolic pools by stable carbon isotopes in the avian duodenal mucosa and albumen. J Anim Physiol Anim Nutr 100: 77-84.

Edgell TC, Rochette R (2007) Geographic correlation between reciprocally adaptive traits on an exotic decapod predator and native gastropod prey: evidence of an arms race? Evol Ecol Res 9: 579-597.

Edgell TC, Rochette R (2009) Prey-induced changes to a predator's behavior and morphology: Implications for a shell-claw covariance in the northwest Atlantic. J Exp Mar Biol Ecol 382: 1-7.

Ewa-Oboho IO (1993) Substratum preference of the tropical estuarine crabs, *Uca tangeri* Eydoux (Ocypodidae) and *Ocypode cursor* Linne (Ocypodidae). Hydrobiologia 271: 119-127.

Fabiano M, Danovaro R (1994) Composition of organic matter in sediments facing a river estuary (Tyrrhenian Sea): relationships with bacteria and microphytobenthic biomass. Hydrobiologia 277: 71-84.

Fogel ML, Cifuentes LA, Velinsky DJ, Sharp JH (1992) Relationship of carbon availability in estuarine phytoplankton to isotopic composition. Mar Ecol – Prog Ser 82: 291-300.

France R (1998) Estimating the assimilation of mangrove detritus by fiddler crabs in Laguna Joyuda, Puerto Rico, using dual stable isotopes. J Trop Ecol 14: 413-425.

Fry B, Smith III TJ (2002) Stable isotope study of red mangroves and filter feeders from the Shark River Estuary, Florida. B Mar Sci 70 (3): 871-890.

Galván K, Fleeger JW, Fry B (2008) Stable isotope addition reveals dietary importance of phytoplankton and microphytobenthos to saltmarsh infauna. Mar Ecol – Prog Ser 359: 37-49.

Gearing JN, Gearing PJ, Rudnick DT, Requejo AG, Hutchins MJ (1984) Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. Geochim Cosmochim Ac 48: 1089-1098.

Gilg MR, Hilbish TJ (2003) The geography of marine larval dispersion: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. Ecology 84 (11): 2989-2998.

Giokas S, Páll-Gergely B, Mettouris O (2013) Nonrandom variation on morphological traits across environmental gradients in a land snail. Evol Ecol 28 (2): 323-340.

Gireeshkumat TR, Deepulal PM, Chandramohanakumar N (2013) Distribution and sources of sedimentary organic matter in a tropical estuary, south west coast of India (Cochin estuary): A baseline study. Mar Pollut Bull 66: 239-245.

González-Salazar C, Stephens CR, Marquet PA (2013) Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factor as mediators of species' distributions. Ecol Model 248:57-70.

Hayase S, Ichikawa T, Tanaka K (1999) Preliminary report on stable isotope ratio analysis for samples from Matang mangrove brackish water ecosystem. JARQ – Jpn Agr Res Q 33: 215-221.

Heiri O, Lotter AF, Lemcke G (2001) Loss on ignition as a method for estimating organic matter and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. J Paleoliminol 25:101-110.

Herbon CM, Nordhaus I (2013) Experimental determination of stable carbon and nitrogen isotope fractionation between mangrove leaves and crabs. Mar Ecol – Prog Ser 490: 91-105.

Herman PMJ, Middelburg JJ, Widdows J, Lucas CH, Heip CHR (2000) Stable isotope as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. Mar Ecol – Prog Ser 204: 79-92.

Hoffman JA, Katz J, Bertness MD (1984) Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal abundance in salt marsh habitat. J Exp Mar Biol Ecol 82: 161-174.

Hoffman JC, Bronk DA, Olney JE (2008) Organic matter sources supporting lower food web production in the tidal freshwater portion of the York River Estuary, Virginia. Estuar Coast 31: 898-911.

Holliday CH (1985) Salinity-induced changes in gill Na, K-ATPase activity in the muddy fiddler crab, *Uca pugnax*. J Exp Zool 233: 199-208.

Howe ER, Simenstad CA (2011) Isotopic determination of food web origins in restoring and ancient estuarine wetlands of San Francisco Bay and Delta. Estuar Coast 34: 597-617.

Hsieh HL, Chen CP, Chen YG, Yang HH (2002) Diversity of benthic organic matter flow through polychaeta and crabs in a mangrove estuary: $\delta^{13}C$ and $\delta^{34}S$ signals. Mar Ecol – Prog Ser 227: 145-155.

