

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

Programa de Pós-Graduação em Zoologia

DOUTORADO

**Estrutura, composição e dinâmica das interações de Anomura no
sublitoral consolidado do estado de São Paulo**

Alexandre Ribeiro da Silva

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

Botucatu - SP

2019

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

Programa de Pós-Graduação em Zoologia

DOUTORADO

**Estrutura, composição e dinâmica das interações de Anomura no
sublitoral consolidado do estado de São Paulo**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências de
Botucatu – UNESP – Universidade Estadual
Paulista para a obtenção do título de Doutor em
Zoologia

Alexandre Ribeiro da Silva

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

Botucatu – SP

2019

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: LUCIANA PIZZANI-CRB 8/6772

Silva, Alexandre Ribeiro.

Estrutura, composição e dinâmica das interações de
Anomura no sublitoral consolidado do estado de São Paulo
/ Alexandre Ribeiro Silva. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências
de Botucatu

Orientador: Antonio Leão Castilho
Capes: 20402007

1. Caranguejo. 2. Gastrópodes. 3. Biodiversidade.

Palavras-chave: Ermitão; Gastropoda; Porcellanidae; Scuba.

Agradecimentos

Primeiro de tudo tenho que agradecer a minha família, a minha mãe, Daisy, e meu pai, Gilberto, por todo o apoio durante minha vida e estes anos de pós-graduação. Agradeço também a minha irmã, Lara, por todo companheirismo e conversa desde sempre e para sempre. Agradeço também aos meus avós, Dona Tereza e Seu José, por todos estes anos juntos.

Agradeço a minha namorada, Carol, por todo companheirismo e paciência nesta reta final de doutorado, por todas as conversas, todas as discussões científicas, seja sobre caranguejo ou sobre rato, por todas as horas falando de pós-graduação e por todo o tempo juntos.

Agradeço a CAPES pela bolsa de doutorado concedida, bem como aos programas BIOTA Fapesp e CAPES CIMar que financiaram as coletas que culminaram na presente tese. Agradeço ao Prof. Dr. Antonio Leão Castilho pela amizade e orientação, por todas as conversas, reuniões e coletas, por ter me aceitado como aluno e por todo conhecimento transmitido. Agradeço aos Professores Ciro C. Z. Branco e Pitágoras Bispo por todas as conversas desde a época da graduação, e por serem exemplos de cientistas e pessoas em quem eu me espelho. Agradeço muito aos professores Rogério Cebola Caetano da Costa e Valter Cobo por todas as conversas sobre carcinologia dentro e fora do laboratório, e por toda contribuição para minha vida acadêmica, científica e pessoal.

Agradeço aos meus colegas de laboratório por todo este tempo passado junto: Isabela, Magrela, João, Giovanna, Milena, Geslaine, Pedro, Ana Clara, Big Hair, Joyce, Gilson e todos outros que passaram por aqui nestes anos.

Agradeço ao Dream Team da Carcinologia, Magrela e Isabela por toda a companhia e todas conversas altamente científicas que geraram e gerarão ainda muitos trabalhos de alto impacto na ciência mundial. Agradeço a todo o Dive Team e a equipe que participou das coletas em especial Isabela, Magrela, Daniel e Prof. Cobo que auxiliaram nesta tese, agradeço ainda essas pessoas por todas as conversas e momentos de descontração e Jack Daniels que ocorreram pós mergulho. Agrade e muito a minha grande amiga Juliana De Biasi que me auxiliou e muito na identificação de gastrópodes, disciplinas, preparo de manuscrito e também sou grato por nossa amizade.

Agradeço a todos os meus colegas de LabCam por toda a amizade ao longo dos anos: Chuck, Woody, Abner, Régis Tesouro, Nelito, Daphine, Ana Paula, Sarah e também a nova geração do LabCam Lizandra, Julinha, Caio da Tíbia, Andréa, Rafinha, Nathália. Agradeço a todos meus amigos da Rep. Do Amor por sempre me acolherem e me darem um teto e por partilharem de muitos momentos, histórias, churrascos, relaxamentos, cervejas e bombas: Abner, Rafinha, Caio da Tíbia, Danilão e Bruno Francisco.

Agradeço a toda família que Botucatu e a pós graduação me proporcionou durante todos estes anos. Agradeço ao meu roommate Xuxa por estes dois últimos anos de convívio, e agradeço ao mesmo pela amizade desde meus primeiros dias em Botucatu. Agradeço a minha eterna vizinha Ana Maria por toda amizade e companheirismo durante todos estes anos, agradeço pelas conversas, e por todo o choro que eu tive que ouvir. Agradeço aos companheiros dos pé do arame Nadayca Thayane, Aline Acosta, Maria Isabel, Magrela, Seu Jorge e Isabela por todos os uba-uba-ub-ê, rolês e paciência, afinal, não sou veloz. Agradeço a todos meus amigos de Bauru, em especial para meus queridos passarinhólogos e herpetólogos Bruno Tayar, Sementilli, Helena e Fernanda. Por fim, agradeço também a todos os colegas de departamento: Bárbara, Lucas Marginal, Gabriel, Valter, James, Camilo, Francislene, Ana V, Jéssica C.

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL.....	2
<i>Parque Estadual Marinho da Laje de Santos e Unidade de Conservação da Ilha da Vitória</i>	3
<i>Os anomúros</i>	5
<i>Referências</i>	6
COMPOSIÇÃO DE ANOMÚROS E OCUPAÇÃO DE CONCHAS NO PARQUE ESTADUAL MARINHO DA LAJE DE SANTOS E NA ILHA DA VITÓRIA	18
Resumo	18
Introdução.....	19
Material e Métodos	21
Resultados	27
Discussão	46
Referências.....	51
INTERAÇÕES ENTRE ERMITÕES E CONCHAS EM COMUNIDADES DE DIFERENTES ILHAS COSTEIRAS DO ESTADO DE SÃO PAULO	63
Resumo:	63
Introdução.....	65
Material e Métodos	68
Locais de Estudo.....	68
Análises de rede e papel das espécies.....	68
Resultados	70
Discussão	80
Referências.....	83

Anexo 1

Composition, shell availability and use by the hermit crab species in the Marine State Park of Laje de Santos, Southwestern Atlantic

INTRODUÇÃO GERAL

A seguir serão detalhadas e discutidas informações acerca dos crustáceos estudados no presente trabalho, bem como informações sobre as regiões amostradas e o estudo de comunidades. A presente tese teve como objetivo estudar a distribuição dos crustáceos anomúros no estado de São Paulo com registros novos para a Laje de Santos, bem como o estudo da relação entre hermitões e conchas sob a perspectiva da ecologia de redes onde se espera que devido a disponibilidade de conchas de diferentes áreas, as interações entre ermitões e conchas podem sofrer alterações.

O presente trabalho está dividido em dois capítulos em formato de artigo e dois manuscritos em anexo. Sendo o primeiro capítulo intitulado “Composição de anomúros e disponibilidade de conchas no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos e na Ilha da Vitória” que trás as primeiras informações descritivas destes animais nas respectivas regiões do litoral do estado de São Paulo.

No segundo capítulo, “Dinâmica de comunidades de ermitões em ilhas costeiras do estado de São Paulo”, é discutida a dinâmica das comunidades e os índices ecológicos utilizando os resultados do primeiro capítulo e advindos de literatura afim, tornando as comparações mais robustas.

Por fim, a tese conta com dois manuscritos em anexo, sendo o primeiro intitulado “Composition, shell availability and use by the hermit crab species in the Marine State Park of Laje de Santos, Southwestern Atlantic” que atualmente se encontra submetido e é derivado do primeiro capítulo da tese. O segundo manuscrito é intitulado “Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil” que está publicado na revista *Invertebrate*

Parque Estadual Marinho da Laje de Santos e Unidade de Conservação da Ilha da Vitória

A região da Laje de Santos (24°19'10"S, 46°10'50"O) junto com uma área de 5.000 ha ao seu redor foi reconhecido como Parque Estadual Marinho de Proteção Ambiental em 27 de setembro de 1993 através do decreto 35.537 do Governo Estadual de São Paulo. O decreto considera:

_ “A extraordinária diversidade e abundância da vida marinha existente na Laje de Santos, nos rochedos e parciais próximos”;

_ “O valor científico da área, com novos registros de espécies de peixe, até então desconhecida pela ciência, além de outras nunca antes registradas no litoral sudeste e mesmo nos mares brasileiros”;

_ “A importância da área como local de pouso, alimentação e reprodução de aves marinhas, muitas delas migratórias, provenientes tanto do Hemisfério Norte como do Cone Sul;

_ “A presença de mamíferos marinhos, golfinhos e baleias”;

_ “A importância ecológica da área transcende suas imediações geográficas, uma vez que diversas espécies marinhas que a utilizam como local de alimentação, reprodução e crescimento realizam vastos deslocamentos ao longo da costa atlântica”;

_ “A beleza cênica das paisagens submarinas da área, tradicional ponto de mergulho do litoral brasileiro comparável aos melhores do mundo”;

– “A rápida degradação que esta biota vem sofrendo devido á pesca de arrasto e à caça submarina predatórias, além da captura de peixes ornamentais e invertebrados marinhos para o mercado aquariófilo e de decoração de interiores”.

O Parque é a única área de proteção ambiental do estado de São Paulo completamente fechada para a prática de pesca, porém só a partir de 2003 que medidas práticas de fiscalização de embarcações e mergulhos esportivos foram tomadas para o sucesso da aplicação de lei de proteção (Luiz et al. 2008).

Dentro da extensão de 5.000 ha do Parque Estadual Marinho da Laje de Santos, sua principal parte emersa é o Rochedo da Laje de Santos que possui 33 m de altura, 550 m de comprimento e 185 m de extensão máxima. Localizado na baixada santista, o parque está a 36 km da cidade de Santos.

A Ilha da Vitória (23°44'59"S, 45°00'47"O) pertence ao arquipélago de Ilhabela, localizada no litoral norte do estado de São Paulo. Este arquipélago apesar de ser habitado está inserido em uma das APA's (Área de Proteção Ambiental) marinhas que fazem parte do entorno da Unidade de Conservação de proteção integral Estadual, juntamente com os Parque Estaduais da Serra do Mar, Ilha Anchieta, Laje de Santos e Ilha do Cardoso. Na Ilha da Vitória há uma pequena comunidade caiçara que vive da pesca artesanal de subsistência, e por isso é comum encontrar redes instaladas no entorno da Ilha.

A Ilha da Vitória está a aproximadamente 35km do continente, e assim como a Laje de Santos é um local frequentado por turistas para a prática de mergulho autônomo.

Os anomúros

Dentre os crustáceos decápodos encontramos a infraordem Anomura que atualmente compreende sete superfamílias: Kiwaoidea, Lomisoide, Galatheaidea, Aegloidea, Lithodoidea, Hippoidea e Paguroidea (Bracken-Grissom et al. 2013). Dentre as hipóteses sobre a evolução destes animais, as mais aceitas apontam para o surgimento a partir de ancestrais que habitavam fendas, e com o tempo foram perdendo a calcificação do abdômen e utilizando-se da estratégia do uso de conchas de gastrópodes como abrigo (McLaughlin 1983).

Das superfamílias de Anomura, três delas estão presentes no litoral do estado de São Paulo (Hippoidea, Paguroidea e Galatheaidea). Na superfamília Galatheaidea, representantes da família Porcellanidae são comumente encontrados no sublitoral consolidado do estado de São Paulo. Esta família é diversificada e ocorre em todos os oceanos, sendo principalmente encontrada nas regiões tropicais (Ferreira 2010).

A superfamília Paguroidea é dividida em seis famílias: Coenobitidae, Diogenidae, Paguridae, Parapaguridae, Pylochelidae e Pylojacquesidae (McLaughlin et al. 2010). Estes animais são conhecidos como ermitões e possuem o abdômen não-calcificado (exceto Pylochelidae) necessitando assim de proteção, para isto, estes usam conchas de gastrópodes ou bivalves vazias bem com se abrigam em fendas. Há algumas espécies de Parapaguridae que utilizam pseudo-conchas formadas por zoantídeos, como é o caso do ermitão *Sympagurus dimorphus* (Studer, 1833) e o zoantídeo *Epizoanthus paguricola* (Roule, 1900) (Schejter & Mantelatto 2011). Para uma revisão sobre o uso de pseudo-conchas por ermitões ver Wright (2017).

Para a fauna brasileira temos atualmente 62 espécies registradas distribuídas entre as famílias Pylochelidae (1), Diogenidae (27), Paguridae (28) e Parapaguridae (6)

(Lemaitre & Tavares 2015). Na presente tese foram estudados e registrados ermitões das famílias Paguridae e Diogenidae.

Referências

- Abrams PA (1980) Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46:365–379.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Almeida A, Coelho P, Santos J, Ferraz N (2007) Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica* 29:5–20.
- Almeida AO, Bezerra LE a, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, Coelho P a (2008) Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* 16:23–41.
- Alves DFR, Cobo VJ, Melo GAS de (2006) Extension of the geographical distribution of some brachyuran and porcellanid decapods (Crustacea) to the coast of the State of São Paulo, Brazil. *Rev Bras Zool* 23:1280–1283.
- Alves DFR, Barros-Alves SDP, Cobo VJ (2011) Composition and abundance of porcellanid crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from rocky bottoms off Vitória Island, southeast coast of Brazil. *Zool (Curitiba, Impresso)* 28:214–218. doi: 10.1590/S1984-46702011000200009
- Angel JE (2000) Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *J Exp Mar Bio Ecol* 243:169–184. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00119-7
- Baine M (2001) Artificial reefs: a review of their design, application, management and

- performance. *Ocean Coast Manag* 44:241–259. doi: 10.1016/S0964-5691(01)00048-5
- Batista-Leite LMA, Coelho PA, Calado TCS (2005) Estrutura populacional e utilização de conchas pelo caranguejo ermitão *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)(Crustacea, Decapoda, Diogenidae). *Trop Oceanogr* 33:99–118.
- Bertness MD (1981) Interference, exploitation and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. *J Exp Mar Bio Ecol* 49:189–202. doi: 10.1016/0022-0981(81)90070-8
- Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (2001) *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Massachussets
- Bezerra LEA, Almeida AO De (2005) Primeiro registro da espécie indo-pacífica *Charybdis helleri* (A. Milne Edwards, 1867)(Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. *Trop Oceanogr Recife* 33:33–38.
- Biagi R, Mantelatto FLM (2006) Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. *Hydrobiologia* 559:247–254. doi: 10.1007/s10750-005-9115-x
- Bouzon J, Freire (2007) The Brachyura and Anomura fauna (Decapoda; Crustacea) in the Arvoredo Marine Biological Reserve on the southern brazilian coast. *Brazilian J Biol* 67:321–325. doi: 10.1590/S1519-69842007000200018
- Bracken-Grissom HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ah Yong ST, Felder DL, Lemaitre R, Crandall KA (2013) A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evol Biol* 13:128. doi: 10.1186/1471-2148-13-128
- Buckley WJ, Ebersole JP (1994) Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. *J Exp Mar Bio Ecol* 182:49–64. doi: 10.1016/0022-

- Castilho AL, Pie MR, Fransozo A, Pinheiro AP, Costa RC (2008) The relationship between environmental variation and species abundance in shrimp community (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK* 88:119–123. doi: 10.1017/S0025315408000313
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- da Silva AR, Galli GM, Stanski G, Biasi B De, Davanzo TM, Cobo VJ, Castilho AL (2018) Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. *Invertebr Reprod Dev* 00:1–10. doi: 10.1080/07924259.2018.1513087
- De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan T-Y, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R (2009) A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans. *Raffles Bull Zool* 21:1–109.
- Denadai MR, Amaral ACZ, Turra A (2004) Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J Nat Hist* 38:1695–1710. doi: 10.1080/0022293031000156330
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant – plant network. *Ann Bot* 111:1285–1293. doi: 10.1093/aob/mct071
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90–98. doi: 10.1111/2041-210X.12139

- Dormann CF, Gruber B, Fruend J (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24.
- Eklöf A, Allesina S (2017) Networks, Ecological. In: Hastings A, Gross LJ (eds) *Encyclopaedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, pp 470–489
- Ferreira LA de A, Melo GAS de (2016) Porcelain crabs from Brazil (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Zootaxa* 4092:175–194.
- Ferreira LAA (2010) Taxonomia e Distribuição da Família Porcellanidae Haworth (crustacea: Decapoda: Anomura) no litoral brasileiro.
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *J Anim Ecol* 79:811–817. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x
- Fransozo A, Mantelatto FLM (1998) Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 18:738–745.
- Fründ J, Mccann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125:502–513. doi: 10.1111/oik.02256
- García-Raso JE (1990) Study of a Crustacea Decapoda taxocenosis of *Posidonia oceanica* beds from the Southeast of Spain. *Mar Ecol* 11:309–326.
- Garcia RB, Mantelatto FLM (2001) Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (anomura, diogenidae) from southern Brazil. *J Exp Mar Bio Ecol* 265:1–14. doi: 10.1016/S0022-0981(01)00321-5

- Gherardi F, Nardone F (1997) The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage. *Crustaceana* 70:608–629.
- Giraldes BW, Coelho Filho PA, Smyth DM (2015) Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones-Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Glob Ecol Conserv* 3:163–175. doi: 10.1016/j.gecco.2014.11.011
- Guimarães PR, Sazima C, Sazima SF dos RI (2007) The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees ? *Biol Lett* 3:51–54. doi: 10.1098/rsbl.2006.0562
- Guimerà R, Amaral LAN (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Lett to Nat* 433:895–900. doi: 10.1038/nature03286.1.
- Guo Q (2015) *Island Biogeography Theory : Emerging Patterns and Human Effects*. Elsevier Inc.
- Hazlett BA (1966) Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab. *Z Tierpsychol* 23:655–671.
- Hazlett BA (1989) Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behav Ecol Sociobiol* 25:119–128.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshw Biol*. doi: 10.1111/fwb.12533
- Hendrickx ME (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull l’Institut R des Sci Nat Belgique* 65:125–150.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of Dominance:a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Process. *Ecology* 89:1510– 1520. doi: 10.1890/07-1861.1
- Horn HS (1966) Measurement of “Overlap” in comparative ecological studeis. *Am Nat*

100:419–424. doi: 10.1590/S0036-36342000000600010

Hutchingson GE (1957) Population studies, animal ecology and demography:

concluding remarks. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. pp 415–429

Kellogg CW (1976) Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *J Exp Mar Bio Ecol* 22:101–111. doi: 10.1016/0022-0981(76)90112-X

Kellogg CW (1977) Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biol Bull* 153:133–144.

Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt

RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Leite FPP, Turra A, Gandolfi SM (1998) Hermit crabs (Crustacea: Decapoda:

Anomura), gastropod shells and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. *J Nat Hist* 32:1599–1608. doi: 10.1080/00222939800771131

Lemaitre R (1982) The Provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part II. *Pagurus gymnodactylus*, a new species from Gulf of Mexico and a comparison with *Pagurus annulipes* (Stimpson). *Bull Mar Sci* 32:656–663.

Lemaitre R, Tavares M (2015) New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa* 3994:451–506. doi: 10.11646/zootaxa.3994.4.1

Leone IC, Mantelatto FL (2015) Maternal investment in egg production : Substrate- and population-specific effects on offspring performance of the symbiotic crab

- Pachycheles monilifer* (Anomura : Porcellanidae). J Exp Mar Bio Ecol 464:18–25. doi: 10.1016/j.jembe.2014.12.002
- Lima DJM (2012) Estrutura e dinâmica da comunidade de caranguejos ermitões do sublitoral consolidado do Ilhote das Couves, litoral norte de São Paulo. Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP
- Lima DJM, Cobo VJ, De Aquino MAB, Fransozo A (2014) The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil. An Acad Bras Cienc 86:1769–1782. doi: 10.1590/0001-3765201420130472
- Lima DJM, Alves DFR, Cobo VJ (2018) Composition , density , and shell use of hermit crabs (Crustacea : Paguroidea) from subtidal boulder fields in southeastern Brazil. Lat Am J Aquat Res 46:72–82. doi: 10.3856/vol46-issue1-fulltext-9
- Limviriyakul P, Tseng L-C, Hwang J-S, Shih T-W (2016) Anomuran and brachyuran symbiotic crabs in coastal areas between the southern Ryukyu arc and the Coral Triangle. Zool Stud. doi: 10.6620/ZS.2016.55-07
- Lomolino M V., Sax DF, Riddle BR, Brown JH (2006) The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. J Biogeogr 33:1503–1510. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01593.x
- Luiz OJ, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Sazima I (2008) The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: Annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. Zootaxa 1–25.
- Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, Marum H (2009) Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. Ichthyol Res 56:96–99. doi: 10.1007/s10228-008-0060-3

- Lunt J, Reustle J, Smee DL (2017) Wave energy and flow reduce the abundance and size of benthic species on oyster reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 569:25–36. doi: 10.3354/meps12075
- Magurran AE (2013) *Medindo a diversidade biológica*, 1st edn. UFPR, Curitiba
- Manjon-Cabeza ME, Garcia-Raso JE (1998) Population structure and growth of the hermit crab *Diogenes pugilator* (Decapoda : Anomura : Diogenidae) from the northeastern Atlantic. *J Crustac Biol* 18:753–762. doi: Doi 10.2307/1549152
- Mantelatto FL, Faria FCR, Biagi R, Melo G a S (2004) Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. *Brazilian Arch Biol Technol* 47:273–279. doi: 10.1590/S1516-89132004000200015
- Mantelatto FLM, Garcia RB (1999) Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 19:268–275.
- Mantelatto FLM, Garcia RB (2002) Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Mod approaches to study Crustac* 137–143.
- Mantelatto FLM, Garcia RB, Martinelli JM, Hebling NJ (2001) On a record of *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards) (Crustacea, Anomura) from the São Paulo State, Brazil. *Rev Bras Zool* 18:71–73. doi: 10.1590/S0101-81752001000100006
- Mattos LA De, Mendes LMD, Bedê LM, Costa TV da, Oshiro LMY (2014) Influence of environmental variables on the distribution of intertidal porcellanid crabs in Sepetiba Bay , Rio de Janeiro , Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 42:980–988. doi: 10.3856/vol42-issue5-fulltext-5
- Mclaughlin P (1983) Hermit crabs - are they really polyphyletic ? *J Crustac Biol* 3:608– 621.
- Mclaughlin PA (1975) On the identity of *Pagurus brevidactylus* (Stimpson) (Decapoda:

- Paguridae), with the description of a new species of *Pagurus*) from the Western Atlantic. *Bull Mar Sci* 25:359–376.
- McLaughlin PA, Komai T, Lemaitre R, Rahayu DL (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world. PART I: Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *Raffles Bull Zool* 5–107.
- McLaughlin PA (2003) Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea : Decapoda : Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. *Mem Museum Victoria* 60:111–144.
- Meireles A de L, Biagi R, Mantelatto FL (2003) Gastropod shell availability as a potential resource for the hermit crab infralittoral fauna of Anchieta Island (SP), Brazil. *Nauplius* 11:99–105.
- Melo GAS de (1999) Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. Plêiade/FAPESP, São Paulo
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends Ecol Evol* 30:1–7. doi: 10.1016/j.tree.2015.02.008
- Muñoz JEG, Manjón-Cabeza ME, Raso JEG (2008) Decapod crustacean assemblages from littoral bottoms of the Alborán Sea (Spain, west Mediterranean Sea): spatial and temporal variability. *Sci Mar* 72:437–449. doi: 10.3989/scimar.2008.72n3437
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ (1991) Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. *Biotemas* 4:135–148.
- Nucci P, Melo GAS de (2011) Hermit crabs from Brazil: Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except *Pagurus*. *Zootaxa* 3104:26–41.
- Nucci PR, Melo GAS de (2007a) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae

- (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus *Pagurus*. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Nucci PR, Melo GAS de (2015) Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except *Paguristes*. *Zootaxa* 3947:327–346.
- Nucci PR, Melo GAS (2007b) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus *Pagurus*. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci* 104:19891–19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
- Osawa M, McLaughlin PA (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Parte II - Porcellanidae. *raffles Bull Zool* 23:109–129.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An Efficient Method of Generating Random $R \times C$ Tables with Given Row and Column Totals. *J R Stat Soc* 30:91–97.
- Pereira PHC, Junior JZ, Jacobucci GB (2009) Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Biotemas* 22:65–75.
- Perry CT, Larcombe P (2003) Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs* 22:427–432. doi: 10.1007/s00338-003-0330-5
- Rios E (2009) Compendium of Brazilian sea shells. Evengraf, Rio Grande
- Sant’Anna BS, Dominciano LC da C, Buozi SF, Turra A (2012) Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and / or exploitation competition ? *Mar Biol Res* 8:662–669. doi: 10.1080/17451000.2011.653371
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW (2016) Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant

- networks. *J Anim Ecol* 85:1586–1594. doi: 10.1111/1365-2656.12509
- Schejter L, Mantelatto FL (2011) Shelter association between the hermit crab *Sympagurus dimorphus* and the zoanthid *Epizoanthus paguricola* in the southwestern Atlantic Ocean. *Acta Zool* 92:141–149. doi: 10.1111/j.1463-6395.2009.00440.x
- Schmitt WL (1933) Four new species of decapoda crustaceans from Porto Rico.
- Schnabel KE, Ahyong ST, Maas EW (2011) Galatheoidea are not monophyletic - molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Mol Phylogenet Evol* 58:157–68. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.011
- Spight TM (1977) Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. *Biol Bull* 152:120–133.
- Stampar SN, Kodja G (2007) Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, *Stomatopoda atra*: Distribution Extension. *Check List J Species List Distrib* 3:55–57.
- Stirling G, Wilsey B (2001) Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *Am Nat* 158:286–299. doi: 10.1086/321317
- Tamburus AF, Negri M, Rossi N, Mantelatto FL, Miguel L (2014) Substrate preference by the porcelain crab *Pachycheles monilifer* (Crustacea, Anomura): the bryozoan *Schizoporella errata* or the polychaete *Phragmatopoma caudata*? *Nauplius* 22:127–135. doi: 10.1590/S0104-64972014000200006
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47. doi: 10.1007/s10750-011-0832-z
- Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH (2011) Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–629. doi: 10.1093/sysbio/syr063

- Turra A, Leite FP (2000) Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. *Rev Bras Biol* 60:39–44.
- Turra A, Leite FPP (2003) The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Mar Ecol Prog Ser* 265:155–163. doi: 10.3354/meps265155
- Vance RR (1972) Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53:1062–1074.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte L da S, Dalsgaard B, Sazima M (2016) Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85:262–272. doi: 10.1111/1365-2656.12459
- Worcester SE, Gaines SD (1997) Quantifying hermit crab recruitment rates and megalopal shell selection on wave-swept shores. *Mar Ecol Prog Ser* 157:307–310. doi: 10.3354/meps157307
- Wright AG (2017) Deep water parapagurid hermit crabs: their distribution, abundance, population structure and associations in the Southern Benguela. University of Cape Town

COMPOSIÇÃO DE ANOMÚROS E OCUPAÇÃO DE CONCHAS NO PARQUE ESTADUAL MARINHO DA LAJE DE SANTOS E NA ILHA DA VITÓRIA

Resumo: Trabalhos de inventários de fauna nos permite conhecer a biodiversidade bem como o manejo de espécies frente às mudanças que a natureza vem sofrendo, logo, o presente trabalho traz as primeiras informações sobre a fauna de Anomura, grupo representado pelos porcelanídeos e ermitões. Ermitões possuem o abdômen mole utilizando conchas de gastrópodes para proteção e, portanto, também se faz necessário o conhecimento da disponibilidade de conchas de gastrópodes. As coletas foram realizadas de junho/2015 a setembro/2016 através de mergulho autônomo com equipamento SCUBA e substratos de refúgio artificial em regiões de substrato consolidado no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos (PEMLS) e na Ilha da Vitória. Para o PEMLS foram registrados 158 anomúros pertencentes a três famílias: Paguridae (*Pagurus brevidactylus* e *P. criniticornis*), Diogenidae (*Dardanus venosus*, *Calcinus tibicen* e *Paguristes tortugae*) e Porcellanidae (*Pachycheles monilifer* e *Petrolisthes amoenus*) sendo a concha do gastrópode *Phrontis alba* a mais ocupada pelos ermitões. Para a Ilha da Vitória foram amostrados 64 indivíduos: Paguridae (*P. brevidactylus*), Diogenidae (*P. tortugae*) e Porcellanidae (*P. monilifer*, *P. amoenus*, *Megalobrachium soriatum*, *Petrolisthes galathinus* e *Pachycheles riisei*), sendo a concha de *Morula nodulosa* a concha mais ocupada. O presente trabalho trás dois novos registros meridionais, aumentando assim a distribuição de *D. venosus* e *P. amoenus*. Por fim, o estudo também mostra a eficácia das armadilhas de refúgio para a amostragem de crustáceos. **Palavras-chave:** Scuba, Ermitão, Porcellanidae, Gastropoda

Introdução

Dentre os crustáceos decápodes encontra-se a infraordem Anomura que é composta por mais de 2500 espécies com ampla distribuição global, habitando desde regiões semi-terrestres até grandes profundidades, e diversos ambientes como regiões estuarinas até áreas dulcícolas (De Grave et al. 2009; Schnabel et al. 2011; Bracken-Grissom et al. 2013). Estes animais apresentam diversas morfologias como ermitões, tatuíras, “king-crabs”, galatéias e porcelanídeos (McLaughlin 2003; De Grave et al. 2009; Bracken-Grissom et al. 2013).

Atualmente são reconhecidas 7 superfamílias dentre os anomúros (Schnabel et al. 2011, Bracken-Grissom et al. 2013), sendo que três destas (Hippoidea, Galatheaidea, Paguroidea) estão presentes no litoral da região sudeste brasileira (Melo 1999), porém apenas representantes de Galatheaidea (apenas as famílias Porcellanidae e Munididae) e Paguroidea são encontradas na região de substrato consolidado do estado de São Paulo (Melo 1999; Alves et al. 2006, 2011; Biagi and Mantelatto 2006; Leone and Mantelatto 2015; Lima et al. 2018).

Os membros da superfamília Paguroidea são popularmente conhecidos como ermitões e possuem o abdomen mole protegidos geralmente por conchas vazias de gastrópodes (Kellogg 1976; Tsang et al. 2011, Turra & Leite 2000). Portanto, a disponibilidade do recurso concha no ambiente é um fator limitante para estes animais (Hazlett 1966, Kellogg 1976, Turra & Leite 2003) e se o ambiente não oferecer conchas adequadas sua biologia será afetada diretamente em aspectos como crescimento, reprodução, mortalidade (Hazlett 1966, Buckley & Ebersole 1994, Worcester & Gaines 1997, Angel 2000, Sant’Anna et al. 2012).

Porcellanidae possui “forma de caranguejo” ou “squat-lobsters” não dependendo de concha de gastrópodes por possuírem o abdômen calcificado (Schnabel et al. 2011, Bracken-Grissom et al. 2013), muitas vezes, os animais deste grupo são encontrados

vivendo em associação a outros organismos (algas, corais e equinodermos) (Tamburus et al. 2014; Limviriyakul et al. 2016).

Trabalhos de composição de espécies de anomúros permitiram o conhecimento da distribuição destes animais, especialmente em locais de substrato consolidado (Mantelatto and Garcia 2002; Alves et al. 2006, 2011). Por exemplo, através de trabalhos de composição pode-se ampliar o conhecimento para a distribuição do ermitão *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards, 1848) para a região de Ubatuba (Mantelatto et al. 2001) até então sendo o registro mais ao sul da espécie, bem como informações sobre espécies invasoras (Bezerra & Almeida 2005).

Inventários de fauna proporcionam registro geográfico e entendimento da extensão da distribuição dos organismos, fornecendo dados como material comparativo para estudos sobre diversidade e entendimento sobre a distribuição da fauna, podendo inferir potenciais impactos antrópicos bem como estimar complexidade de comunidades e disponibilidade de recursos (Hendrickx 1995). Para áreas protegidas e com fauna diversa, trabalhos de inventário contribuem para melhor delimitação das áreas a serem protegidas como também melhores planos de manejo e preservação (Hendrickx 1995, Almeida et al. 2008).

Levando em consideração as informações acima, o presente capítulo tem como objetivos descrever e comparar a fauna de anomúros do sublitoral consolidado de duas ilhas do estado de São Paulo, bem como a relação dos ermitões com os gastrópodes. As ilhas selecionadas para o presente capítulo, Parque Estadual Marinho da Laje de Santos e Ilha da Vitória, apresentam características similares de distância até a costa, tamanho e status de conservação como discutido previamente, com isso espera-se que haja uma fauna similar entre as regiões.

Material e Métodos

Foram utilizadas duas metodologias de coleta para amostragem do material biológico na extensão das duas ilhas selecionadas. Primeiramente, o sublitoral consolidado foi amostrado por meio de captura ativa através de mergulho autônomo com esforço amostral total de 2 horas por mergulho em profundidades médias de 10m, sendo as buscas realizadas em superfícies rochosas, embaixo de rochas, e organismos em associação a outros invertebrados (como corais e anêmonas, por exemplo).

Levando em consideração a premissa que lugares protegidos são os ambientes mais procurados por invertebrados bentônicos por serem mais complexos (Baine 2001; Tokeshi and Arakaki 2012), substratos de refúgio artificial (SRA) foram utilizados com o intuito de oferecer abrigo e proteção.

Em cada região foram instalados 4 SRA que foram confeccionados na forma de um cubo (Figura 1): 25 cm (altura) X 25 cm (largura), formados a partir de tela plástica (tela pinteiro), preenchidos por 5 conjuntos de 3 tubos plásticos (conduíte liso), cada tudo medindo 12 cm (comprimento) X 1,5 cm (diâmetro), 5 conjuntos de 3 tubos plásticos (conduíte liso), cada tubo medindo 12 cm (comprimento) X 2,0 cm (diâmetro), 10 tubos plásticos (conduíte liso), cada tubo medindo 12 cm (comprimento) X 2,5 cm (diâmetro), 6 conjuntos de 3 telas, tipo sombrite, cada tela medindo 25 cm (comprimento) X 25 cm (largura) (Figura 1).



Figura 1 – Substrato de Refúgio Artificial (SRA) utilizado no presente estudo.

No PEMLS, os SRA, foram instalados na parte do Rochedo da Laje de Santos, sempre no sublitoral consolidado, sendo os SRA devidamente fixados às rochas, dado a geomorfologia, um dos SRA foi instalado na interface substrato consolidado/areia (Figura 2).



Figura 2. Laje de Santos. Mergulhador instalando o SRA no rochedo da laje de Santos.

Para a Ilha da Vitória, os SRA foram instalados nas localidades denominadas de Saco do Paiá, Saco da Professora e Saco do Funil, por serem de fácil acesso, protegidas e áreas menos agitadas (Figura 3).

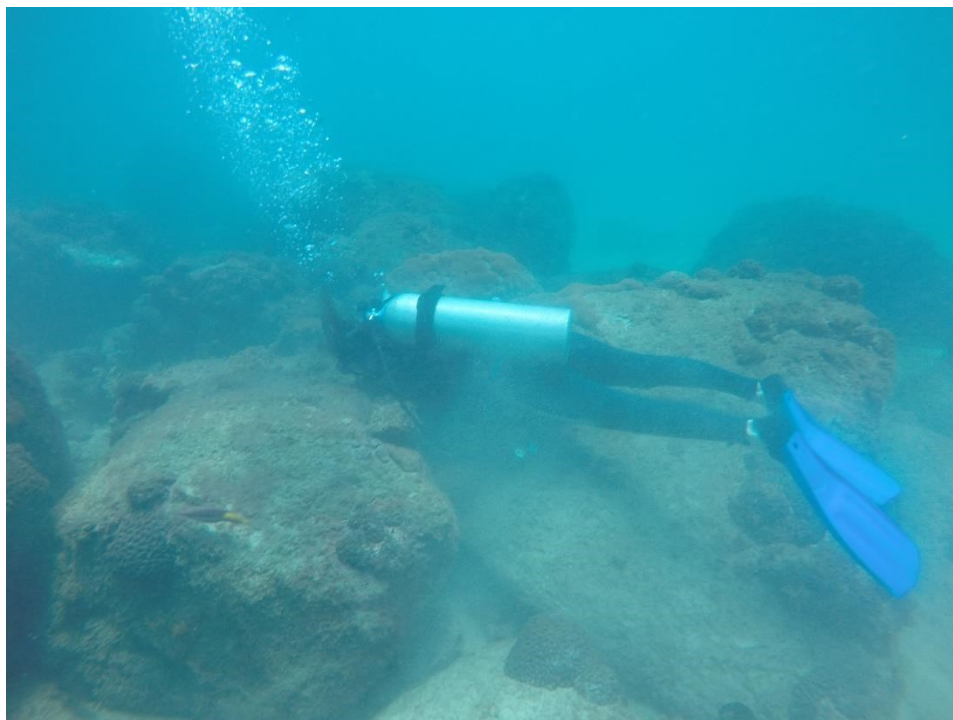


Figura 3. Ilha da Vitória. Mergulhador instalando SRA no substrato consolidado da Ilha da Vitória.

Os anomúros foram coletados em regime sazonal: no PEMLS (24°15' S, 46°10' W) de junho de 2015 a setembro de 2016 e na Ilha da Vitória (23°44'S – 45°01'W) de junho de 2015 a março de 2016.

O material coletado pelo método de captura ativa foi embalado no momento da recuperação ainda embaixo d'água e acondicionados em gelo dentro da embarcação. Os substratos artificiais foram ensacados in situ, e depois triados e congelados. Posteriormente, os animais foram transportados para o Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos (NEBECC) do Instituto de Biociências de Botucatu, onde foram identificados através de chaves de identificação: Melo (1999), McLaughlin (2003), Nucci & Melo (2007, 2011, 2015), Ferreira & Melo (2016) para crustáceos, e Rios (2009) para os gastrópodes. A nomenclatura foi conferida de acordo com McLaughlin et al. (2010) e World Register of Marine Species (WoRMS, <http://www.marinespecies.org>).

Após a identificação os animais foram quantificados, mensurados (Comprimento do Escudo Cefalotorácico – EC para os ermitões e comprimento da carapaça dos porcelanídeos – CC) através do sistema de imagem do microscópio estereoscópio ZEISS Stemi V6 e posteriormente foram identificados quanto ao sexo através da posição dos gonóporos (presentes na base da coxa do 3º par de pereiopódo nas fêmeas e no 5º nos machos) e quanto à presença de ovos fecundados no abdômen das fêmeas (= fêmeas ovígeras) (Osawa and McLaughlin 2010; Lima et al. 2014).

Afim de comparar e caracterizar a fauna das regiões foram utilizados índices ecológicos como Riqueza (S), abundância total, diversidade de Shannon-Wiener (H'), Equidade (J') e dominância de Berger-Parker (Magurran 2013).

A diversidade (H') estimada pelo índice de Shannon-Wiener (Magurran 2013) que leva em conta a riqueza e a abundância relativa das espécies:

$$H' = -\sum_{i=1}^S \frac{P_i}{S} \log_2 \frac{P_i}{S}$$

Onde H' = índice de diversidade, S = número de espécies, P_i = proporção da espécie “i” em relação ao total de indivíduos na amostra.

A equidade (J') demonstra o grau de uniformidade das espécies (Magurran 2013), este índice varia de 0 a 1, e quanto mais próximo de 1 significa que a amostra é distribuída mais uniformemente:

$$J' = \frac{H'}{H_{\max}}$$

Onde H' é a diversidade de Shannon-Wiener e H_{máx} corresponde a diversidade máxima para a amostra, onde H_{máx} = log₂S. Valor que em uma situação ideal todas as espécies tem a mesma proporção.

A dominância foi calculada através do índice de Berger & Parker (Magurran 2013) que corresponde à abundância proporcional da espécie mais abundante:

$$O I \check{Z} T$$

$$\& L \frac{0}{0}$$

Onde $N_{\text{máx}}$ = número de indivíduos da espécie mais abundante, N = número de indivíduos na amostra.

Para avaliar possíveis diferenças no padrão de ocupação de conchas entre as espécies nas diferentes regiões amostradas foi realizado uma análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS), utilizando o ambiente computacional R versão 2.13 (R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM 2011), que é baseado no índice de similaridade de Bray-Curtis. Na nMDS, as espécies de conchas foram utilizadas conchas conforme a seguir:

Mnodulosa – *Morula nodulosa*, NID – Não identificada, Gauritulus – *Gemophos auritulus*, Ppusio – *Pisania pusio*, Catratum – *Cerithium atratum*, Shaemastona – *Stramonita haemastoma*, Mparthenopeus – *Monoplex parthenopeus*, Palba – *Phrontis alba*, Acatenata – *Anachis catenata*, Aolfersii – *Astraea olfersii*, Ejanowski – *Engina janowski*, Ecrosseanum – *Eudolium crosseanum*, Mmarcusi – *Muricopsis marcusi*, Cclerii – *Conus clerii*, Cguerrinii – *Cyphoma guerrinii*, Tviridula – *Tegula viridula*, Csertularium – *Costoanachis sertularium*, Sbrasilensis – *Stramonita brasiliensis*, Alunata – *Astyris lunata*, Bjadisii – *Boonea jadisii*, Bstriata – *Bulla striata*, Cmercatoria – *Columbella mercatoria*, Csparsa – *Costoanachis sparsa*, Hkarinae – *Hesperisternia karinae*, Lnassa – *Leucozonia nassa*, Lcaudata – *Linatella caudata*, Mmodulus – *Modulus modulus*, Tpussilla – *Tectonatica pussilla*, Uhaneti – *Urosalpinx haneti*.

Foi avaliada também a porcentagem da ocupação de conchas pelos ermitões em cada região, foram consideradas conchas não ocupadas aquelas estavam vazias ou continham o gastrópode.

Resultados

A profundidade amostrada nas regiões distintas diferiu devido as características locais. De modo geral, para a Ilha da Vitória as coletas foram conduzidas em profundidades que variaram de 7,2 m a 12,8 m de profundidade ($8.9 \pm 2,07$ m), enquanto que no PEMLS a profundidade mínima amostrada foi 13,1 m e a máxima de 27 m ($17,8 \pm 4,34$ m).

Para o PEMLS foram amostrados um total de 158 anomúros (Tabela 1) pertencentes a 3 famílias. Duas espécies da família Paguridae [*Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) e *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852)], 3 da família Diogenidae [*Dardanus venosus* (H. Milne Edwards, 1848), *Calcinus tibicen* (Herbst, 1971) e *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933]] e por fim duas pertencentes a família Porcellanidae [*Pachycheles monilifer* (Dana, 1852) e *Petrolisthes amoenus* (Guérin-Méneville, 1855)] (Tabela 1, Figuras 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10).

Tabela 1: Abundância das espécies de anomúros amostrados no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos de acordo com o método de amostragem utilizado.

Espécie	Substrato Artificial (Consolidado)	Substrato Artificial (Interface)	Busca ativa	Total
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	98	8	14	120
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	0	17	0	17
<i>Dardanus venosus</i> (H. Milne Edwards, 1848)	0	0	2	2
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1971)	0	0	1	1
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	13	0	2	15
<i>Pachycheles monilifer</i> (Dana, 1852)	0	0	2	2
<i>Petrolisthes amoenus</i> (Guérin-Méneville, 1855)	0	0	1	1

Em relação aos gastrópodes foram amostradas 455 conchas divididas em 36 espécies (Tabela 2). A concha da espécie mais amostrada para o PEMLS foi *Astytis lunata* (Say, 1826) (n = 140), seguida por *Phrontis alba* (Say, 1826) (n = 82) e *Pisania pusio* (Linnaeus, 1758) (n = 46).

No total, os ermitões ocuparam 33.85% das conchas de gastrópodes disponíveis. As espécies *D. venosus* e *C. tibicen* ocuparam 0.22% das conchas cada. *Paguristes tortugae* ocupou 3.30% das conchas disponíveis, sendo *P. alba* a espécie mais ocupada (1.1%). Já *P. criniticornis* ocupou 3.74% das conchas disponíveis sendo *P. alba* novamente a espécie mais ocupada (3.08%). Por fim, *P. brevidactylus* ocupou 26.37% das conchas disponíveis, sendo novamente *P. alba* a espécie mais ocupada (10.77%) (Tabela 3).