Hu Y, Wang L, Tang Y, Li Y, Chen J, Xi X, Zhang Y, Fu X, Wu J, Sun Y (2014) Variability in soil microbial community and activity between coastal and riparian wetlands in the Yangtze River estuary – Potential impacts on carbon sequestration. Soil Biol Biochem 70: 221-228.

Icely ID, Jones DA (1978) Factors affecting the distribution of the genus *Uca* (Crustacea: Ocypodidae) on an east African shore. Estuar Coast Mar Sci 6: 315-325.

Jensen RA, Morse DE (1984) Intraspecific facilitation of larval recruitment: gregarious settlement of the polychaeta *Phragmatopoma californica* (Fewkes). J Exp Mar Biol Ecol 83: 107-126.

Jesus B, Mendes CR, Brotas V, Paterson CR (2006) Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. J Exp Mar Biol Ecol 332: 60-74.

Jesus B, Brotas V, Robeiro L, Mendes CR, Cartaxana P, Paterson DM (2009) Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. Cont Shelf Res 29: 1624-1634.

Kanaya G, Takagi S, Kikuchi E (2008) Dietary contribution of the microphytobenthos to infaunal deposit feeders in an estuarine mudflat in Japan. Mar Biol 155: 543-553.

Kang CK, Sauriau PG, Richard P, Blanchard GF (1999) Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes – Óleron Bay, as determined by analysis of carbon and nitrogen stable isotopes. Mar Ecol – Prog Ser 187: 147-158.

Kang CK, Kim JB, Lee KS, Kim JB, Lee PY, Hong JS (2003) Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in costal bay system in Korea: dual stable C and N isotope analyses. Mar Ecol – Prog Ser 259: 79-92.

Kon K, Kurokura H, Hayashizaki K (2007) The role of microhabitats in food web benthic communities in a mangrove forest. Mar Ecol – Prog Ser 340: 55-62.

Kon K, Kurokura H, Tongnunui P (2010) Effects of the physical structure of mangrove vegetation on a benthic faunal community. J Exp Mar Biol Ecol 383: 171-180.

Kristensen E (2008) Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. J Sea Res 59: 30-43.

Kuramoto T, Minagawa M (2001) Stable carbon and nitrogen isotope characterization of organic matter in a mangrove ecosystem on the southwestern coast of Thailand. J Oceanogr 57: 421-431.

Laughlin DC, Abella SR (2007) Abiotic and biotic factors explain independent gradients plant community composition in ponderosa pine forest. 205: 231-240.

Lee SY (2000) Carbon dynamics of Deep Bay, eastern Pearl River estuary, China. II: Trophic relationships based on carbon- and nitrogen – stale isotopes. Mar Ecol – Prog Ser 205: 1-10.

Loneragan NR, Bunn SE, Kellaway DM (1997) Are mangrove and seagrasses source of organic carbon for penaeid prawns in a tropical Australian estuary? A multi stable-isotope study. Mar Biol 130: 289-300.

Lorenzen CJ (1967) Determination chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. Limnol Oceanogr 12(2): 343-346.

Macia A (2004) Primary carbon sources for juvenile penaeid shrimps in a mangrove-fringed bay of Inhaca Island, Mozambique: a dual carbon and nitrogen isotope analysis. WIO J Mar Sci 3(2): 151-161.

Márquez F, Vilela RAN, Lozada M, Bigatti G (2015) Morphological and behavioral differences in the gastropod *Trophon geversianus* associated to distinct environmental conditions, as revealed by a multidisciplinary approach. J Sea Res 95: 239-247.

Masunari S (2006) Distribuição e abundância de caranguejos *Uca* Leach (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. Rev Bras Zool 23(4): 901-914.

McLain DK, Pratt AE (2010) Food availability in beach and marsh habitats and the size of the fiddler crab claw, a sexually selected weapon and signal. Oikos 119: 508-513.

McGuinness KA (1994) The climbing behavior of *Cerithidea anticipate* (Mollusca: Gastropoda): The roles of the physical and biological factors. Aust J Ecol 19: 283-289.

Medina E, Francisco M (1997) Osmolality and $\delta^{13}C$ of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity. Estuar Coast Shelf S 45: 337-344.

Miller DC (1961) The feeding mechanism of fiddler crabs, with ecological considerations of feeding adaptations. Zoologica NY 46: 89-100.

Miller DC, Geider RJ, MacIntyre HL (1996) Microphytobenthos: The ecological role of the "secret garden 'of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. Estuaries 19 (2A): 202-2012.

Moens T, Luyten C, Middelburg JJ, Herman PMJ, Vincx M (2002) Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes. Mar Ecol – Prog Ser 234: 127-137.

Moens T, Bouillon S, Gallucci F (2005) Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes. J Mar Biol Assoc UK 85: 1401-1407.