Tabela 2. Ocupação de conchas pelos ermitões no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos. As conchas classificadas como não identificadas não puderam ter sua diagnose feita por estarem quebradas com muito incrustadas. As não ocupadas foram classificadas como aquelas com gastrópodes ou vazias.

Espécies	Não ocupadas	Calcinus tibicen	Paguristes tortugae	Pagurus brevidactylus	Dardanus venosus	Pagurus criniticornis
Anachis catenata (G. B. Sowerby, 1844)	12	0	0	8	0	2
Astraea olfersii (Philippi, 1846)	9	0	0	1	1	0
Astiris lunata (Say, 1826)	139	0	0	1	0	0
Benthonella tenella (Jeffreys, 1869)	1	0	0	0	0	0
Boonea jadisi (Olsson & McGinty, 1958)	1	0	0	1	0	0
Bulla striata Bruguière, 1792	1	0	0	1	0	0
Calliostoma adspersum (Philippi, 1851)	1	0	0	0	0	0
Calliostoma bullisi Clench & Turner, 1960	5	0	0	0	0	0
Cerithium atratum (Born, 1778)	1	1	0	0	0	0
Columbella mercatoria (Linnaeus, 1758)	0	0	0	1	0	0
Costoanachis sertulariarum (d'Orbigny, 1839)	2	0	0	2	0	0
Costoanachis sparsa (Reeve, 1859)	10	0	0	1	0	0
Engina turbinella (Kiener, 1835)	0	0	0	5	0	0
Engina janowskyi Coltro, 2005	6	0	1	1	0	0
Eudolium crosseanum (Monterosato, 1869)	0	0	0	4	0	0
Gemophos auritulus (Link, 1807)	6	0	1	1	0	0
Guttarium muricinum (Röding, 1798)	1	0	0	0	0	0
Hesperisternia karinae (Nowell-Usticke, 1959)	0	0	0	1	0	0
Leuconozia nassa (Gmelin, 1791)	1	0	0	1	0	0
Linatella caudata (Gmelin, 1791)	0	0	0	1	0	0
Lithopoma tectum (Lightfoot, 1786)	2	0	0	0	0	0
Marshallora nigrocincta (C. B. Adams, 1839)	2	0	0	0	0	0
Modulus modulus (Linnaeus, 1758)	0	0	0	1	0	0
Monoplex parthenopeus (Salis Marschlins, 1793)	2	0	0	0	0	0
Morula nodulosa (C. B. Adams, 1845)	28	0	1	7	0	0
Muricopsis marcusii Vokes, 1994	3	0	0	1	0	0
Phrontis alba (Say, 1826)	14	0	5	49	0	14
Pisania pusio (Linnaeus, 1758)	33	0	1	12	0	0
Seila adamsii (H. C. Lea, 1845)	1	0	0	0	0	0
Stramonita brasiliensis Claremont & D. G. Reid, 2011	2	0	0	2	0	0
Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767)	2	0	1	2	0	0
Tectonatica pusilla (Say, 1822)	0	0	0	1	0	0
Trachypollia turricula (Maltzan, 1884)	0	0	0	0	0	0
Urosalpinx haneti (Petit de la Saussaye, 1856)	1	0	0	1	0	0
Zafra idalina (Duclos, 1840)	9	0	0	0	0	0
Não identificada	6	0	5	14	0	1

Tabela 3. Taxa de ocupação (%) de ocupação do total de conchas pelos ermitões no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos. As conchas classificadas como não identificadas não puderam ter sua diagnose feita por estarem quebradas com muito incrustradas.

Espécies	Calcinus tibicen	Paguristes tortugae	Pagurus brevidactylus	Dardanus venosus	Pagurus criniticornis
Anachis catenata (G. B. Sowerby, 1844)	0	0	1.76	0	0.44
Astraea olfersii (Philippi, 1846)	0	0	0.22	0.22	0
Astyris lunata (Say, 1826)	0	0	0.22	0	0
Boonea jadisi (Olsson & McGinty, 1958)	0	0	0.22	0	0
Bulla striata Bruguière, 1792	0	0	0.22	0	0
Cerithium atratum (Born, 1778)	0.22	0	0	0	0
Columbella mercatoria (Linnaeus, 1758)	0	0	0.22	0	0
Costoanachis sertulariarum (d'Orbigny, 1839)	0	0	0.44	0	0
Costoanachis sparsa (Reeve, 1859)	0	0	0.22	0	0
Engina turbinella (Kiener, 1835)	0	0	1.10	0	0
Engina janowskyi Coltro, 2005	0	0.22	0.22	0	0
Eudolium crosseanum (Monterosato, 1869)	0	0	0.88	0	0
Gemophos auritulus (Link, 1807)	0	0.22	0.22	0	0
Hesperisternia karinae (Nowell-Usticke, 1959)	0	0	0.22	0	0
Leuconozia nassa (Gmelin, 1791)	0	0	0.22	0	0
Linatella caudata (Gmelin, 1791)	0	0	0.22	0	0
Modulus modulus (Linnaeus, 1758)	0	0	0.22	0	0
Morula nodulosa (C. B. Adams, 1845)	0	0.22	1.54	0	0
Muricopsis marcusii Vokes, 1994	0	0	0.22	0	0
Phrontis alba (Say, 1826)	0	1.10	10.77	0	3.08
Pisania Pusio (Linnaeus, 1758)	0	0.22	2.64	0	0
Stramonita brasiliensis Claremont & D. G. Reid, 2011	0	0	0.44	0	0
Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767)	0	0.22	0.44	0	0
Tectonatica pusilla (Say, 1822)	0	0	0.22	0	0
Urosalpinx haneti (Petit de la Saussaye, 1856)	0	0	0.22	0	0
Não identificada	0	1.10	3.08	0	0.22

Para a Ilha da Vitória foi amostrado um total de 64 crustáceos anomúros e, assim como o PEMLS, também foram amostradas três famílias: Paguridae (representada por *P. brevidactylus*), Diogenidae (representada por *P. tortugae*) e Porcellanidae [representada por *P. monilifer*, *P. amoenus*, *Megalobrachium soriatum* (Say, 1818), *Petrolisthes galathinus* (Bosc, 1802) e *Pachycheles riisei* (Stimpson, 1859)] (Tabela 4)(Figuras 11, 12 e 13).

Tabela 4. Abundância das espécies de anomúros amostrados na Ilha da Vitória de acordo com o método de amostragem utilizado.

Espécie	Substrato Artificial	Busca ativa	Total
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	20	17	37
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	13	1	14
<i>Petrolisthes amoenus</i> (Guérin-Méneville, 1855)	0	2	2
<i>Pachycheles monilifer</i> (Dana, 1852)	0	7	7
<i>Megalobrachium soriatum</i> (Say, 1818)	0	2	2
<i>Petrolisthes galathinus</i> (Bosc, 1802)	0	1	1
<i>Pachycheles riisei</i> (Stimpson, 1859)	0	1	1

Para a Ilha da Vitória foi amostrado um total de 102 conchas de gastrópodes, representadas por 19 espécies diferentes, sendo que apenas 11 estavam ocupadas por ermitões. A concha da espécie mais amostrada foi *Morula nodulosa* (C. B. Adams, 1845) com 27 exemplares amostrados, seguido por *Gemophos auritulus* (Link, 1807) com 19 exemplares (Tabela 5).

Tabela 5. Ocupação de conchas pelos ermitões na Ilha da Vitória. As conchas classificadas como não identificadas não puderam ter sua diagnose feita por estarem quebradas com muito incrustadas.

Espécie	Não ocupada	Paguristes tortugae	Pagurus brevidactylus
<i>Anachis catenata</i> (G. B. Sowerby, 1844)	7	0	1
<i>Astyris lunata</i> (Say, 1826)	3	0	0
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	0	1	0
<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	0
<i>Conus clerii</i> Reeve, 1844	0	0	1
<i>Costoanahis sparsa</i> (Reeve, 1859)	6	0	0
<i>Cyphoma guerrinii</i> Fehse, 2001	0	0	1
<i>Gemophos auritulus</i> (Link, 1807)	14	4	1
<i>Astraea olfersii</i> (Philippi, 1846)	0	0	1
<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	2	0	0
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlins, 1793)	1	1	5
<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	11	3	13
<i>Muricopsis marcusii</i> Vokes, 1994	0	0	1
<i>Phrontis alba</i> (Say, 1826)	1	0	0
<i>Pisania pusio</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	1
<i>Austrotoma aguayoi</i> (Carcelles, 1953)	1	0	0
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	2	1	0
<i>Tegula viridula</i> (Gmelin, 1791)	0	0	1
Não identificada	1	2	11

No total das conchas amostradas, 49.51% estavam ocupadas pelos ermitões, sendo que *P. tortugae* ocupou 13.59% das conchas e *P. brevidactylus* ocupou 35.92% das conchas. Para *P. tortugae* a concha mais ocupada foi *G. auritulus* com uma taxa de ocupação de 3.88%, enquanto que a concha mais ocupada por *P. brevidactylus* foi *M. nodulosa* com uma taxa de 12.62% (Tabela 6).

Tabela 6. Taxa de ocupação (%) do total de conchas pelos ermitões na Ilha da Vitória. As conchas classificadas como não identificadas não puderam ter sua diagnose feita por estarem quebradas com muito incrustadas.

Espécies	Paguristes tortuga e	Pagurus brevidactylus
Anachis catenata (G. B. Sowerby, 1844)	0.00	0.97
Astraea olfersii (Philippi, 1846)	0.00	0.97
Astyris lunata (Say, 1826)	0.00	0.00
Austrotoma aguayoi (Carcelles, 1953)	0.00	0.00
Cerithium atratum (Born, 1778)	0.97	0.00
Columbella mercatoria (Linnaeus, 1758)	0.00	0.00
Conus clerii Reeve, 1844	0.00	0.97
Costoanahis sparsa (Reeve, 1859)	0.00	0.00
Cyphoma guerrinii Fehse, 2001	0.00	0.97
Gemophos auritulus (Link, 1807)	3.88	0.97
Mitrella ocellata (Gmelin, 1791)	0.00	0.00
Monoplex parthenopeus (Salis Marschlins, 1793)	0.97	4.85
Morula nodulosa (C. B. Adams, 1845)	2.91	12.62
Muricopsis marcusii Vokes, 1994	0.00	0.97
Phrontis alba (Say, 1826)	0.00	0.00
Pisania pusio (Linnaeus, 1758)	1.94	0.97
Stramonita haemastoma (Linnaeus, 1767)	0.97	0.00
Tegula viridula (Gmelin, 1791)	0.00	0.97
Não identificada	1.94	10.68

A nMDS (stress = 0.05, 2 soluções convergentes) evidenciou padrão diferente de ocupação de conchas entre os animais da Ilha da Vitória e PMLS, formando grupos distintos. Dentre as espécies do PEMLS, *P. brevidactylus* e *P. criniticornis* tiveram uma distribuição similar em relação ao uso de conchas (Figura 14).

A tabela 7 mostra os índices ecológicos mostraram que as ilhas diferem em relação as características ecológicas

Tabela 7: Índices ecológicos analisados nas duas diferentes regiões estudadas: Laje de Santos e Ilha da Vitória.

Índice	Laje de Santos	Ilha da Vitória
Riqueza S	7	7
Indivíduos	158	64
Diversidade (H')	0,84	1,23
Equitabilidade (J')	0,43	0,63
Dominância (D')	0,59	0,39

Pagurus brevidactylus (Stimpson, 1859)



Figura 4 – *Pagurus brevidactylus* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Bathsheba, Barbados (neótipo) (McLaughlin 1975).

Distribuição: Atlântico ocidental – Bermudas, Flórida, Golfo do México, Antilhas, América Central, Norte da América do Sul e Brasil (Fernando de Noronha, Pernambuco até Santa Catarina) (Nucci and Melo 2007b). **Material amostrado:** **Parque Estadual Marinho da Laje de Santos:** 120 indivíduos (54 machos, 18 fêmeas não ovígeras, 34 fêmeas ovígeras e 14 juvenis) com tamanhos variando de 0,4 mm até 2,6 mm ($1,54 \pm 0,51$ mm) de EC. Ilha da Vitória : 37 indivíduos (23 machos, 1 fêmea não ovígera, 7 fêmeas ovígeras e 6 juvenis) com tamanhos variando de 0,7 mm a 4,74 mm ($1,87 \pm 0,76$ mm) de EC.

Notas ecológicas: De águas muito rasas até 50 metros. Em substratos arenosos, rochosos e bancos de alga (Melo 1999).

Pagurus criniticornis (Dana, 1852)



Figura 5 – *Pagurus criniticornis* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Desconhecida (Lemaitre 1982)

Distribuição: Atlântico ocidental – Golfo do México, Antilhas, América Central, Norte da América do Sul e Brasil (Pernambuco ao Rio Grande do Sul) (Nucci and Melo 2007b), Uruguai e Argentina.

Material amostrado: Parque Estadual Marinho da Laje de Santos: 17 indivíduos (11 machos, 5 fêmeas ovígeras, 1 fêmea não ovígera) com tamanhos variando de 0,86 mm a 1,80 mm ($1,43 \pm 0,24$ mm) de EC.

Notas ecológicas: De entremarés até 60 metros de profundidade: em substratos arenosos e lamosos (Melo 1999).

Dardanus venosus (H. Milne Edwards, 1848)



Figura 6 – *Dardanus venosus* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Guadalupe, Caribe (lectótipo) (Base de dados MHNH - <https://science.mnhn.fr>).

Distribuição: Atlântico ocidental – Bermudas, Flórida, Antilhas, Venezuela, Norte da América do Sul e Brasil (Do Amapá até São Paulo, incluindo Atol das Rocas e Fernando de Noronha) (Nucci and Melo 2015). Até então o limite sul do estado de São Paulo era a região de Ubatuba (Mantelatto et al. 2001), o presente trabalho amplia a distribuição para a Laje de Santos, cerca de 140 km ao Sul da Ilha Anchieta.

Material amostrado: Parque Estadual Marinho da Laje de Santos: 2 indivíduos machos medindo 6,13 mm e 7,31mm de EC.

Notas ecológicas: De águas rasas até 100 metros. Em rochas, cascalho, banco de algas e corais (Melo 1999).

Calcinus tibicen (Herbst, 1791)



Figura 7 – *Calcinus tibicen* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Desconhecido

Distribuição: Atlântico Ocidental – Bermudas, Flórida, Golfo do México, Antilhas, Panamá, Colômbia, Venezuela e Brasil (Fernando de Noronha, do Ceará até Santa Catarina).

Material amostrado: Parque Estadual Marinho da Laje de Santos: 1 fêmea ovígera amostrada com 3,71 mm de EC.

Notas ecológicas: Habita regiões intertidais até 30m de profundidade. Encontrado principalmente em regiões de substrato consolidado (Melo 1999).



Figura 8 – Paguristes tortugae amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Florida, EUA (Schmitt 1933)

Distribuição: Atlântico Ocidental – Carolina do Norte, Flórida, Golfo do México, América Central, Antilhas, Suriname e Brasil (Pará, Pernambuco, Bahia, Rio de Janeiro e São Paulo).

Material Amostrado: Parque Estadual Marinho da Ilha de Santos: 15 indivíduos (9 machos, 6 fêmeas não ovígeras) com tamanhos variando de 0,77 mm a 4,87 mm ($2,28 \pm 1,12$ mm) de EC. Ilha da Vitória : 14 indivíduos (8 machos, 3 fêmeas não ovígeras e 3 fêmeas ovígeras) com tamanhos variando de 1,73 mm a 5,81 mm ($4,06 \pm 1,03$ mm) de EC.

Notas ecológicas: Vive desde regiões rasas até 100m de profundidade, em substratos consolidados, lamosos e associados a algas (Melo 1999).

Pachycheles monilifer (Dana, 1852)



Figura 9 – *Pachycheles monilifer* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Rio de Janeiro, Brasil (Ferreira and Melo 2016)

Distribuição: Atlântico ocidental – EUA (Florida), Mexico, Ilhas Virgens, St Thomas & St John, Colômbia, Venezuela, Brasil (Do Pará a Santa Catarina) (Ferreira and Melo 2016).

Material amostrado: Parque Estadual Marinho da Ilha de Santos: 2 indivíduos amostrados (1 macho e 1 fêmea) ambos com 7,7 mm de CC. Ilha da Vitória : 7 machos amostrados com tamanho variando de 4,81 mm a 8,5 mm ($5,81 \pm 1,62$ mm) de CC.

Notas ecológicas: De regiões intertidais até 40m, geralmente encontrado associado a outros invertebrados sésseis e sob rochas (Ferreira & Melo 2016).

Petrolisthes amoenus (Guérin-Ménéville, 1855)



Figura 10 – *Petrolisthes amoenus* amostrado no PEMLS.

Localidade tipo: Cuba (Ferreira and Melo 2016).

Distribuição: Atlântico ocidental – EUA, Porto Rico, Barbados, Colômbia, Curaçao e Bonaire, Venezuela, Trinidad & Tobago, e Brasil (de Fernando de Noronha, Trindade, e do Maranhão a São Paulo) (Ferreira and Melo 2016). O presente trabalho aumenta a distribuição de *P. amoenus* para a Laje de Santos aproximadamente 135 km ao sul do seu antigo limite (Alves et al. 2011).

Material amostrado: Parque Estadual Marinho da Laje de Santos: 1 fêmea não ovígera medindo 6,87 mm de CC. Ilha da Vitória : 1 macho amostrado medindo 3,2 mm de CC.

Notas ecológicas: Vive associado a outros invertebrados sésseis e algas, também sendo encontrado embaixo de rochas. Habita desde águas rasas até 140 m de profundidade (Ferreira & Melo 2016).

Megalobrachium soriatum (Say, 1818)

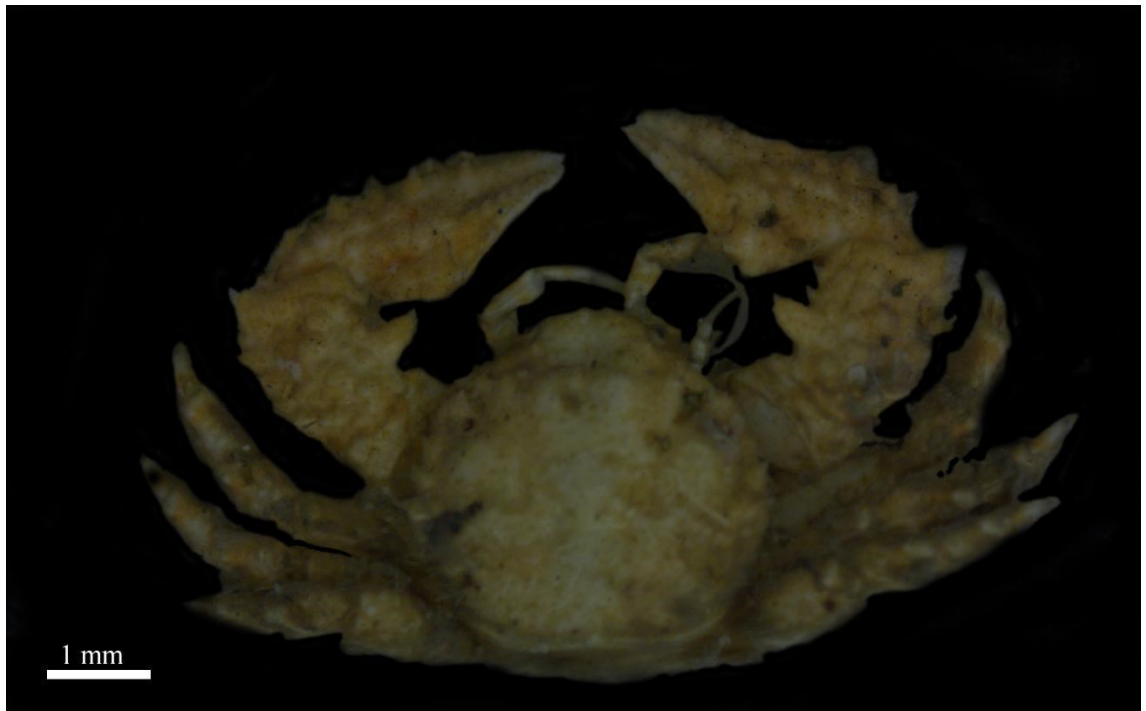


Figura 11 – *Megalobrachium soriatum* amostrado na Ilha da Vitória

Localidade tipo: Georgia, EUA (Ferreira and Melo 2016).

Distribuição: Atlântico ocidental – EUA, Mexico, Panamá, Porto Rico, Martinica, Barbados, Colômbia, Venezuela e Brasil (de Maranhão a São Paulo) (Ferreira and Melo 2016).

Material amostrado: Ilha da Vitória: 2 machos amostrados medindo 4,1 mm e 4,2 mm de CC.

Notas ecológicas: Vive associado a outros invertebrados sésseis e algas, também sendo encontrado embaixo de rochas. Habita desde águas rasas até 54m de profundidade (Ferreira & Melo 2016).

Petrolisthes galathinus (Bosc, 1802)



Figura 12 – *Petrolisthes galathinus* amostrado na Ilha da Vitória

Localidade tipo: desconhecido (Ferreira and Melo 2016).

Distribuição: Atlântico Ocidental – EUA, Mexico, Panamá, Antilhas, Colômbia, Venezuela, Suriname, Guiana Francesa e Brasil (Trindade, Pará a São Paulo, Santa Catarina); Pacífico Oriental – El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá e Equador (Ferreira and Melo 2016).

Material amostrado: Ilha da Vitória: 2 indivíduos (1 macho e uma fêmea não ovígera) medindo 3 mm e 6,8 mm de EC, respectivamente.

Notas ecológicas: Vive associado a outros invertebrados sésseis e algas, também sendo encontrado embaixo de rochas. Habita desde águas rasas até 54m de profundidade (Ferreira & Melo 2016).