Mokhtari M, Ghaffar MA, Usup G, Cob ZC (2015) Determination of key environmental factors responsible for distribution patterns of fiddler crabs in a tropical mangrove ecosystem. PLoS One 10 (1): e0117467.

Muzuda ANN, Shunula JP (2006) Stable isotope composition or organic carbon and nitrogen of two mangrove stands along the Tanzanian coast zone. Estuar Coast Shelf S 66: 447-458.

Nathan R (2001) The challenges of studying dispersal. Trends Ecol Evol 16(9): 481-483.

Newell RIE, Marshall N, Sasekumar A, Chong VC (1995) Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangrove as sources of nutrition for penaeid prawns and other costal invertebrates from Malaysia. Mar Biol 123: 595-606.

Ng PKL, Guinot D, Davie DJF (2008) Sytema brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. Raffles Bull Zool 17: 1-286.

Nobbs M (2003) Effects of vegetation differ among three species of fiddler crabs (*Uca* spp.). J Exp Mar Biol Ecol 284: 41-50.

Nomann BE, Pennings SC (1998) Fiddler crabs – vegetation interactions in hypersaline habitats. J Exp Mar Biol Ecol 225: 53-68.

Oakes JM, Eyre BD (2014) Transformation and fate of microphytobenthos carbon in subtropical, intertidal sediments: potential for long-term carbon retention revealed by ^{13}C-labeling. Biogeosciences 11: 1927-1940.

Paula J, Dornela M, Flores AAV (2003) Stratified settlement and moulting competency of brachyuran megalopae in Ponta Rasa mangrove swamp, Inhaca Island (Mozambique). Estuar Coast Shelf S 56: 325-337.

Pawlik JR (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 30: 273-335.

Pineda J, Porri F, Starczak V, Blythe J (2010) Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. J Exp Mar Biol Ecol 392: 9-21.

Primavera JH (1996) Stable carbon and nitrogen isotope ratios of penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Gumaras, Phillippines. Bull Mar Sci 58(3): 675-683.

Powers LW, Cole JF (1976) Temperature variation in fiddler crab microhabitats. J Exp Mar Biol Ecol 21: 141-157.

Prasad MBK, Ramanathan AL (2009) Organic matter characterization in a tropical estuarine-mangrove ecosystem of India: Preliminary assessment by using stable isotopes and lignin phenols. Estuar Coast Shelf S 84: 617-624.

Reinsel KA (2004) Impact of fiddler crab foraging and tidal inundation on an intertidal sandflat: season-dependent effects in one tidal cycle. J Exp Mar Biol Ecol 313: 1-17.

Ribeiro PD, Iribarne OO (2011) Coupling between microphytobenthic biomass and fiddler crab feeding. J Exp Mar Biol Ecol 407: 147-154.

Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in a estuarine Bay of Marennes - Oléron. Estuar Coast Shelf S 42: 347-360.

Riera P, Richard P , Grémare A, Blanchard G (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes – Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. Mar Ecol – Prog Ser 142: 303-309.

Robertson JR, Newell SY (1982) A study of particle ingestion by three fiddler crab species foraging on sandy sediments. J Exp Mar Biol Ecol 65: 11-17.

Rodelli MR, Gearing JN, Gearing PJ, Marshall N, Sasekumar A (1984) Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. Oecologia 61: 326-333.

Rodríguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. Mar Ecol – Prog Ser 97: 193-207.

Rosenberg MS (2001) The systematics and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. J Crustacean Biol 21 (3): 839-889.

Rossi F, Baeta A, Marques JC (2015) Stable isotope reveal habitat-related diet shifts in facultative deposit-feeders. J Sea Res 95 : 172-179.

Sasekumar A (1974) Distribution of macrofauna on a Malayan mangrove shore. J Anim Ecol 43(1): 51-69.

Schalk CM, Montaña CG, Springer L (2015) Morphological diversity and community organization of desert anurans. J Arid Environ 122: 132-140.

Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species range limits. Annu Rev Ecol Evol Syst 40: 415-436.

Shahraki M, Fry B, Krumme U, Rixen T (2014) Microphytobenthos sustain fish food webs in intertidal arid habitats: A comparison between mangrove-lined and un-vegetated creeks in the Persian Gulf. Estuar Coast Shelf S 149: 203-212.

Shock BC, Foran CM, Stueckle TA (2009) Effects of salinity stress on survival, metabolism, limb regeneration, and ecdysis in *Uca pugnax*. J Crustacean Biol 29 (3): 293-301.

Simith DBJ, Diele K (2008) Metamorphosis of mangrove crab megalopae, *Ucides cordatus* (Ocypodidae): Effects of interspecific versus intraspecific settlement cues. J Exp Mar Biol Ecol 362: 101-107.

Simith DBJ, Souza AS, Maciel CR, Abrunhosa FA, Diele K (2012) Influence of salinity on the larval development of fiddler crab *Uca vocator* (Ocypodidae) as an indicator of ontogenetic migration towards offshore waters. Helgol Mar Res 66: 77-85.

Simith DJB, Pires MAB, Brunhosa FA, Maciel CR, Diele K (2014) Is larval dispersal a necessity for decapod crabs from Amazon mangroves? Response of *Uca rapax* zoeae to different salinities and comparison with sympatric species. J Exp Mar Biol Ecol 451: 22-30.

Singh BK, Dawson LA, Macdonlad CA, Buckland SM (2009) Impact of biotic and abiotic interaction on soil microbial communities and functions: a field study. Appl Soil Ecol 41: 239-248.

Stribling JM, Cornwell JC (1997) Identification of important primary producers in a Chesapeake Bay tidal creek system using stable isotopes of carbon and sulfur. Estuaries 20 (1): 77-85.

Sullivan MJ, Mocreiff MA (1990) Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: evidence from multiple stable isotope analysis. Mar Ecol – Prog Ser 62: 149-159.

Thongtham N, Kristensen E (2003) Physical and chemical characteristics of mangrove crab (*Neoepisesarma versicolor*) burrows in the Bangrong mangrove forest, Phuket, Thailand; with emphasis on behavioural response to changing environmental conditions. Vie Milieu 53 (4): 141-151.

Thongtham N, Kristensen E (2005) Carbon and nitrogen balance of leaf-eating sesarmid crabs (*Neoepisesarma versicolor*) offered different food sources. Estuar Coast Shelf S 65: 2013-222.

Thompson WE, Molinaro PJ, Greco TM, Tedeschi JB, Holliday CW (1989) Regulation of hemolymph volume by uptake of sand capillary water desiccated fiddler crabs, *Uca pugilator* and *Uca pugnax*. Comp Biochem Physiol 94A (3): 531-538.

Thurman II CL (1984) Ecological notes on fiddler crabs of south Texas, with special reference to *Uca subcylindrica*. J Crust Biol 4 (4): 665-681.

Thurman C (2003) Osmoregulation by six species of fiddler crabs (*Uca*) from the Mississippi delta area in the northern Gulf of Mexico. J Exp Mar Biol Ecol 291: 233-253.

Thurman CL, Faria SC, McNamara JC (2013) The distribution of fiddler crabs (*Uca*) along the coast of Brazil: implications for biogeography of the western Atlantic Ocean. Mar Biodivers Rec 6 (e1): 1-21.

Tue NT, Quy TD, Hamaoka H, Nhuan MT, Omori K (2012) Sources and exchange of particulate organic matter in a estuarine mangrove ecosystem of Xuan Thuy National Park, Vietnam. Estuar Coast 35: 1060-1068.

Tue NT, Hamaoka H, Sogabe A, Quy TD, Nhuan MT, Omori K (2012) Food sources of macro-invertebrates in an important ecosystem of mangrove Vietnam determined by dual stable isotope signatures. J Sea Res 72: 14-21.

Underwood AJ (1997) Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge

Vafeiadou AM, Materatski P, Adão H, Troch MD, Moens T (2014) Resource utilization and trophic position of nematodes and harpacticoid copepods in and adjacent to *Zostera noltii* beds. Biogeosciences 11: 4001-4014.

von der Menden CEO, Cole VJ, McQuaid CD (2015) Do the threats of predation and competition alter larval behavior and selectivity and settlement under field condition? J Exp Mar Biol Ecol 471: 240-246.

Wright DA, Zanders IP, Pait A (1984) Ionic regulation in three species of *Uca*: a comparative study. Comp Biochem Physiol 78A (1): 175-179.

Wooller M, Smallwood B, Jacobson M, Fogel M (2003) Carbon and nitrogen stable isotopic variation in *Laguncularia racemosa* (L.) (white mangrove) from Florida and Belize: implications for trophic level studies. Hydrobiologia 499: 13-23.

Yoder JA, Tank JL, Rellinger EJ, Moore BE, Gribbins KM (2007) Difference in body size and water balance strategies between North Carolina and Florida populations of the sand fiddler crab, *Uca pugilator*. J Crustacean Biol 27 94): 560-564.

Zimmer RK, Butman CA (2000) Chemical signaling process in the marine environment. Biol Bull 198: 167-187.