Pachycheles riisei (Stimpson, 1859)

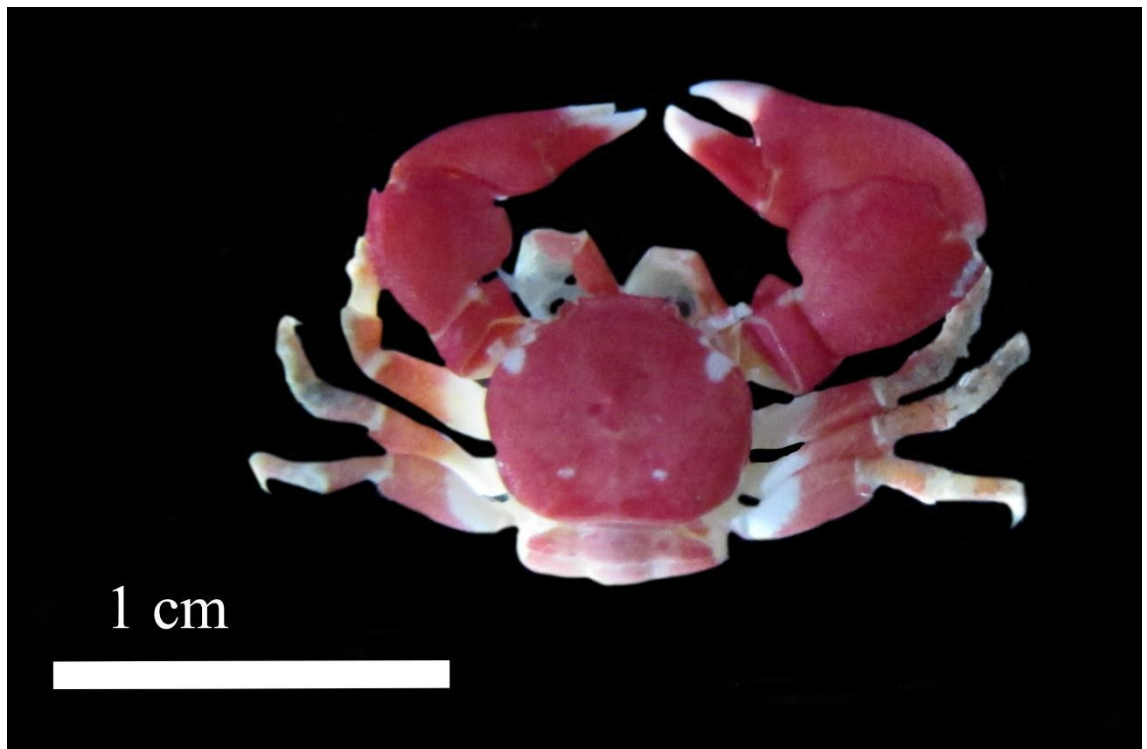


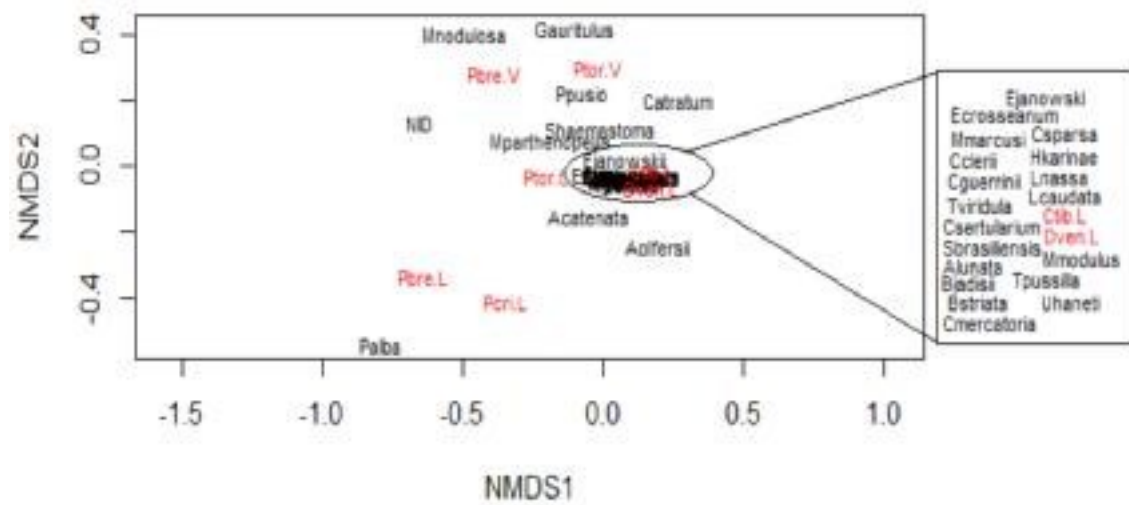
Figura 13 – *Pachycheles riisei* amostrado na Ilha da Vitória

Localidade tipo: St Thomas, Ilhas Virgens (Ferreira and Melo 2016).

Distribuição: Atlântico ocidental – Eua, Belize, Porto Rico, Ilhas Virgens, Barbados, Colômbia, Venezuela, Tobago e Brasil (Atol das Rocas, Fernando de Noronha e Trindade, Ceará, e da Pará a São Paulo) (Ferreira and Melo 2016).

Material amostrado: Ilha da Vitória: Uma fêmea ovígera medindo 5,9 de CC.

Notas ecológicas: Vive associado a outros invertebrados sésseis e algas, também sendo encontrado embaixo de rochas. Habita principalmente regiões intertidais (Ferreira & Melo 2016).



Discussão

Um total de 10 espécies foi coletado para as duas ilhas, representando o primeiro trabalho realizado de inventário de fauna de Anomura para o Parque Estadual Marinho da Laje de Santos e duas espécies tiveram sua distribuição ampliada para o PEMLS (registro mais ao sul). Para a Ilha da Vitória, foram amostrados duas espécies de ermitões e cinco de porcelanídeos, espécies essas também encontradas na fauna de ilhas próximas, como a Ilha Anchieta, Ilha da Vitória, Ilhote das Couves (Mantelatto and Garcia 2002; Alves et al. 2006, 2011; Lima et al. 2014).

O baixo número de porcelanídeos amostrados se deve a dificuldade de capturar estes animais visto que muitas vezes eles vivem associados a outros organismos (Limviriyakul et al. 2016). *Pachycheles monilifer* apresenta ampla distribuição na costa do Atlântico desde os EUA até o sul do Brasil (Ferreira and Melo 2016) e em regiões do litoral norte do estado de São Paulo, onde é encontrado geralmente associado aos briozoários ou aos poliquetos (Tamburus et al. 2014). *Petrolisthes amoenus* também é encontrado associado a algas e corais (Ferreira & Melo 2016), previamente sua distribuição era da Flórida (EUA) até a Ilha Vitória (São Paulo, Brasil) (Alves et al. 2011, Ferreira & Melo 2016), e no presente trabalho esta distribuição é ampliada cerca de 135 km ao sul, com um novo registro meridional para *P. amoenus*. Este novo registro meridional pode ser devido à falta de estudos e amostragens de crustáceos associados a substrato consolidado na região da baixada santista e litoral sul do estado do estado de São Paulo.

A baixa densidade de *D. venosus* e *C. tibicen* se deve ao habitat comum destes animais. *Calcinus tibicen* é uma espécie com ampla distribuição no Atlântico desde a região das Bermudas e Flórida nos EUA até o litoral de Santa Catarina no Brasil (Nucci & Melo 2015), porém é comumente encontrado em regiões intertidais e de águas rasas (Hazlett 1966; Fransozo and Mantelatto 1998). Portanto, como o trabalho utilizou

metodologia de SCUBA focando em regiões de sublitoral, estes indivíduos não foram amostrados em grandes números.

Dardanus venosus é tipicamente encontrado na interface substrato não-consolidado/substrato consolidado (Mantelatto et al. 2001; Almeida et al. 2007). Esta espécie também está distribuída desde a região das Bermudas e Flórida, EUA, até o Estado de São Paulo, Brasil, porém, o presente estudo trás novo registro meridional para a espécie, até então com sua distribuição conhecida para o litoral norte de São Paulo (Mantelatto et al. 2001).

Em regiões de sublitoral consolidado do estado de São Paulo, as espécies mais abundantes são *P. tortugae* e *P. brevidactylus* (Mantelatto and Garcia 2002; Lima et al. 2014). Estes animais além de serem os mais abundantes neste tipo de ambiente, também apresentam o comportamento de “clustering”, onde vários animais ficam aglomerados em alta densidade (Turra and Leite 2000).

A alta abundância de *P. brevidactylus* no PEMLS em relação às outras espécies pode ser devido à competição por recursos (alimentos ou conchas) com outras espécies. Esta competição por recurso pode estar diretamente ligada à disponibilidade de conchas no ambiente, visto que no ambiente natural nem sempre há conchas de tamanhos adequados disponíveis para toda a população ou para todas as espécies (Angel 2000).

De acordo com Bertness (1981), esta competição pode se dar de duas maneiras: 1) através de exploração, onde um indivíduo ou uma espécie é mais eficiente na obtenção de conchas, 2) através de interferência onde um indivíduo afeta diretamente outro através de comportamentos agonísticos.

Na Ilha Anchieta, local próximo às regiões selecionadas para o presente estudo, a fauna de ermitões possui maior riqueza com 9 espécies registradas (Mantelatto and Garcia 2002), porém, quando compara a disponibilidade de conchas entre a Ilha Anchieta e Laje

de Santos, há diferenças claras. Na Ilha Anchieta a espécie de gastrópode mais abundante é *Cerithium atratum*, sendo também a espécie mais ocupada pelos ermitões (Meireles et al. 2003), enquanto que no PEMLS a espécie mais abundante foi *A. lunata* mas que devido ao seu tamanho diminuto (Rios 2009) sua ocupação foi baixa, enquanto que *P. alba* foi a mais ocupada possivelmente por apresentar características mais benéficas para a vida dos ermitões. Esta diferença na disponibilidade de recursos pode refletir na riqueza e abundância de ermitões em diferentes regiões.

Após observação pessoal através dos mergulhos e consulta na literatura, é possível que haja uma estratificação na distribuição dos ermitões no substrato consolidado com *C. tibicen* ocupando a região superior próximo à área intertidal, *P. brevidactylus* e *P. tortuga* e dominando a região toda (inclusive o estrato superior e o inferior), e na porção inferior estariam presentes *D. venosus* e *P. criniticornis*. Esta estratificação e diferença em ocupação de microhabitats foi documentada para uma comunidade de ermitões intertidais do Panamá (Abrams 1980), neste local ermitões de duas espécies diferentes não foram coletados na mesma poça formada durante a maré baixa, esta diferença na ocupação de habitat também foi reportada para a região das Maldivas (Gherardi & Nardone 1997), neste trabalho os autores descreveram *Calcinus laevimanus* (Randall, 1840) e *Clibanarius humilis* Dana, 1851 em co-existência, porém a terceira espécie da região, *Calcinus latens* (Randall, 1840), não era encontrada junto com as outras. Estes trabalhos, junto com o presente reforçam que haja partição do nicho ecológico.

Para área de substrato consolidado já foi verificado na literatura baixa riqueza de ermitões (Vance 1972; Leite et al. 1998; Mantelatto & Garcia 2002; Bouzon & Freire 2007; Almeida et al. 2008; Giraldez et al. 2015), assim como o presente estudo. E de acordo com a literatura, comunidades com baixa diversidade tendem a apresentar alta

dominância (García-Raso 1990; Manjon-Cabeza & Garcia-Raso 1998; Muñoz et al. 2008).

Para invertebrados, riqueza de espécies e equitabilidade são fortemente correlacionadas positivamente (Stirling & Wilsey 2001), e nossos resultados sugerem que dados de riqueza devem ser analisados junto com outros índices (J' , H' , D') (Stirling & Wilsey 2001; Hillebrand et al. 2008). Comunidades caracterizadas por dominância, como observado para a Laje de Santos, as interações intraespecíficas são mais importantes para as espécies dominantes, enquanto para as espécies raras as interações interespecíficas serão mais importantes (Hillebrand et al. 2008). Contudo, para o efeito da dominância deve ser levado em conta tanto o grau de dominância quanto a identidade das espécies (Hillebrand et al. 2008). A Ilha da Vitória apresentou maior diversidade, e logo, uma menor dominância devido ao número de espécies de Porcellanidae amostrados em relação a Laje de Santos, estes animais foram mais abundantes na Ilha da Vitória, provavelmente, devido a geomorfologia da região que é composta por rochas menores e presença de outros invertebrados sésseis nos quais estes animais vivem associados. Outro fator que pode limitar a riqueza de ermitões é a disponibilidade de concha

O recurso concha é limitante para a vida destes animais (Kellogg 1976) e o padrão de ocupação pelas duas espécies amostradas em ambas as regiões diferiu de acordo com a nMDS. Para o PEMLS tanto *P. tortugae* quanto *P. brevidactylus* ocuparam preferencialmente conchas de *P. alba*, enquanto que para a Ilha da Vitória as conchas mais ocupadas foram *M. nodulosa* e *G. auritulus*. Em outros trabalhos realizados com ermitões e disponibilidade de conchas realizadas no litoral norte do estado de São Paulo encontraram resultados similares aos da Ilha da Vitória, sendo *M. nodulosa* e *G. auritulus* as mais ocupadas juntamente com *C. atratatum* (Negreiros-Fransozo et al. 1991; Meireles et al. 2003; Lima et al. 2014). Para o PEMLS, a concha mais ocupada foi *P. alba*, esta

espécie de Nassariidae possivelmente se desenvolve melhor nas condições geomorfológicas e ambientais do PEMLS.

A fim de se entender realmente a diferença na distribuição, abundância e riqueza de gastrópodes entre regiões são necessários estudos sobre a biologia e reprodução dos gastrópodes, principalmente aqueles com as conchas mais ocupadas (*M. nodulosa*, *G. auritulus*, *C. atratum* e *P. alba*). Destas, temos o estudo sobre a biologia de *C. atratum* (Denadai et al. 2004), onde esta espécie é encontrada tipicamente nas regiões intertidais e de águas rasas. Tais autores também inferem que *C. atratum* durante a fase adulta geralmente encontram-se associados a algas, estas que são características das ilhas do litoral norte de São Paulo. Na Laje de Santos, o rochedo amostrado é caracterizado por manchas de algas vermelhas e algas marrons, presença do zoantídeos, hidrozoários, ascídeas, octocorais e colônias esparsas de corais escleratinizados (Luiz et al. 2008). As características locais da Laje de Santos, localizada na transição entre ambientes tropicais e sub-tropicais, se enquadra no tipo de local de “recifes marginais” de altas latitudes onde corais pétreos ocorrem em colônias isoladas na rocha exposta (Perry and Larcombe 2003; Luiz et al. 2008).

As diferenças geomorfológicas das regiões amostradas podem também ajudar a explicar a diferença na distribuição de gastrópodes, visto que a Ilha da Vitória apresenta rochas menores aumentando a heterogeneidade do ambiente, enquanto que na Laje de Santos a heterogeneidade é menor devido a presença de rochas maiores. Outro fator que deve ser levado em consideração são as forças hidrodinâmicas, Lunt et al. (2017) demonstraram que regiões mais exposta há aumento de forças hidrodinâmicas o que impacta na abundância das espécies e no tamanho das mesmas, logo, como a Ilha da Vitória faz parte do arquipélago de Ilhabela e está numa região mais abrigada a fauna de

gastrópodos tende a ser diferente em abundância e tamanho do que a Laje de Santos que é uma região aberta e sem barreiras para diminuir as forças hidrodinâmicas.

Por fim, o presente estudo conclui que o método de amostragem através do SRA é uma ferramenta complementar importante na coleta de ermitões, bem como carcinofauna, em substrato consolidado podendo ser usado como modelo para futuros estudos. Apesar de ambas as regiões serem áreas de preservação, suas características locais influenciam na distribuição e disponibilidade de gastrópodes, sendo assim, tendo impacto na composição dos anomúros.

Referências

- Abrams PA (1980) Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46:365–379.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Almeida A, Coelho P, Santos J, Ferraz N (2007) Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica* 29:5–20.
- Almeida AO, Bezerra LE a, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, Coelho P a (2008) Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* 16:23–41.
- Alves DFR, Cobo VJ, Melo GAS de (2006) Extension of the geographical distribution of some brachyuran and porcellanid decapods (Crustacea) to the coast of the State of São Paulo, Brazil. *Rev Bras Zool* 23:1280–1283.
- Alves DFR, Barros-Alves SDP, Cobo VJ (2011) Composition and abundance of porcellanid crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from rocky bottoms off Vitória

- Island, southeast coast of Brazil. Zool (Curitiba, Impresso) 28:214–218. doi: 10.1590/S1984-46702011000200009
- Angel JE (2000) Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). J Exp Mar Bio Ecol 243:169–184. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00119-7
- Baine M (2001) Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. Ocean Coast Manag 44:241–259. doi: 10.1016/S0964-5691(01)00048-5
- Batista-Leite LMA, Coelho PA, Calado TCS (2005) Estrutura populacional e utilização de conchas pelo caranguejo ermitão *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)(Crustacea, Decapoda, Diogenidae). Trop Oceanogr 33:99–118.
- Bertness MD (1981) Interference, exploitation and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. J Exp Mar Bio Ecol 49:189–202. doi: 10.1016/0022-0981(81)90070-8
- Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (2001) Marine community ecology. Sinauer Associates, Massachussets
- Bezerra LEA, Almeida AO De (2005) Primeiro registro da espécie indo-pacífica *Charybdis helleri* (A. Milne Edwards, 1867)(Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. Trop Oceanogr Recife 33:33–38.
- Biagi R, Mantelatto FLM (2006) Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. Hydrobiologia 559:247–254. doi: 10.1007/s10750-005-9115-x
- Bouzon J, Freire (2007) The Brachyura and Anomura fauna (Decapoda; Crustacea) in the Arvoredo Marine Biological Reserve on the southern brazilian coast. Brazilian J Biol 67:321–325. doi: 10.1590/S1519-69842007000200018

- Bracken-Grissom HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ah Yong ST, Felder DL, Lemaitre R, Crandall KA (2013) A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evol Biol* 13:128. doi: 10.1186/1471-2148-13-128
- Buckley WJ, Ebersole JP (1994) Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. *J Exp Mar Bio Ecol* 182:49–64. doi: 10.1016/0022-0981(94)90210-0
- Castilho AL, Pie MR, Fransozo A, Pinheiro AP, Costa RC (2008) The relationship between environmental variation and species abundance in shrimp community (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK* 88:119–123. doi: 10.1017/S0025315408000313
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- da Silva AR, Galli GM, Stanski G, Biasi B De, Davanzo TM, Cobo VJ, Castilho AL (2018) Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. *Invertebr Reprod Dev* 00:1–10. doi: 10.1080/07924259.2018.1513087
- De Grave S, Pentcheff ND, Ah Yong ST, Chan T-Y, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R (2009) A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans. *Raffles Bull Zool* 21:1–109.
- Denadai MR, Amaral ACZ, Turra A (2004) Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J Nat Hist* 38:1695–

1710. doi: 10.1080/0022293031000156330
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant – plant network. *Ann Bot* 111:1285–1293. doi: 10.1093/aob/mct071
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90–98. doi: 10.1111/2041-210X.12139
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24.
- Eklöf A, Allesina S (2017) Networks, Ecological. In: Hastings A, Gross LJ (eds) *Encyclopaedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, pp 470–489
- Ferreira LA de A, Melo GAS de (2016) Porcelain crabs from Brazil (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Zootaxa* 4092:175–194.
- Ferreira LAA (2010) Taxonomia e Distribuição da Família Porcellanidae Haworth (crustacea: Decapoda: Anomura) no litoral brasileiro.
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *J Anim Ecol* 79:811–817. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x
- Franzoso A, Mantelatto FLM (1998) Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 18:738–745.
- Fründ J, Mccann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model.

- Oikos 125:502–513. doi: 10.1111/oik.02256
- García-Raso JE (1990) Study of a Crustacea Decapoda taxocenosis of *Posidonia oceanica* beds from the Southeast of Spain. *Mar Ecol* 11:309–326.
- Garcia RB, Mantelatto FLM (2001) Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from southern Brazil. *J Exp Mar Bio Ecol* 265:1–14. doi: 10.1016/S0022-0981(01)00321-5
- Gherardi F, Nardone F (1997) The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage. *Crustaceana* 70:608–629.
- Giraldes BW, Coelho Filho PA, Smyth DM (2015) Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones-Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Glob Ecol Conserv* 3:163–175. doi: 10.1016/j.gecco.2014.11.011
- Guimarães PR, Sazima C, Sazima SF dos RI (2007) The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biol Lett* 3:51–54. doi: 10.1098/rsbl.2006.0562
- Guimerà R, Amaral LAN (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Lett to Nat* 433:895–900. doi: 10.1038/nature03286.1.
- Guo Q (2015) *Island Biogeography Theory : Emerging Patterns and Human Effects*. Elsevier Inc.
- Hazlett BA (1966) Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab. *Z Tierpsychol* 23:655–671.
- Hazlett BA (1989) Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behav Ecol Sociobiol* 25:119–128.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshw Biol*. doi: 10.1111/fwb.12533

- Hendrickx ME (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull l'Institut R des Sci Nat Belgique* 65:125–150.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of Dominance: a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Process. *Ecology* 89:1510–1520. doi: 10.1890/07-1861.1
- Horn HS (1966) Measurement of “Overlap” in comparative ecological studies. *Am Nat* 100:419–424. doi: 10.1590/S0036-36342000000600010
- Hutchingson GE (1957) Population studies, animal ecology and demography: concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. pp 415–429
- Kellogg CW (1976) Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *J Exp Mar Bio Ecol* 22:101–111. doi: 10.1016/0022-0981(76)90112-X
- Kellogg CW (1977) Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biol Bull* 153:133–144.
- Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Leite FPP, Turra A, Gandolfi SM (1998) Hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura), gastropod shells and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. *J Nat Hist* 32:1599–1608. doi: 10.1080/00222939800771131
- Lemaitre R (1982) The Provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part II. *Pagurus gymnodactylus*, a new species from Gulf of Mexico and a comparison with *Pagurus annulipes* (Stimpson). *Bull Mar Sci* 32:656–663.

- Lemaitre R, Tavares M (2015) New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa* 3994:451–506. doi: 10.11646/zootaxa.3994.4.1
- Leone IC, Mantelatto FL (2015) Maternal investment in egg production : Substrate- and population-specific effects on offspring performance of the symbiotic crab *Pachycheles monilifer* (Anomura : Porcellanidae). *J Exp Mar Bio Ecol* 464:18–25. doi: 10.1016/j.jembe.2014.12.002
- Lima DJM (2012) Estrutura e dinâmica da comunidade de caranguejos ermitões do sublitoral consolidado do Ilhote das Couves, litoral norte de São Paulo. Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP
- Lima DJM, Cobo VJ, De Aquino MAB, Fransozo A (2014) The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 86:1769–1782. doi: 10.1590/0001-3765201420130472
- Lima DJM, Alves DFR, Cobo VJ (2018) Composition , density , and shell use of hermit crabs (Crustacea : Paguroidea) from subtidal boulder fields in southeastern Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 46:72–82. doi: 10.3856/vol46-issue1-fulltext-9
- Limviriyakul P, Tseng L-C, Hwang J-S, Shih T-W (2016) Anomuran and brachyuran symbiotic crabs in coastal areas between the southern Ryukyu arc and the Coral Triangle. *Zool Stud*. doi: 10.6620/ZS.2016.55-07
- Lomolino M V., Sax DF, Riddle BR, Brown JH (2006) The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *J Biogeogr* 33:1503–1510. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01593.x
- Luiz OJ, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Sazima I (2008)

- The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: Annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. *Zootaxa* 1–25.
- Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, Marum H (2009) Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyol Res* 56:96–99. doi: 10.1007/s10228-008-0060-3
- Lunt J, Reustle J, Smee DL (2017) Wave energy and flow reduce the abundance and size of benthic species on oyster reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 569:25–36. doi: 10.3354/meps12075
- Magurran AE (2013) *Medindo a diversidade biológica*, 1st edn. UFPR, Curitiba
- Manjon-Cabeza ME, Garcia-Raso JE (1998) Population structure and growth of the hermit crab *Diogenes pugilator* (Decapoda : Anomura : Diogenidae) from the northeastern Atlantic. *J Crustac Biol* 18:753–762. doi: Doi 10.2307/1549152
- Mantelatto FL, Faria FCR, Biagi R, Melo G a S (2004) Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. *Brazilian Arch Biol Technol* 47:273–279. doi: 10.1590/S1516-89132004000200015
- Mantelatto FLM, Garcia RB (1999) Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 19:268–275.
- Mantelatto FLM, Garcia RB (2002) Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Mod approaches to study Crustac* 137–143.
- Mantelatto FLM, Garcia RB, Martinelli JM, Hebling NJ (2001) On a record of *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards) (Crustacea, Anomura) from the São Paulo State, Brazil. *Rev Bras Zool* 18:71–73. doi: 10.1590/S0101-81752001000100006
- Mattos LA De, Mendes LMD, Bedê LM, Costa TV da, Oshiro LMY (2014) Influence

- of environmental variables on the distribution of intertidal porcellanid crabs in Sepetiba Bay , Rio de Janeiro , Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 42:980–988. doi: 10.3856/vol42-issue5-fulltext-5
- McLaughlin P (1983) Hermit crabs - are they really polyphyletic ? *J Crustac Biol* 3:608– 621.
- McLaughlin PA (1975) On the identity of *Pagurus brevidactylus* (Stimpson) (Decapoda: Paguridae), with the description of a new species of *Pagurus*) from the Western Atlantic. *Bull Mar Sci* 25:359–376.
- McLaughlin PA, Komai T, Lemaitre R, Rahayu DL (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world. PART I: Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *Raffles Bull Zool* 5–107.
- McLaughlin PA (2003) Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea : Decapoda : Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. *Mem Museum Victoria* 60:111–144.
- Meireles A de L, Biagi R, Mantelatto FL (2003) Gastropod shell availability as a potential resource for the hermit crab infralittoral fauna of Anchieta Island (SP), Brazil. *Nauplius* 11:99–105.
- Melo GAS de (1999) Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. Plêiade/FAPESP, São Paulo
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends Ecol Evol* 30:1–7. doi: 10.1016/j.tree.2015.02.008
- Muñoz JEG, Manjón-Cabeza ME, Raso JEG (2008) Decapod crustacean assemblages from littoral bottoms of the Alborán Sea (Spain, west Mediterranean Sea): spatial and temporal variability. *Sci Mar* 72:437–449. doi: 10.3989/scimar.2008.72n3437

- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ (1991) Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. *Biotemas* 4:135–148.
- Nucci P, Melo GAS de (2011) Hermit crabs from Brazil: Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Pagurus. *Zootaxa* 3104:26–41.
- Nucci PR, Melo GAS de (2007a) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Nucci PR, Melo GAS de (2015) Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Paguristes. *Zootaxa* 3947:327–346.
- Nucci PR, Melo GAS (2007b) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci* 104:19891–19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
- Osawa M, McLaughlin PA (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Parte II - Porcellanidae. *raffles Bull Zool* 23:109–129.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An Efficient Method of Generating Random R × C Tables with Given Row and Column Totals. *J R Stat Soc* 30:91–97.
- Pereira PHC, Junior JZ, Jacobucci GB (2009) Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Biotemas* 22:65–75.
- Perry CT, Larcombe P (2003) Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs* 22:427–432. doi: 10.1007/s00338-003-0330-5
- Rios E (2009) Compendium of Brazilian sea shells. Evengraf, Rio Grande
- Sant’Anna BS, Dominciano LC da C, Buozi SF, Turra A (2012) Is shell partitioning

- between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and / or exploitation competition ? *Mar Biol Res* 8:662–669. doi: 10.1080/17451000.2011.653371
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW (2016) Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *J Anim Ecol* 85:1586–1594. doi: 10.1111/1365-2656.12509
- Schejter L, Mantelatto FL (2011) Shelter association between the hermit crab *Sympagurus dimorphus* and the zoanthid *Epizoanthus paguricola* in the southwestern Atlantic Ocean. *Acta Zool* 92:141–149. doi: 10.1111/j.1463-6395.2009.00440.x
- Schmitt WL (1933) Four new species of decapoda crustaceans from Porto Rico.
- Schnabel KE, Ahyong ST, Maas EW (2011) Galatheoidea are not monophyletic - molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Mol Phylogenet Evol* 58:157–68. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.011
- Spight TM (1977) Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. *Biol Bull* 152:120–133.
- Stampar SN, Kodja G (2007) Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, *Stomatoca atra*: Distribution Extension. *Check List J Species List Distrib* 3:55–57.
- Stirling G, Wilsey B (2001) Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *Am Nat* 158:286–299. doi: 10.1086/321317
- Tamburus AF, Negri M, Rossi N, Mantelatto FL, Miguel L (2014) Substrate preference by the porcelain crab *Pachycheles monilifer* (Crustacea , Anomura): the bryozoan *Schizoporella errata* or the polychaete *Phragmatopoma caudata* ? *Nauplius* 22:127–

135. doi: 10.1590/S0104-64972014000200006
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47. doi: 10.1007/s10750-011-0832-z
- Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH (2011) Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–629. doi: 10.1093/sysbio/syr063
- Turra A, Leite FP (2000) Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. *Rev Bras Biol* 60:39–44.
- Turra A, Leite FPP (2003) The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Mar Ecol Prog Ser* 265:155–163. doi: 10.3354/meps265155
- Vance RR (1972) Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53:1062–1074.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte L da S, Dalsgaard B, Sazima M (2016) Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85:262–272. doi: 10.1111/1365-2656.12459
- Worcester SE, Gaines SD (1997) Quantifying hermit crab recruitment rates and megalopal shell selection on wave-swept shores. *Mar Ecol Prog Ser* 157:307–310. doi: 10.3354/meps157307
- Wright AG (2017) Deep water parapagurid hermit crabs: their distribution, abundance, population structure and associations in the Southern Benguela. University of Cape Town

INTERAÇÕES ENTRE ERMITÕES E CONCHAS EM COMUNIDADES DE DIFERENTES ILHAS COSTEIRAS DO ESTADO DE SÃO PAULO

Resumo: Ermitões dependem de conchas de gastrópodes vazias como forma de abrigo e proteção por não possuírem o abdômen calcificado. Embora o recurso concha seja imprescindível para estes animais, nem sempre estão disponíveis para a comunidade toda. O presente trabalho tem como objetivo comparar as comunidades de ermitões no sublitoral consolidado de ilhas continentais do estado de São Paulo por meio de índices ecológicos. Quatro ilhas foram investigadas padronizando-se a metodologia de amostragem no uso de coleta manual por mergulho autônomo. Para a Laje de Santos e Ilha da Vitória, as coletas foram realizadas entre 2015 e 2016, enquanto os dados de Ilha Anchieta e do Ilhote das Couves foram retirados da literatura. Os índices ecológicos foram diversidade, dominância, equidade e riqueza, como também, foram aplicadas curvas de rarefação. Um total de 4327 indivíduos foi analisado, pertencentes a cinco espécies das quatro comunidades estudadas, sendo *Paguristes tortugae* e *Pagurus brevidactylus* somando mais de 80% da abundância das quatro ilhas analisadas. Em geral, as ilhas foram caracterizadas por apresentarem alta dominância ($\geq 0,6$) e baixa equidade ($\leq 0,5$). As curvas de rarefação mostraram que não há diferença na riqueza nas regiões estudadas. A alta dominância destas duas espécies pode indicar uma competição pelo recurso concha na região. As outras três espécies estão restritas a região superior do sublitoral consolidado próximo à área entre-maré ou a interface entre a região consolidada/areia. Conclui-se que as ilhas estudadas são caracterizadas por baixa diversidade e alta dominância que podem ser reflexo da escassez de conchas para manutenção de uma comunidade diversa.

Palavras-chave: Anomura, comunidade, diversidade, Paguroidea

Introdução

O campo de estudo de ecologia de comunidades foca em entender os padrões de distribuição, abundância e interações entre espécies (Leibold et al. 2004). Frequentemente, comunidades são estruturadas conforme as condições abióticas, interações bióticas e processos de dispersão e colonização (Leibold et al. 2004; Heino et al. 2014). E dentre os estudos de riqueza de espécies e comunidades, há a teoria da biogeografia de ilhas proposta por MacArthur & Wilson (1967), onde a riqueza das espécies de uma determinada localidade é tida como um resultado da interação entre imigração e extinção. Nesta teoria os autores propõem que em ilhas maiores há uma menor taxa de extinção levando assim a uma maior riqueza das espécies, porém além da extinção, outro fator que a teoria leva em conta é a taxa de imigração (ou colonização) das ilhas e, neste caso, ilhas mais distantes da costa (fonte) apresentarão menor taxa de imigração.

Ilhas são referidas como áreas isoladas envolvidas por águas (Guo 2015). Entretanto, num sentido mais amplo, "ilhas" incluem regiões que suportam assembleias únicas de espécies com relação aos ambientes que a circundam, como por exemplo: topo de montanhas, oásis e lagos (Lomolino et al. 2006; Guo 2015). O presente estudo foi realizado em áreas de “massas de terras submersas” (ilhas) envolvidas por águas costeiras na região do sublitoral consolidado.

A região de sublitoral consolidado pode ser subdividido em duas regiões: o infralitoral que recebe grande incidência luminosa sendo dominada por macroalgas e a região circalitoral, logo abaixo o infralitoral (Bertness et al. 2001). O circalitoral é caracterizada por uma menor incidência de luz, logo sendo dominada por invertebrados sésseis como corais, ascídias, esponjas e lofoforados (Bertness et al. 2001). Estas áreas rochosas oferecem abrigos para diversas espécies animais desde invertebrados como crustáceos, até animais vertebrados como peixes (Mantelatto et al. 2004; Stampar &

Kodja 2007; Luiz et al. 2008, 2009; Alves et al. 2011; Lima et al. 2014). A arquitetura física oferecida pelo substrato consolidado muitas vezes é crucial para o assentamento e mobilidade da fauna, bem como disponibilidade de alimento (Tokeshi & Arakaki 2012).

Em estudos de comunidades, sejam em ilhas ou não, existem vários conceitos para o tema na literatura, porém para este trabalho todos os termos ecológicos se baseiam nos trabalhos de Leibold et al. (2004), Cottenie (2005), Tokeshi & Arakaki (2012), Heino et al. (2014), e Mittelbach & Schemske (2015), sendo assim, definimos comunidade como grupo de espécies que potencialmente interagem dentro de uma mancha ou um habitat local (Leibold et al. 2004).

Embora haja na literatura vários trabalhos com comunidades de crustáceos marinhos (Castilho et al. 2008; Alves et al. 2011; Mattos et al. 2014). Para a comunidade de anomúros na costa brasileira em sublitoral consolidado existem poucos trabalhos, e estes tradicionalmente usam abordagens simples como o uso de índices ecológicos e abundância das espécies registradas (Mantelatto & Garcia 2002; Giraldes et al. 2015). Como ermitões possuem uma íntima relação com conchas vazias de gastrópodos (Kellogg 1976) entender esta relação também a nível de comunidade é importante. Neste sentido, o uso de ferramentas da ecologia de redes (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007) ajudará a entender melhor a dinâmica da comunidade de ermitões e seus recursos. Dentro desta abordagens temos métricas como sobreposição de nicho (R_0), aninhamento, especialização e modularidade (Fortuna et al. 2010).

A sobreposição de nicho (R_0) mede o grau de sobreposição entre espécies do mesmo nível, calculado através do índice de Horn (Horn 1966), valores baixos de sobreposição de nicho indica que as espécies do mesmo nível estão particionando um ou mais eixos de nicho (Hutchingson 1957), ou seja, as interações entre as espécies de mesmo nível são diferentes. Especialização da rede (H_2') mede o quanto as espécies do

mesmo nível interagem com os recursos disponíveis. Baixos valores de H_2' indicam que a comunidade possui um caráter mais generalista, o que indica que as espécies interagem com uma variedade grande de recursos não dependendo de uma interação específica. Aninhamento quantifica o quão especializada são as interações par-a-par dentro de um sub-set de interações entre generalistas, no presente trabalho como medida de aninhamento será usado o wNODF (Almeida-Neto & Ulrich 2011), que leva em consideração a abundância das espécies; valores altos de wNODF demonstram que as espécies centrais da rede são representadas por hábitos generalistas e estabelecem interações com mais parceiros (Almeida-Neto & Ulrich 2011). Por fim, a modularidade (M) mede se há formação de sub-sets (módulos) de espécies dentro da rede, como se fossem blocos, onde espécie do mesmo sub-set interagem mais entre si do que com espécies de outros sub-sets ou módulos. Valores altos de M demonstram que há compartimentalização dentro da comunidade (Olesen et al. 2007), logo, no presente trabalho irá avaliar se um grupo particular de ermitões demonstram preferência de interação por um particular grupo de conchas.

Através dessas métricas e análises de rede é possível entender o papel das espécies através dos índices C e Z (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007), C mensura a conexão das espécies entre os módulos formados, ou seja, o quão conectada uma espécie é com outras de outros módulos; e Z mensura a conexão das espécies dentro do mesmo módulo em relação aos outros módulos. De acordo com os valores de C e Z, as espécies podem ser classificadas com periféricas (baixos valores de C e Z), conectoras (alto valor de C e baixo valor de Z), hub de módulo (alto valor de Z e baixo valor de C) e hub de rede (alto valor de C e Z) (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007).

Dado o exposto acima, o presente trabalho visa comparar a comunidade de ermitões em diferentes ilhas costeiras do estado de São Paulo integrando a análise de

índices ecológicos (riqueza, abundância, diversidade, dominância, equitabilidade) com análises de rede para melhor compreender a interação e o papel dos ermitões nestas comunidades. Espera-se que devido as características locais de cada região as interações entre ermitões e concha possam variar bem como seu papel nas redes.

Material e Métodos

Locais de Estudo

A estrutura de comunidades de ermitões foi analisada em quatro ilhas: Ilha da Vitória (Ubatuba – 23°44'S 45°01'W), Ilha Anchieta (Ubatuba – 23°33'S 45°05'W), Ilhote das Couves (Ubatuba – 23°25'S 44°51'W) e Laje de Santos (Santos – 24°15'S 46°12'W).

As amostragens da Ilha da Vitória e da Laje de Santos são referentes ao capítulo 1. Para otimizar as informações foram utilizados registros da literatura em que as amostragens ocorrem em substrato consolidado, onde os animais foram amostrados sob a mesma metodologia de mergulho autônomo. Para as Ilhas das Couves e Anchieta, as informações foram obtidas segundo Lima (2018) e Mantelatto & Garcia (2002), respectivamente. Os animais tipicamente de substrato não-consolidado foram removidos das análises de acordo com a literatura (Melo 1999; Nucci & Melo 2007a, 2011, 2015).

Análises de rede e papel das espécies

As interações entre ermitões e conchas em nível de comunidade foram compiladas em matrizes de interação. Para isto, foi considerado cada espécie de ermitão e cada espécie de concha como um ponto de interação, e cada interação entre estes grupos como

um link. E para medir as interações estruturais entre as espécies calculamos os índices de rede: sobresição de nicho, especialização, aninhamento (wNODF) e modularidade (Fründ et al. 2016; Vizentin-Bugoni et al. 2016), e também foi calculado para as espécies de ermitão a especialização (d).

Todas as análises foram realizadas através do pacote bipartite (Dormann et al. 2008, 2009) para R (R Core Team 2015). A modularidade para rede foi estimada usando o algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss 2014), que calcula a modularidade de maneira iterativa, portanto, os valores de M podem apresentar leves variações entre usos do algoritmos, portanto, o algoritmo foi rodado 15 vezes para se obter o módulo ótimo de conformação com o maior valor de M, e o número de passos da cadeia de Markov Monte Carlo (MCMC) foi definido como 10^9 (Dormann & Strauss 2014).

Para se obter a significância das métricas de redes foram utilizados modelos nulos, ou seja, foram geradas redes aleatórias através do algoritmo de Patefield algorithm (Patefield 1981), que conserva os totais marginais das matrizes, mantendo intacto o tamanho da rede e riqueza da espécie. As métricas significativas foram aquelas que não se sobreporam ao intervalo de confiança de 95% dos valores simulados de matrizes aleatórias (Dormann et al. 2008, 2009, Sazatornil et al. 2016).

O papel das espécies na comunidade foi mensurado através dos índices C e Z (apresentados anteriormente) para as comunidades que apresentaram modularidade. Como limites de C e Z foram utilizados os valores do desvio padrão de C e de Z para preservar a equiprobabilidade das espécies de se encontrarem em uma das quatro categorias (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007; Fortuna et al. 2010).

Resultados

Um total de 4327 indivíduos foi analisado, pertencentes a cinco espécies nas quatro comunidades estudadas (Tabela 1). Em todas as comunidades, *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) e *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 foram amostradas, sendo geralmente as duas espécies mais abundantes (Tabelas 1 e 2). Além destas, também foram amostrados *Calcinus tibicen* (Herbst, 1971), *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards, 1848) e *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852) (Tabelas 1 e 2).

Tabela 1: Abundância das espécies analisadas nas quatro diferentes comunidades do estado de São Paulo: Laje de Santos, Ilha da Vitória, Ilhote das Couves, e Ilha Anchieta.

Espécies	Laje de Santos	Ilha da Vitória	Ilhote das Couves	Ilha Anchieta
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1971)	1	0	8	124
<i>Dardanus venosus</i> (H. Milne Edwards, 1848)	2	0	5	6
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	15	14	155	2429
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	17	0	0	45
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	120	37	214	1135
Total	155	51	382	3739

Tabela 2: Proporção (%) da distribuição das espécies nas quatro diferentes comunidades do estado de São Paulo: Laje de Santos, Ilha da Vitória, Ilhote das Couves, Ilha Anchieta.

Espécies	Laje de Santos	Ilha da Vitória	Ilhote das Couves	Ilha Anchieta
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1971)	0,65	0,00	2,09	3,32
<i>Dardanus venosus</i> (H. Milne Edwards, 1848)	1,29	0,00	1,31	0,16
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	9,68	27,45	40,58	64,96
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	10,97	0,00	0,00	1,20
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	77,42	72,55	56,02	30,36

As redes analisadas (Figuras 1, 2, 3 e 4) apresentaram valores para wNODF abaixo do esperado pela aleatoriedade, mostrando que não há aninhamento nas redes. Apenas as redes da Ilha Anchieta e da Ilhote das Couves mostraram ser modulares com valores

observados acima dos esperados pelos modelos nulos (Figuras 5 e 6), estas mesmas redes também são as únicas que são especializadas (H2'). A sobreposição de nicho dos ermitões foi observada para Ilha Anchieta, Ilhote das Couves e Laje de Santos com valores observados abaixo dos estimados pelos modelos nulos (Tabelas 4, 5, 6 e 7).

Tabela 4. Índices das análises de rede realizadas para a Laje de Santos apresentando os valores observados e os quartis dos modelos nulos gerados (2,5% - 97,5%).

Índice	Valor observado	2,5%	97,5%
Modularidade	31,80	26,00	42,74
Especialização (H2')	0,16	0,04	0,21
wNODF	31,80	26,00	42,74
Sobreposição de nicho (ermitões)	0,22*	0,26	0,82

Tabela 5. Índices das análises de rede realizadas para a Ilha Anchieta apresentando os valores observados e os quartis dos modelos nulos gerados (2,5% - 97,5%). Valores seguidos de * demonstram diferença entre os valores observados e os gerados através dos modelos nulos.

Índice	Valor observado	2,5%	97,5%
Modularidade	0,23*	0,01	0,03
Especialização (H2')	0,29*	0,001	0,04
wNODF	45,57*	64,16	76,07
Sobreposição de nicho (ermitões)	0,32*	0,78	0,96

Tabela 6. Índices das análises de rede realizadas para a Ilhote das Couves apresentando os valores observados e os quartis dos modelos nulos gerados (2,5% - 97,5%). Valores seguidos de * demonstram diferença entre os valores observados e os gerados através dos modelos nulos.

Índice	Valor observado	2,5%	97,5%
Modularidade	0,3116*	0,04	0,09
Especialização (H2')	0,41*	0,014	0,06
wNODF	35,07*	52,39	69,88
Sobreposição de nicho (ermitões)	0,11*	0,44	0,82

Tabela 7. Índices das análises de rede realizadas para a Ilha da Vitória apresentando os valores observados e os quartis dos modelos nulos gerados (2,5% - 97,5%). Valores seguidos de * demonstram diferença entre os valores observados e os gerados através dos modelos nulos.

Índice	Estimate	2,5%	97,5%
Modularidade	0,2060	0,10	0,21
Especialização (H2')	0,24	0,03	0,31
wNODF	33,45	30,74	50,42
Sobreposição de nicho (ermitões)	0,66	0,58	0,94

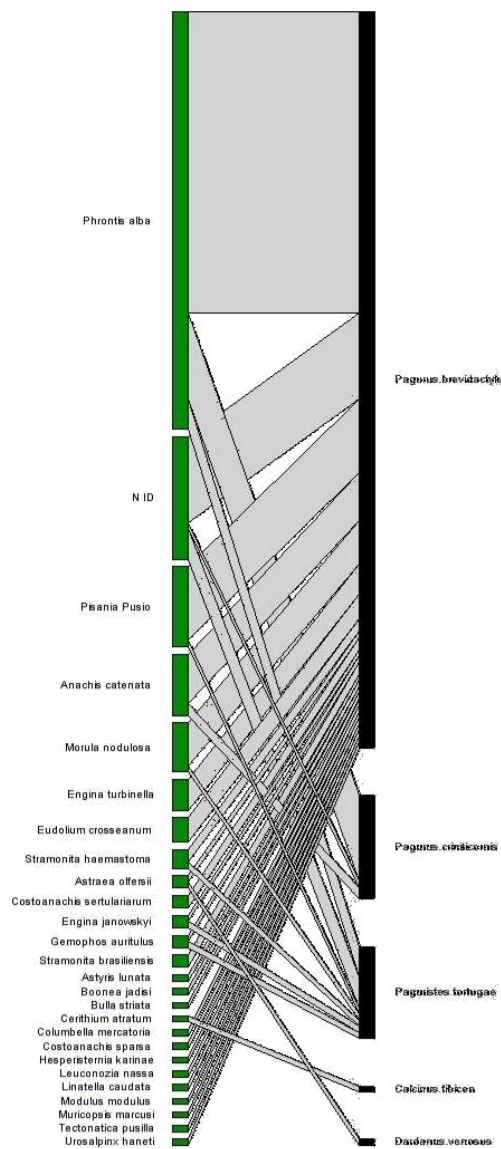


Figura 1. Rede de interação entre os ermitões e as conchas utilizadas na Laje de Santos.

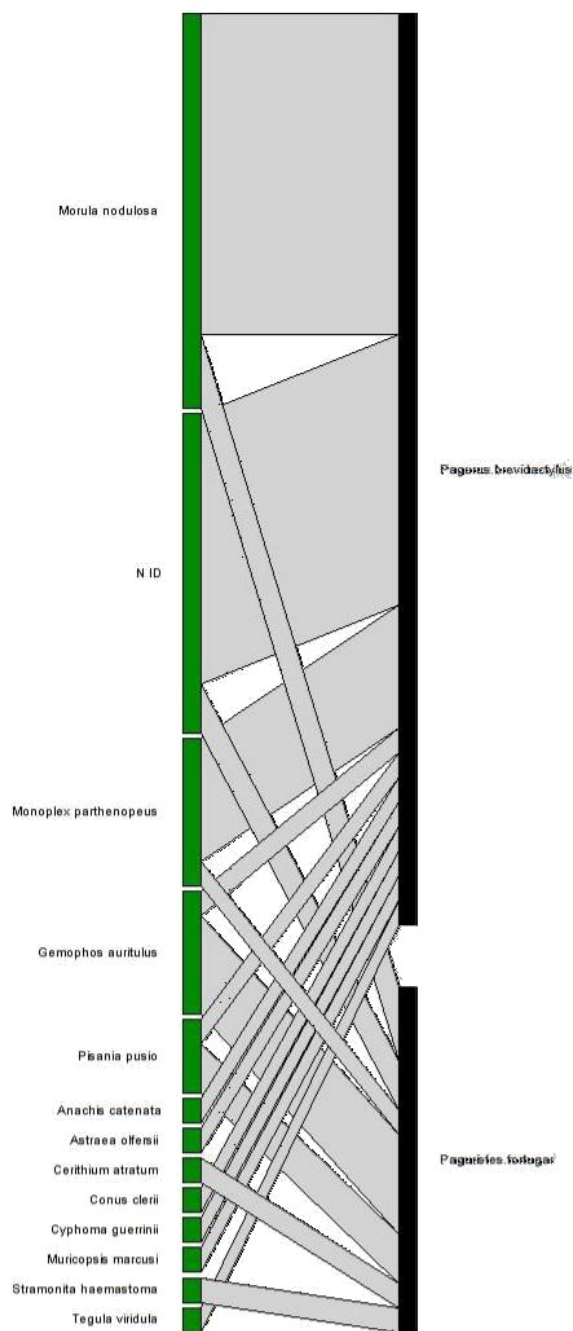


Figura 2. Rede de interação entre os ermitões e as conchas utilizadas na Ilha da Vitória.

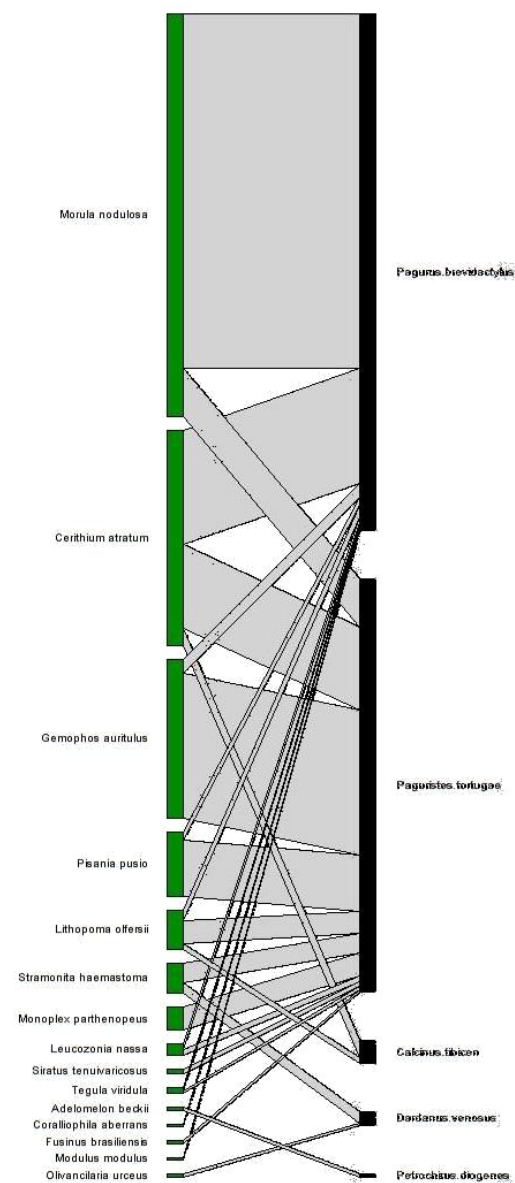


Figura 3. Rede de interação entre os ermitões e as conchas utilizadas no Ilhote das Couves.

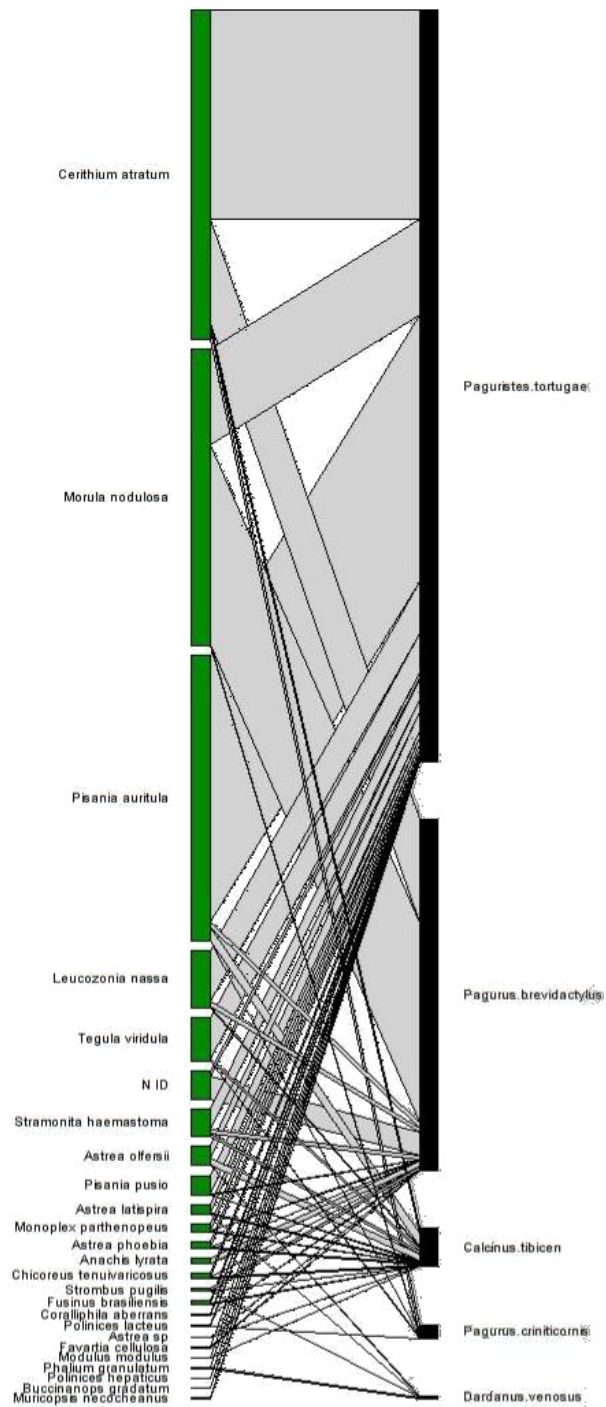


Figura 4. Rede de interação entre os ermitões e as conchas utilizadas na Ilha Anchieta.

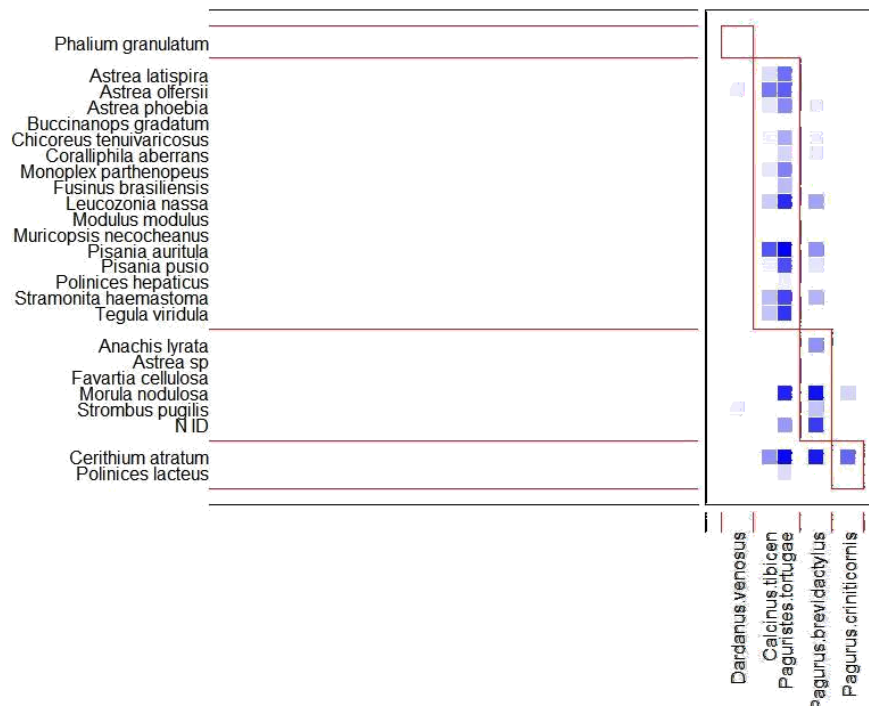


Figura 5. Módulos observados das interações entre ermitões e conchas ocupadas para a rede gerada para a Ilha Anchieta.

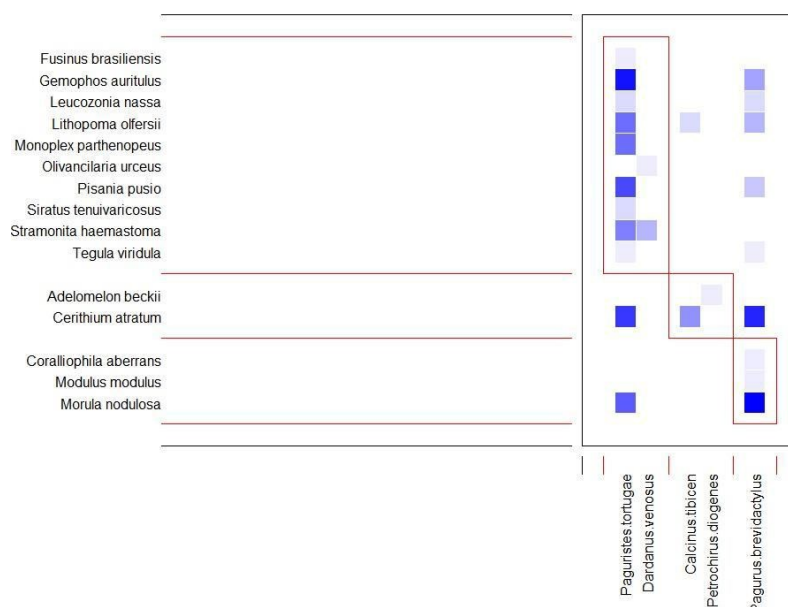


Figura 6. Módulos observados das interações entre ermitões e conchas ocupadas para a rede gerada para o Ilhote das Couves.

Em relação a especialização das espécies, aquelas que apresentaram maiores abundância nas comunidades (*P. tortugae* e *P. brevidactylus*), foram caracterizadas como sendo mais generalistas ($d \leq 0.4$), enquanto as menos abundantes sendo mais especialistas (*C. tibicen* e *D. venosus*) (Tabela 8).

Tabela 8: Especialização das espécies (d) em relação a ocupação de conchas nas redes geradas para as diferentes ilhas.

Espécies	Laje de Santos	Ilha da Vitória	Ilhote das Couves	Ilha Anchieta
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1971)	1	-	0.33	0.21
<i>Dardanus venosus</i> (H. Milne Edwards, 1848)	0.83	-	0.79	0.61
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	0.14	0.21	0.34	0.20
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	0.16	-	1	0.16
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	0.04	0.28	0.41	0.39

Para as redes modulares (Anchieta e Couves) foi atribuído o papel das espécies a partir das análises de C e Z (Figuras 7 e 8). Para a Ilha Anchieta todos os ermitões possuem caráter conector, enquanto no Ilhote das Couves as espécies *D. venosus* e *C. tibicen* foram classificadas como periféricas, e em relação as conchas para o Ilhote das Couves a espécie *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767) foi classificada como hub de módulo, ou seja, ela conecta as espécies de ermitão dentro do seu módulo sendo importante para o mesmo.

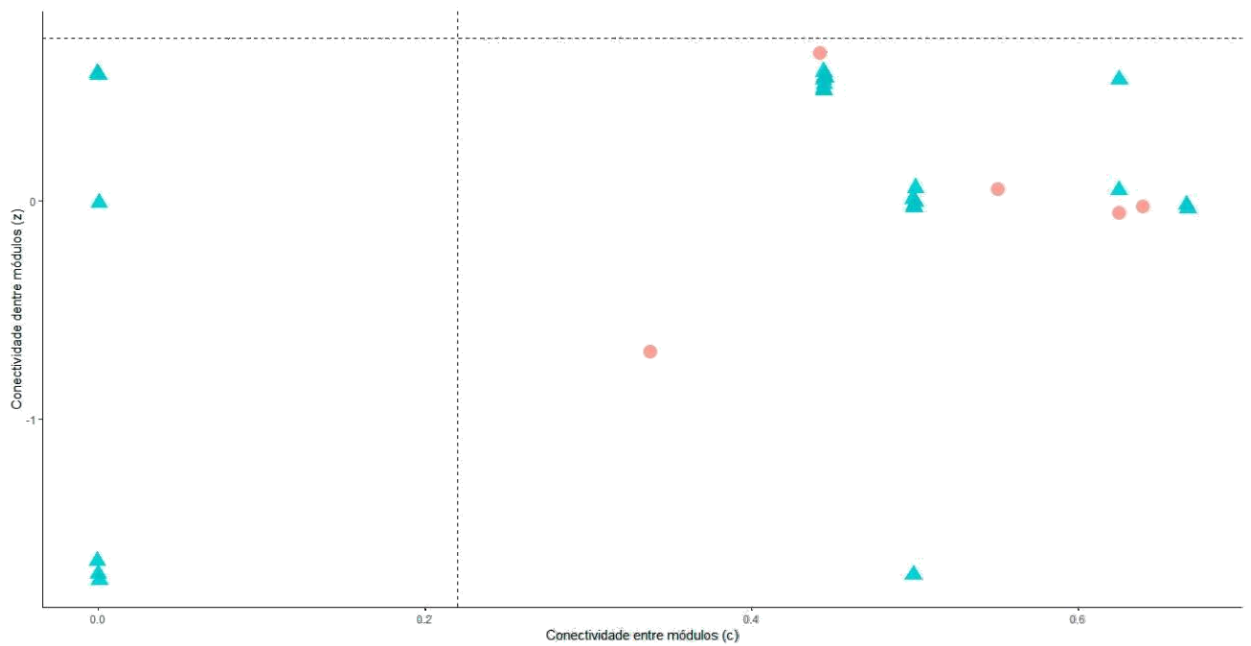


Figura 7. Gráfico mostrando o papel das espécies através da relação entre os valores de C e Z para os módulos gerados para a Ilha Anchieta. Triângulos verdes representam as conchas e círculos vermelhos os ermitões.

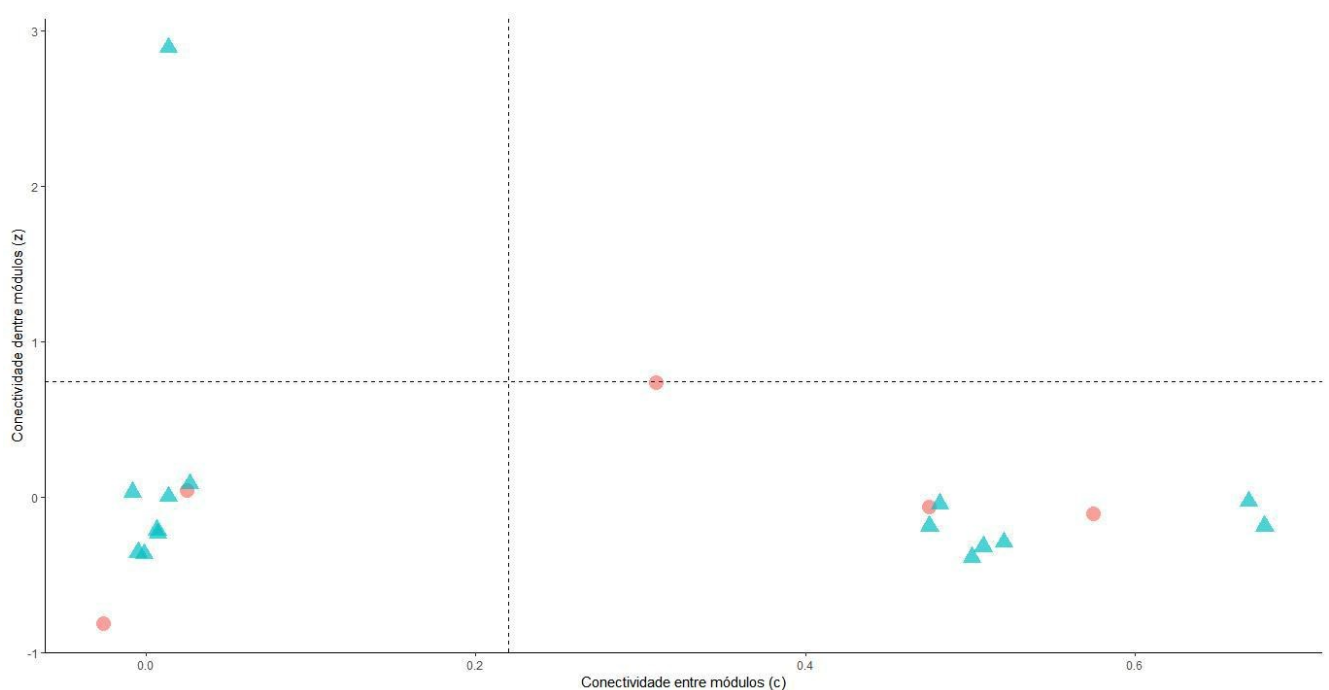


Figura 8. Gráfico mostrando o papel das espécies através da relação entre os valores de C e Z para os módulos gerados para o Ilhote das Couves. Triângulos verdes representam as conchas e círculos vermelhos os ermitões.

Discussão

No presente trabalho, as ilhas costeiras estudadas para o estado de São Paulo apresentam, em sua maioria, a fauna representada pelo mesmo sub-conjunto de espécies. Sendo as espécies *P. tortugae* e *P. brevidactylus* as mais representantes, espécies estas que juntas contam com mais de 80% da abundância em todas as ilhas, e ambas são de tamanho pequeno (Mantelatto & Garcia 2002; Lima et al. 2014, 2018; da Silva et al. 2018), sendo distribuídas desde os EUA até o sul do Brasil (Nucci & Melo 2007b) . Estas espécies são simpátricas e dominantes no sublitoral consolidado do estado de São Paulo (Mantelatto & Garcia 2002; Lima et al. 2014, 2018).

Dentre as outras espécies amostradas, *C. tibicen* esteve presente em 3 das 4 comunidades avaliadas, mas sempre com uma abundância baixa em relação as outras espécies. *C. tibicen* é uma espécie de hábitos intertidais (Fransozo & Mantelatto 1998; Mantelatto & Garcia 1999; Melo 1999; Garcia & Mantelatto 2001; Batista-Leite et al. 2005), porém recorrentemente encontrada no sublitoral consolidado (Mantelatto & Garcia 2002; Lima 2012).

Para *P. criniticornis* , apesar de sua abundância relativa de aproximadamente 10% na Laje de Santos, todos os indivíduos foram amostrados em um único mês em um único substrato artificial posicionada na transição entre rocha/areia (Capítulo 1). Assim como *P. criniticornis* , o diogenídeo *D. venosus* também é encontrado em baixa abundância principalmente na interface entre o substrato consolidado/não consolidado, ocupando o estrato inferior do sublitoral consolidado.

A análise de redes e módulos se mostrou uma ferramenta eficaz para a compreensão das interações entre ermitões e conchas em um contexto de comunidade (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007; Eklöf & Stefano Allesina 2017)

Através dos estimadores de rede, em todas as áreas estudadas com exceção da Ilha da Vitória, os ermitões apresentaram sobreposição de nicho indicando possivelmente uma

competição por recurso. Como o recurso concha é escasso no ambiente natural (Kellogg 1977; Spight 1977; Abrams 1980; Angel 2000) e os ermitões necessitam de conchas durante toda sua vida (Worcester & Gaines 1997; Angel 2000) a disponibilidade de conchas vai limitar a diversidade de ermitões, portanto, devido a competição e baixa disponibilidade de recurso é de se esperar baixa riqueza de espécies e sobreposição de nicho. Porém, para as redes modulares (Ilhote das Couves e Ilha Anchieta) observou-se que as espécies mais abundantes *P. brevidactylus* e *P. tortugae* ocupam módulos diferentes, ou seja, interagem em sua maioria com um sub-conjunto de conchas diferentes. Por estarem em módulos diferentes e interagirem com sub-conjunto de conchas diferentes, estas espécies dominantes evitam a competição interespecífica através da segregação, pois, interagem com espécies de conchas diferentes. Para a Laje de Santos, devido a grande abundância de *P. brevidactylus* a rede mostrou-se não modular e apresentou sobreposição de nicho reflexo da dominância e equitabilidade encontradas na região.

As redes das comunidades estudadas, apenas para a Ilha Anchieta e Ilhote das Couves a especialização foi maior do que o esperado por aleatoriedade e a especialização da rede tende a levar a modularidade (Olesen et al. 2007), e inversamente, o aninhamento foi menor do que o esperado por aleatoriedade indicando redes sem caráter aninhado, ou seja, as espécies menos abundantes de mais especialista não tendem a interagir exclusivamente só com a espécie mais abundante e generalista. A especialização individual, indicou nas redes das comunidades estudadas uma baixa especialização para aquelas espécies mais abundantes e dominantes (*P. brevidactylus* e *P. tortugae*) indicando um caráter generalista no uso do recurso e em contra-partida as espécies menos abundantes foram mais especializadas no uso do recurso concha, porém, nas redes modulares que apresentaram sobreposição de nicho e por estarem em módulos diferentes

como discutidos anteriormente, estes animais provavelmente tem maior sucesso na competição por recurso com outras espécies o que faz com que as duas sejam abundantes e dominantes no sublitoral consolidado.

De acordo com Bertness (1981), esta competição pode se dar de duas maneiras: primeiro através de exploração, onde um indivíduo ou uma espécie é mais eficiente na obtenção de conchas, ou através de interferência, em que um indivíduo afeta diretamente outro através de comportamentos agonísticos. Apesar da preferência pelas conchas ser características de cada espécie, a disponibilidade no ambiente e a acessibilidade também são determinantes para a escolha (Pereira et al. 2009).

Redes que são aninhadas tendem a não serem modulares e vice-versa (Olesen et al. 2007; Fortuna et al. 2010), as redes analisadas no presente estudo mostraram não apresentar aninhamento, formando módulos nos quais observou-se o papel das espécies nessas redes. Como não há aninhamento, não encontramos espécies atuando como hub de rede (Díaz-Castelazo et al. 2013). As espécies de caráter generalista e mais abundante (*P. tortugae* e *P. brevidactylus*) atuam como conectoras nas redes modulares, para a Ilha Anchieta todas as espécies de ermitões são consideradas conectoras, ou seja, elas mantem conectado toda a rede (Olesen et al. 2007), é sugerido para outros tipos de rede de interação que a remoção de espécies conectoras tendem a fragmentar as interações dentro da rede mas não prejudicando em si a estrutura dos módulos individualmente, e estas espécies devem ser prioritárias em planos de conservação (Olesen et al. 2007). Porém, para o Ilhote das Couves, *D. venosus* e *C. tibicen* apresentaram-se como sendo espécies periféricas, ou seja, espécies especializadas que possuem poucos links de interações e estes links ocorrem principalmente dentro do seu módulo (Olesen et al. 2007), e são as espécies generalistas que mantém juntas no mesmo módulo estas espécies especialistas

(Olesen et al. 2007), reforçando mais uma vez a importância dos conectores na rede e na comunidade.

No presente estudo foi possível verificar a diferença no papel das espécies na rede e sua importância para as mesmas, estudos sobre este tema em redes distantes mas com espécies de ampla distribuição são importantes para definir o papel da espécie em sua comunidade e sua importância para conservação. Para redes de interações marinhas, por enquanto há o trabalho de Guimarães et al. (2007) que trabalhou na interação de peixes e seus organismos limpadores, logo, o estudo de redes para o ambiente marinho ainda é muito escasso e capaz de gerar respostas interessantes como o presente trabalho. A dinâmica de interações entre ermitões e conchas se mostrou um bom modelo de estudo para a ecologia de redes onde a disponibilidade do recurso em diferentes regiões concha implicou em diferentes abundâncias e riquezas que refletiu na estrutura das redes, e como o recurso concha é escasso naturalmente (Kellogg 1976; Hazlett 1989; Angel 2000) o presente estudo mostrou que as comunidades de ermitões tendem a não serem diversas em ambientes de sublitoral consolidado.

Referências

Abrams PA (1980) Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46:365–379.

- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Almeida A, Coelho P, Santos J, Ferraz N (2007) Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica* 29:5–20.
- Almeida AO, Bezerra LE a, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, Coelho P a (2008) Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* 16:23–41.
- Alves DFR, Cobo VJ, Melo GAS de (2006) Extension of the geographical distribution of some brachyuran and porcellanid decapods (Crustacea) to the coast of the State of São Paulo, Brazil. *Rev Bras Zool* 23:1280–1283.
- Alves DFR, Barros-Alves SDP, Cobo VJ (2011) Composition and abundance of porcellanid crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from rocky bottoms off Vitória Island, southeast coast of Brazil. *Zool (Curitiba, Impresso)* 28:214–218. doi: 10.1590/S1984-46702011000200009
- Angel JE (2000) Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *J Exp Mar Bio Ecol* 243:169–184. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00119-7
- Baine M (2001) Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean Coast Manag* 44:241–259. doi: 10.1016/S0964-5691(01)00048-5
- Batista-Leite LMA, Coelho PA, Calado TCS (2005) Estrutura populacional e utilização de conchas pelo caranguejo ermitão *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)(Crustacea, Decapoda, Diogenidae). *Trop Oceanogr* 33:99–118.
- Bertness MD (1981) Interference, exploitation and sexual components of competition in

- a tropical hermit crab assemblage. *J Exp Mar Bio Ecol* 49:189–202. doi: 10.1016/0022-0981(81)90070-8
- Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (2001) *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Massachussets
- Bezerra LEA, Almeida AO De (2005) Primeiro registro da espécie indo-pacífica *Charybdis helleri* (A. Milne Edwards, 1867)(Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. *Trop Oceanogr Recife* 33:33–38.
- Biagi R, Mantelatto FLM (2006) Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. *Hydrobiologia* 559:247–254. doi: 10.1007/s10750-005-9115-x
- Bouzon J, Freire (2007) The Brachyura and Anomura fauna (Decapoda; Crustacea) in the Arvoredo Marine Biological Reserve on the southern brazilian coast. *Brazilian J Biol* 67:321–325. doi: 10.1590/S1519-69842007000200018
- Bracken-Grissom HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ahyong ST, Felder DL, Lemaitre R, Crandall KA (2013) A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evol Biol* 13:128. doi: 10.1186/1471-2148-13-128
- Buckley WJ, Ebersole JP (1994) Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. *J Exp Mar Bio Ecol* 182:49–64. doi: 10.1016/0022-0981(94)90210-0
- Castilho AL, Pie MR, Fransozo A, Pinheiro AP, Costa RC (2008) The relationship between environmental variation and species abundance in shrimp community (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK* 88:119–123. doi: 10.1017/S0025315408000313
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological

- community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- da Silva AR, Galli GM, Stanski G, Biasi B De, Davanzo TM, Cobo VJ, Castilho AL (2018) Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. *Invertebr Reprod Dev* 00:1–10. doi: 10.1080/07924259.2018.1513087
- De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan T-Y, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R (2009) A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans. *Raffles Bull Zool* 21:1–109.
- Denadai MR, Amaral ACZ, Turra A (2004) Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J Nat Hist* 38:1695–1710. doi: 10.1080/0022293031000156330
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant – plant network. *Ann Bot* 111:1285–1293. doi: 10.1093/aob/mct071
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90–98. doi: 10.1111/2041-210X.12139
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24.
- Eklöf A, Allesina S (2017) Networks, Ecological. In: Hastings A, Gross LJ (eds) *Encyclopaedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, pp 470–489

- Ferreira LA de A, Melo GAS de (2016) Porcelain crabs from Brazil (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Zootaxa* 4092:175–194.
- Ferreira LAA (2010) Taxonomia e Distribuição da Família Porcellanidae Haworth (crustacea: Decapoda: Anomura) no litoral brasileiro.
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *J Anim Ecol* 79:811–817. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x
- Fransozo A, Mantelatto FLM (1998) Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 18:738–745.
- Fründ J, Mccann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125:502–513. doi: 10.1111/oik.02256
- García-Raso JE (1990) Study of a Crustacea Decapoda taxocoenosis of *Posidonia oceanica* beds from the Southeast of Spain. *Mar Ecol* 11:309–326.
- Garcia RB, Mantelatto FLM (2001) Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (anomura, diogenidae) from southern Brazil. *J Exp Mar Bio Ecol* 265:1–14. doi: 10.1016/S0022-0981(01)00321-5
- Gherardi F, Nardone F (1997) The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage. *Crustaceana* 70:608–629.
- Giraldes BW, Coelho Filho PA, Smyth DM (2015) Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones-Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Glob Ecol Conserv* 3:163–175. doi: 10.1016/j.gecco.2014.11.011
- Guimarães PR, Sazima C, Sazima SF dos RI (2007) The nested structure of marine

- cleaning symbiosis: is it like flowers and bees ? *Biol Lett* 3:51–54. doi: 10.1098/rsbl.2006.0562
- Guimerà R, Amaral LAN (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Lett to Nat* 433:895–900. doi: 10.1038/nature03286.1.
- Guo Q (2015) *Island Biogeography Theory : Emerging Patterns and Human Effects*. Elsevier Inc.
- Hazlett BA (1966) Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab. *Z Tierpsychol* 23:655–671.
- Hazlett BA (1989) Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behav Ecol Sociobiol* 25:119–128.
- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshw Biol*. doi: 10.1111/fwb.12533
- Hendrickx ME (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull l’Institut R des Sci Nat Belgique* 65:125–150.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of Dominance:a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Process. *Ecology* 89:1510– 1520. doi: 10.1890/07-1861.1
- Horn HS (1966) Measurement of “Overlap” in comparative ecological studeis. *Am Nat* 100:419–424. doi: 10.1590/S0036-36342000000600010
- Hutchingson GE (1957) Population studies, animal ecology and demography: concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. pp 415–429
- Kellogg CW (1976) Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *J Exp Mar Bio Ecol* 22:101–111. doi: 10.1016/0022-0981(76)90112-X

- Kellogg CW (1977) Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biol Bull* 153:133–144.
- Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Leite FPP, Turra A, Gandolfi SM (1998) Hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura), gastropod shells and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. *J Nat Hist* 32:1599–1608. doi: 10.1080/00222939800771131
- Lemaitre R (1982) The Provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda, Paguridae) in the Western Atlantic. Part II. *Pagurus gymnodactylus*, a new species from Gulf of Mexico and a comparison with *Pagurus annulipes* (Stimpson). *Bull Mar Sci* 32:656–663.
- Lemaitre R, Tavares M (2015) New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa* 3994:451–506. doi: 10.11646/zootaxa.3994.4.1
- Leone IC, Mantelatto FL (2015) Maternal investment in egg production : Substrate- and population-specific effects on offspring performance of the symbiotic crab *Pachycheles monilifer* (Anomura : Porcellanidae). *J Exp Mar Bio Ecol* 464:18–25. doi: 10.1016/j.jembe.2014.12.002
- Lima DJM (2012) Estrutura e dinâmica da comunidade de caranguejos ermitões do sublitoral consolidado do Ilhote das Couves, litoral norte de São Paulo. Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP
- Lima DJM, Cobo VJ, De Aquino MAB, Fransozo A (2014) The population structure of

- two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 86:1769–1782. doi: 10.1590/0001-3765201420130472
- Lima DJM, Alves DFR, Cobo VJ (2018) Composition , density , and shell use of hermit crabs (Crustacea : Paguroidea) from subtidal boulder fields in southeastern Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 46:72–82. doi: 10.3856/vol46-issue1-fulltext-9
- Limviriyakul P, Tseng L-C, Hwang J-S, Shih T-W (2016) Anomuran and brachyuran symbiotic crabs in coastal areas between the southern Ryukyu arc and the Coral Triangle. *Zool Stud*. doi: 10.6620/ZS.2016.55-07
- Lomolino M V., Sax DF, Riddle BR, Brown JH (2006) The island rule and a research agenda for studying ecogeographical patterns. *J Biogeogr* 33:1503–1510. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01593.x
- Luiz OJ, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Sazima I (2008) The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: Annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. *Zootaxa* 1–25.
- Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, Marum H (2009) Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyol Res* 56:96–99. doi: 10.1007/s10228-008-0060-3
- Lunt J, Reustle J, Smee DL (2017) Wave energy and flow reduce the abundance and size of benthic species on oyster reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 569:25–36. doi: 10.3354/meps12075
- Magurran AE (2013) *Medindo a diversidade biológica*, 1st edn. UFPR, Curitiba
- Manjon-Cabeza ME, Garcia-Raso JE (1998) Population structure and growth of the hermit crab *Diogenes pugilator* (Decapoda : Anomura : Diogenidae) from the

- northeastern Atlantic. *J Crustac Biol* 18:753–762. doi: Doi 10.2307/1549152
- Mantelatto FL, Faria FCR, Biagi R, Melo G a S (2004) Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. *Brazilian Arch Biol Technol* 47:273–279. doi: 10.1590/S1516-89132004000200015
- Mantelatto FLM, Garcia RB (1999) Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 19:268–275.
- Mantelatto FLM, Garcia RB (2002) Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Mod approaches to study Crustac* 137–143.
- Mantelatto FLM, Garcia RB, Martinelli JM, Hebling NJ (2001) On a record of *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards) (Crustacea, Anomura) from the São Paulo State, Brazil. *Rev Bras Zool* 18:71–73. doi: 10.1590/S0101-81752001000100006
- Mattos LA De, Mendes LMD, Bedê LM, Costa TV da, Oshiro LMY (2014) Influence of environmental variables on the distribution of intertidal porcellanid crabs in Sepetiba Bay , Rio de Janeiro , Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 42:980–988. doi: 10.3856/vol42-issue5-fulltext-5
- McLaughlin P (1983) Hermit crabs - are they really polyphyletic ? *J Crustac Biol* 3:608– 621.
- McLaughlin PA (1975) On the identity of *Pagurus brevidactylus* (Stimpson) (Decapoda: Paguridae), with the description of a new species of *Pagurus*) from the Western Atlantic. *Bull Mar Sci* 25:359–376.
- McLaughlin PA, Komai T, Lemaitre R, Rahayu DL (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world. PART I: Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *Raffles Bull Zool* 5–107.
- McLaughlin PA (2003) Illustrated keys to families and genera of the superfamily

- Paguroidea (Crustacea : Decapoda : Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. Mem Museum Victoria 60:111–144.
- Meireles A de L, Biagi R, Mantelatto FL (2003) Gastropod shell availability as a potential resource for the hermit crab infralittoral fauna of Anchieta Island (SP), Brazil. Nauplius 11:99–105.
- Melo GAS de (1999) Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. Plêiade/FAPESP, São Paulo
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. Trends Ecol Evol 30:1–7. doi: 10.1016/j.tree.2015.02.008
- Muñoz JEG, Manjón-Cabeza ME, Raso JEG (2008) Decapod crustacean assemblages from littoral bottoms of the Alborán Sea (Spain, west Mediterranean Sea): spatial and temporal variability. Sci Mar 72:437–449. doi: 10.3989/scimar.2008.72n3437
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ (1991) Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. Biotemas 4:135–148.
- Nucci P, Melo GAS de (2011) Hermit crabs from Brazil: Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Pagurus. Zootaxa 3104:26–41.
- Nucci PR, Melo GAS de (2007a) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. Zootaxa 1406:47–59.
- Nucci PR, Melo GAS de (2015) Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Paguristes. Zootaxa 3947:327–346.
- Nucci PR, Melo GAS (2007b) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. Zootaxa 1406:47–59.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination

- networks. *Proc Natl Acad Sci* 104:19891–19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
- Osawa M, McLaughlin PA (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Parte II - Porcellanidae. *raffles Bull Zool* 23:109–129.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An Efficient Method of Generating Random R $\times$ C Tables with Given Row and Column Totals. *J R Stat Soc* 30:91–97.
- Pereira PHC, Junior JZ, Jacobucci GB (2009) Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Biotemas* 22:65–75.
- Perry CT, Larcombe P (2003) Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs* 22:427–432. doi: 10.1007/s00338-003-0330-5
- Rios E (2009) Compendium of Brazilian sea shells. Evengraf, Rio Grande
- Sant’Anna BS, Dominciano LC da C, Buozi SF, Turra A (2012) Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and / or exploitation competition ? *Mar Biol Res* 8:662–669. doi: 10.1080/17451000.2011.653371
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW (2016) Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *J Anim Ecol* 85:1586–1594. doi: 10.1111/1365-2656.12509
- Schejter L, Mantelatto FL (2011) Shelter association between the hermit crab *Sympagurus dimorphus* and the zoanthid *Epizoanthus paguricola* in the southwestern Atlantic Ocean. *Acta Zool* 92:141–149. doi: 10.1111/j.1463-6395.2009.00440.x
- Schmitt WL (1933) Four new species of decapoda crustaceans from Porto Rico.

- Schnabel KE, Ahyong ST, Maas EW (2011) Galatheoidea are not monophyletic - molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. *Mol Phylogenet Evol* 58:157–68. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.011
- Spight TM (1977) Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. *Biol Bull* 152:120–133.
- Stampar SN, Kodja G (2007) Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, *Stomatopoda atra*: Distribution Extension. *Check List J Species List Distrib* 3:55–57.
- Stirling G, Wilsey B (2001) Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. *Am Nat* 158:286–299. doi: 10.1086/321317
- Tamburus AF, Negri M, Rossi N, Mantelatto FL, Miguel L (2014) Substrate preference by the porcelain crab *Pachycheles monilifer* (Crustacea, Anomura): the bryozoan *Schizoporella errata* or the polychaete *Phragmatopoma caudata*? *Nauplius* 22:127–135. doi: 10.1590/S0104-64972014000200006
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47. doi: 10.1007/s10750-011-0832-z
- Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH (2011) Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–629. doi: 10.1093/sysbio/syr063
- Turra A, Leite FP (2000) Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. *Rev Bras Biol* 60:39–44.
- Turra A, Leite FPP (2003) The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Mar Ecol Prog Ser* 265:155–163. doi: 10.3354/meps265155

- Vance RR (1972) Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53:1062–1074.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte L da S, Dalsgaard B, Sazima M (2016) Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85:262–272. doi: 10.1111/1365-2656.12459
- Worcester SE, Gaines SD (1997) Quantifying hermit crab recruitment rates and megalopal shell selection on wave-swept shores. *Mar Ecol Prog Ser* 157:307–310. doi: 10.3354/meps157307
- Wright AG (2017) Deep water parapagurid hermit crabs: their distribution, abundance, population structure and associations in the Southern Benguela. University of Cape Town
- Abrams PA (1980) Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46:365–379.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Almeida A, Coelho P, Santos J, Ferraz N (2007) Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica* 29:5–20.
- Almeida AO, Bezerra LE a, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, Coelho P a (2008) Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* 16:23–41.
- Alves DFR, Cobo VJ, Melo GAS de (2006) Extension of the geographical distribution of some brachyuran and porcellanid decapods (Crustacea) to the coast of the State

- of São Paulo, Brazil. *Rev Bras Zool* 23:1280–1283.
- Alves DFR, Barros-Alves SDP, Cobo VJ (2011) Composition and abundance of porcellanid crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from rocky bottoms off Vitória Island, southeast coast of Brazil. *Zool (Curitiba, Impresso)* 28:214–218. doi: 10.1590/S1984-46702011000200009
- Angel JE (2000) Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *J Exp Mar Bio Ecol* 243:169–184. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00119-7
- Baine M (2001) Artificial reefs: a review of their design, application, management and performance. *Ocean Coast Manag* 44:241–259. doi: 10.1016/S0964-5691(01)00048-5
- Batista-Leite LMA, Coelho PA, Calado TCS (2005) Estrutura populacional e utilização de conchas pelo caranguejo ermitão *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)(Crustacea, Decapoda, Diogenidae). *Trop Oceanogr* 33:99–118.
- Bertness MD (1981) Interference, exploitation and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. *J Exp Mar Bio Ecol* 49:189–202. doi: 10.1016/0022-0981(81)90070-8
- Bertness MD, Gaines SD, Hay ME (2001) *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Massachusetts
- Bezerra LEA, Almeida AO De (2005) Primeiro registro da espécie indo-pacífica *Charybdis helleri* (A. Milne Edwards, 1867)(Crustacea: Decapoda: Portunidae) para o litoral do estado do Ceará, Brasil. *Trop Oceanogr Recife* 33:33–38.
- Biagi R, Mantelatto FLM (2006) Relative growth and sexual maturity of the hermit crab *Paguristes erythrops* (Anomura, Diogenidae) from South Atlantic. *Hydrobiologia* 559:247–254. doi: 10.1007/s10750-005-9115-x

- Bouzon J, Freire (2007) The Brachyura and Anomura fauna (Decapoda; Crustacea) in the Arvoredo Marine Biological Reserve on the southern brazilian coast. *Brazilian J Biol* 67:321–325. doi: 10.1590/S1519-69842007000200018
- Bracken-Grisson HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ahyong ST, Felder DL, Lemaitre R, Crandall KA (2013) A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evol Biol* 13:128. doi: 10.1186/1471-2148-13-128
- Buckley WJ, Ebersole JP (1994) Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. *J Exp Mar Bio Ecol* 182:49–64. doi: 10.1016/0022-0981(94)90210-0
- Castilho AL, Pie MR, Fransozo A, Pinheiro AP, Costa RC (2008) The relationship between environmental variation and species abundance in shrimp community (Crustacea: Decapoda: Penaeoidea) in south-eastern Brazil. *J Mar Biol Assoc UK* 88:119–123. doi: 10.1017/S0025315408000313
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol Lett* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- da Silva AR, Galli GM, Stanski G, Biasi B De, Davanzo TM, Cobo VJ, Castilho AL (2018) Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. *Invertebr Reprod Dev* 00:1–10. doi: 10.1080/07924259.2018.1513087
- De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan T-Y, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R (2009) A Classification of Living and Fossil Genera of Decapod Crustaceans. *Raffles Bull*

- Zool 21:1–109.
- Denadai MR, Amaral ACZ, Turra A (2004) Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J Nat Hist* 38:1695–1710. doi: 10.1080/0022293031000156330
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant – plant network. *Ann Bot* 111:1285–1293. doi: 10.1093/aob/mct071
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90–98. doi: 10.1111/2041-210X.12139
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11.
- Dormann CF, Frueund J, Bluethgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J* 2:7–24.
- Eklöf A, Allesina S (2017) Networks, Ecological. In: Hastings A, Gross LJ (eds) *Encyclopaedia of Theoretical Ecology*. University of California Press, pp 470–489
- Ferreira LA de A, Melo GAS de (2016) Porcelain crabs from Brazil (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Zootaxa* 4092:175–194.
- Ferreira LAA (2010) Taxonomia e Distribuição da Família Porcellanidae Haworth (crustacea: Decapoda: Anomura) no litoral brasileiro.
- Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *J Anim Ecol* 79:811–817. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x
- Fransozo A, Mantelatto FLM (1998) Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of

- Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 18:738–745.
- Fründ J, Mccann KS, Williams NM (2016) Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125:502–513. doi: 10.1111/oik.02256
- García-Raso JE (1990) Study of a Crustacea Decapoda taxocenosis of *Posidonia oceanica* beds from the Southeast of Spain. *Mar Ecol* 11:309–326.
- Garcia RB, Mantelatto FLM (2001) Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (anomura, diogenidae) from southern Brazil. *J Exp Mar Bio Ecol* 265:1–14. doi: 10.1016/S0022-0981(01)00321-5
- Gherardi F, Nardone F (1997) The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage. *Crustaceana* 70:608–629.
- Giraldes BW, Coelho Filho PA, Smyth DM (2015) Decapod assemblages in subtidal and intertidal zones-Importance of scuba diving as a survey technique in tropical reefs, Brazil. *Glob Ecol Conserv* 3:163–175. doi: 10.1016/j.gecco.2014.11.011
- Guimarães PR, Sazima C, Sazima SF dos RI (2007) The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees ? *Biol Lett* 3:51–54. doi: 10.1098/rsbl.2006.0562
- Guimerà R, Amaral LAN (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Lett to Nat* 433:895–900. doi: 10.1038/nature03286.1.
- Guo Q (2015) *Island Biogeography Theory : Emerging Patterns and Human Effects*. Elsevier Inc.
- Hazlett BA (1966) Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab. *Z Tierpsychol* 23:655–671.
- Hazlett BA (1989) Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behav Ecol Sociobiol* 25:119–128.

- Heino J, Melo AS, Siqueira T, Soininen J, Valanko S, Bini LM (2014) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshw Biol.* doi: 10.1111/fwb.12533
- Hendrickx ME (1995) Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull l'Institut R des Sci Nat Belgique* 65:125–150.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008) Consequences of Dominance:a Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Process. *Ecology* 89:1510– 1520. doi: 10.1890/07-1861.1
- Horn HS (1966) Measurement of “Overlap” in comparative ecological studeis. *Am Nat* 100:419–424. doi: 10.1590/S0036-36342000000600010
- Hutchingson GE (1957) Population studies, animal ecology and demography: concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. pp 415–429
- Kellogg CW (1976) Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *J Exp Mar Bio Ecol* 22:101–111. doi: 10.1016/0022-0981(76)90112-X
- Kellogg CW (1977) Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biol Bull* 153:133–144.
- Leibold M a., Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez a. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Leite FPP, Turra A, Gandolfi SM (1998) Hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura), gastropod shells and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. *J Nat Hist* 32:1599–1608. doi: 10.1080/00222939800771131
- Lemaitre R (1982) The Provenzano group of hermit crabs (Crustacea, Decapoda,

- Paguridae) in the Western Atlantic. Part II. *Pagurus gymnodactylus*, a new species from Gulf of Mexico and a comparison with *Pagurus annulipes* (Stimpson). *Bull Mar Sci* 32:656–663.
- Lemaitre R, Tavares M (2015) New taxonomic and distributional information on hermit crabs (Crustacea: Anomura: Paguroidea) from the Gulf of Mexico, Caribbean Sea, and Atlantic coast of South America. *Zootaxa* 3994:451–506. doi: 10.11646/zootaxa.3994.4.1
- Leone IC, Mantelatto FL (2015) Maternal investment in egg production : Substrate- and population-specific effects on offspring performance of the symbiotic crab *Pachycheles monilifer* (Anomura : Porcellanidae). *J Exp Mar Bio Ecol* 464:18–25. doi: 10.1016/j.jembe.2014.12.002
- Lima DJM (2012) Estrutura e dinâmica da comunidade de caranguejos ermitões do sublitoral consolidado do Ilhote das Couves, litoral norte de São Paulo. Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP
- Lima DJM, Cobo VJ, De Aquino MAB, Fransozo A (2014) The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 86:1769–1782. doi: 10.1590/0001-3765201420130472
- Lima DJM, Alves DFR, Cobo VJ (2018) Composition , density , and shell use of hermit crabs (Crustacea : Paguroidea) from subtidal boulder fields in southeastern Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 46:72–82. doi: 10.3856/vol46-issue1-fulltext-9
- Limviriyakul P, Tseng L-C, Hwang J-S, Shih T-W (2016) Anomuran and brachyuran symbiotic crabs in coastal areas between the southern Ryukyu arc and the Coral Triangle. *Zool Stud*. doi: 10.6620/ZS.2016.55-07
- Lomolino M V., Sax DF, Riddle BR, Brown JH (2006) The island rule and a research

- agenda for studying ecogeographical patterns. *J Biogeogr* 33:1503–1510. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01593.x
- Luiz OJ, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Sazima I (2008) The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: Annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. *Zootaxa* 1–25.
- Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, Marum H (2009) Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyol Res* 56:96–99. doi: 10.1007/s10228-008-0060-3
- Lunt J, Reustle J, Smee DL (2017) Wave energy and flow reduce the abundance and size of benthic species on oyster reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 569:25–36. doi: 10.3354/meps12075
- Magurran AE (2013) Medindo a diversidade biológica, 1st edn. UFPR, Curitiba
- Manjon-Cabeza ME, Garcia-Raso JE (1998) Population structure and growth of the hermit crab *Diogenes pugilator* (Decapoda : Anomura : Diogenidae) from the northeastern Atlantic. *J Crustac Biol* 18:753–762. doi: Doi 10.2307/1549152
- Mantelatto FL, Faria FCR, Biagi R, Melo G a S (2004) Majoid crabs community (Crustacea: Decapoda) from infralittoral rocky/sandy bottom of Anchieta Island, Ubatuba. *Brazilian Arch Biol Technol* 47:273–279. doi: 10.1590/S1516-89132004000200015
- Mantelatto FLM, Garcia RB (1999) Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J Crustac Biol* 19:268–275.
- Mantelatto FLM, Garcia RB (2002) Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Mod approaches to study Crustac* 137–143.
- Mantelatto FLM, Garcia RB, Martinelli JM, Hebling NJ (2001) On a record of

- Dardanus venosus (H. Milne Edwards) (Crustacea, Anomura) from the São Paulo State, Brazil. Rev Bras Zool 18:71–73. doi: 10.1590/S0101-81752001000100006
- Mattos LA De, Mendes LMD, Bedê LM, Costa TV da, Oshiro LMY (2014) Influence of environmental variables on the distribution of intertidal porcellanid crabs in Sepetiba Bay , Rio de Janeiro , Brazil. Lat Am J Aquat Res 42:980–988. doi: 10.3856/vol42-issue5-fulltext-5
- McLaughlin P (1983) Hermit crabs - are they really polyphyletic ? J Crustac Biol 3:608– 621.
- McLaughlin PA (1975) On the identity of Pagurus brevidactylus (Stimpson) (Decapoda: Paguridae), with the description of a new species of Pagurus) from the Western Atlantic. Bull Mar Sci 25:359–376.
- McLaughlin PA, Komai T, Lemaitre R, Rahayu DL (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world. PART I: Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. Raffles Bull Zool 5–107.
- McLaughlin PA (2003) Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea : Decapoda : Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae. Mem Museum Victoria 60:111–144.
- Meireles A de L, Biagi R, Mantelatto FL (2003) Gastropod shell availability as a potential resource for the hermit crab infralittoral fauna of Anchieta Island (SP), Brazil. Nauplius 11:99–105.
- Melo GAS de (1999) Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea. Plêiade/FAPESP, São Paulo
- Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. Trends Ecol Evol 30:1–7. doi: 10.1016/j.tree.2015.02.008

- Muñoz JEG, Manjón-Cabeza ME, Raso JEG (2008) Decapod crustacean assemblages from littoral bottoms of the Alborán Sea (Spain, west Mediterranean Sea): spatial and temporal variability. *Sci Mar* 72:437–449. doi: 10.3989/scimar.2008.72n3437
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, Hebling NJ (1991) Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. *Biotemas* 4:135–148.
- Nucci P, Melo GAS de (2011) Hermit crabs from Brazil: Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Pagurus. *Zootaxa* 3104:26–41.
- Nucci PR, Melo GAS de (2007a) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Nucci PR, Melo GAS de (2015) Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Paguristes. *Zootaxa* 3947:327–346.
- Nucci PR, Melo GAS (2007b) Hermit crabs from Brazil. Family Paguridae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea): Genus Pagurus. *Zootaxa* 1406:47–59.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci* 104:19891–19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
- Osawa M, Mclaughlin PA (2010) Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Parte II - Porcellanidae. *raffles Bull Zool* 23:109–129.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An Efficient Method of Generating Random R × C Tables with Given Row and Column Totals. *J R Stat Soc* 30:91–97.
- Pereira PHC, Junior JZ, Jacobucci GB (2009) Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Biotemas* 22:65–75.
- Perry CT, Larcombe P (2003) Marginal and non-reef-building coral environments.

- Coral Reefs 22:427–432. doi: 10.1007/s00338-003-0330-5
- Rios E (2009) Compendium of Brazilian sea shells. Evengraf, Rio Grande
- Sant’Anna BS, Dominciano LC da C, Buozi SF, Turra A (2012) Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and / or exploitation competition ? Mar Biol Res 8:662–669. doi: 10.1080/17451000.2011.653371
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW (2016) Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. J Anim Ecol 85:1586–1594. doi: 10.1111/1365-2656.12509
- Schejter L, Mantelatto FL (2011) Shelter association between the hermit crab *Sympagurus dimorphus* and the zoanthid *Epizoanthus paguricola* in the southwestern Atlantic Ocean. Acta Zool 92:141–149. doi: 10.1111/j.1463-6395.2009.00440.x
- Schmitt WL (1933) Four new species of decapoda crustaceans from Porto Rico.
- Schnabel KE, Ah Yong ST, Maas EW (2011) Galatheaidea are not monophyletic - molecular and morphological phylogeny of the squat lobsters (Decapoda: Anomura) with recognition of a new superfamily. Mol Phylogenet Evol 58:157–68. doi: 10.1016/j.ympev.2010.11.011
- Spight TM (1977) Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. Biol Bull 152:120–133.
- Stampar SN, Kodja G (2007) Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, *Stomatoca atra*: Distribution Extension. Check List J Species List Distrib 3:55–57.
- Stirling G, Wilsey B (2001) Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity. Am Nat 158:286–299. doi: 10.1086/321317

- Tamburus AF, Negri M, Rossi N, Mantelatto FL, Miguel L (2014) Substrate preference by the porcelain crab *Pachycheles monilifer* (Crustacea, Anomura): the bryozoan *Schizoporella errata* or the polychaete *Phragmatopoma caudata*? *Nauplius* 22:127–135. doi: 10.1590/S0104-64972014000200006
- Tokeshi M, Arakaki S (2012) Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia* 685:27–47. doi: 10.1007/s10750-011-0832-z
- Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH (2011) Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–629. doi: 10.1093/sysbio/syr063
- Turra A, Leite FP (2000) Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. *Rev Bras Biol* 60:39–44.
- Turra A, Leite FPP (2003) The molding hypothesis: Linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. *Mar Ecol Prog Ser* 265:155–163. doi: 10.3354/meps265155
- Vance RR (1972) Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53:1062–1074.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Debastiani VJ, Duarte L da S, Dalsgaard B, Sazima M (2016) Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant-hummingbird network. *J Anim Ecol* 85:262–272. doi: 10.1111/1365-2656.12459
- Worcester SE, Gaines SD (1997) Quantifying hermit crab recruitment rates and megalopal shell selection on wave-swept shores. *Mar Ecol Prog Ser* 157:307–310. doi: 10.3354/meps157307
- Wright AG (2017) Deep water parapagurid hermit crabs: their distribution, abundance,

population structure and associations in the Southern Benguela. University of Cape
Town

COMPOSITION, SHELL AVAILABILITY AND USE BY THE
HERMIT CRAB SPECIES IN THE MARINE STATE PARK OF
LAJE DE SANTOS, SOUTHWESTERN ATLANTIC

ALEXANDRE RIBEIRO DA SILVA^{1*}, DANIEL LIMA², JULIANA BELTRAMIN DE
BIASI³, VALTER JOSÉ COBO⁴, ANTONIO LEÃO CASTILHO¹

¹ NEBECC (Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos),
Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual
Paulista (UNESP), Botucatu, Brazil. CEP 18618-689.

² Departamento de Biologia Marinha, Universidade Federal Fluminense, Outeiro São João
Batista, s/n° CEP 24020-141, Niterói, Rio de Janeiro, Brazil

³ GenPesc (Laboratório de Genética Pesqueira), Instituto do Mar, Universidade Federal
Paulista (UNIFESP), Santos, Brazil. CEP 11015-020.

⁴ Laboratório de Biologia Marinha, Instituto Básico de Biociências, Universidade de
Taubaté UNITAU), Taubaté, Brazil. CEP 12030-180.

*corresponding author: alexandre.silva@unesp.br

Key-words: Scuba, Paguroidea, Gastropoda, Resource availability

Running title: Composition, shell availability and use by hermit crabs

Abstract

Despite being an environmental conservation unity, the Marine State Park of Laje de Santos (MSPLS) has little information regarding its fauna, especially concerning to the invertebrates. The main goal of this study was to characterize the hermit crab fauna and the shell availability resource in the MSPLS. The animals were sampled in quarterly expedition with SCUBA diving active searching, and also by the use of refuge traps. A total of five species of hermit crabs were sampled, being *Pagurus brevidactylus* the most abundant, occupying preferably shells of *Phrontis alba*. In addition, we have a southernmost register for *Dardanus venosus*, a species found in the Atlantic Ocean in the interface of consolidated/non-consolidated substrate. When compared with other regions of hard substrata in São Paulo State the shell availability was different which in turn, could lead to this low richness of hermit crab species.

Key-words: Scuba, Paguroidea, Gastropoda, Resource availability

Introduction

The crustacean superfamily Paguroidea are commonly known as hermit crabs (McLaughlin 1983, Bracken-Grissom *et al.* 2013). In most species of Paguroidea, the pleon is primarily soft and membranous, so that individuals need shelters to protect themselves, e.g. gastropods shells, tubes of polychaete worms, crevices in wood trunks, and with symbiosis with pseudo-shell produced anthozoans or zoanthids (Lemaitre 1989, Lemaitre 2004, Tsang *et al.* 2011). The shell availability resource is a limiting factor for this animals (Kellogg 1976), because the availability of adequate shells for their use can affect directly their biology (Angel 2000, Sant'Anna *et al.* 2012a).

Studies aimed at taxonomic distribution and composition can provide geographic records and thus, provide data as comparative material for future biodiversity projects. Taxonomic records can also recognize potential anthropic impacts, as well can help in estimate communities complexity and resource availability (Hendrickx 1995). Studies of taxonomic composition can contribute to better management and conservation plans (Hendrickx 1995, Almeida *et al.* 2008).

The region on Laje de Santos with a 5000 ha on its surrounding has been declared as an environmental protection area since 1993, making it the Marine State Park of Laje de Santos (MSPLS), being the first area of São Paulo state completely closed for fishing activities. The MSPLS is approximately 36 km (22.4 miles) from the continent, and the island-like emerge rock is called Rochedo da Laje and it's a common destination for SCUBA diving tourists. The closest city from the MSPLS is Santos, which has the biggest harbor of Latin America, Santos Harbor (Sant'Anna *et al.* 2012b), the port moves in average 9.000.000 ton of cargo per month from ships around the world (<http://www.portodesantos.com.br/>) making it a region of potential biological invasions through ballast water. Severe damage to the environment and its fauna (e.g. the sex

changes in gastropods due the paint used in ships) has been already reported from the area around the Santos Harbor (Sousa *et al.* 2007, Torres *et al.* 2009, De Biasi *et al.* 2010).

Due its touristic importance and for being close to a region of high anthropic activities, information concerning the faunal composition of MSPLS is essential to the better knowledge of marine fauna and even for a future monitoring programs on MSPLS. In these sense, few studies about faunal composition were performed in the MSPLS, for instance, teleost fishes (Luiz *et al.* 2004, Luiz *et al.* 2008), turtles (Stampar *et al.* 2007), cnidarians (Stampar & Kodja 2007), elasmobranchs (Luiz *et al.* 2009), and phoronids (Stampar *et al.* 2010).

Among crustaceans in the MSPLS there's only an ecological study on a hermit crab population and reproduction (da Silva *et al.* 2018), these crabs are commonly founded in marine rocky and soft bottoms environments along the southeastern Brazilian coast and they were subject of numerous studies about their distribution, shell use, basic biology, and reproduction since the 90's (e.g. Negreiros-Fransozo *et al.* 1997, Fransozo *et al.* 1998). Over the last decade, began the use of SCUBA dive as a method to collect and register the Decapoda fauna on subtidal hard bottoms and proved to be an efficient and non-destructive method to sample the benthic marine fauna (e.g. Mantelatto & Garcia 2002, Alves *et al.* 2006, Alves *et al.* 2012, Lima *et al.* 2014, Lima *et al.* 2018).

In an attempt to increase the knowledge of the faunal composition of the MSPLS, the aim of this study is registering the composition of the hermit crab fauna of the rocky bottoms of the Laje de Santos using a combination of non-destructive sample methods. In addition, information about shell availability and the shell use by hermit crab species was provided.

Material and Methods

The material was sampled in the Marine State Park of Laje de Santos (MSPLS) (24.2° S, 46.1° W). The hermit crabs were sampled seasonally with SCUBA dive surveys during the daytime from June 2015 to September 2016, with two divers actively searching for the animals, with the standardized sampling effort of 1 h/diver at an average depth of 16 m, in addition, refuge traps were installed in the consolidated sublittoral and in the interface from consolidated/non-consolidated area. In the first sampling season (June 2015) four traps were installed, therefore, in this season only active search was conducted. The refugee traps stayed for 3 months in the rocky substrate and were removed in the next sampling season and then four new traps were placed and this followed all sampling seasons. Apart from June 15 all the samplings were conducted by refugee traps and active search, for more details on the traps please see (da Silva et al. 2018). To assess shell availability, all the gastropod shells (with hermit crabs, with gastropods or empty) were collected through active search and also in the refuge traps. The captured animals were conditioned in plastic bags in situ during the withdrawal and transferred to the laboratory for the trial process.

The hermit crabs and the shells sampled were identified by specialized identification keys (McLaughlin 2003, Nucci & Melo 2007, Rios 2009; Nucci & Melo 2015). After the identification the animals had their shield length (SL) measured with a digital caliper (0.01 mm precision) and were sexed according to the gonopore position and number of pleopods (McLaughlin 2003). The ovigerous females were recognized by the egg mass attached to the pleopods.

To evaluate a possible differential use of shells by the hermit crabs species were performed a non-metric multidimensional scalling (nMDS) based on the Bray-Curtis similarity index.

Results

A total of 155 hermit crabs were collected at MSPLS (Table 1), attributed to two families and five species: Paguridae [*Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) and *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852)]; and Diogenidae [*Calcinus tibicen* (Herbst, 1971), *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards, 1848), and *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933] (Table 1).

The most abundant species were the pagurids, *P. brevidactylus* and *P. criniticornis*. A total of 120 specimens of *P. brevidactylus* was obtained (54 males, 18 non-ovigerous females, 34 ovigerous females, and 14 juveniles). Specimen size ranged from 0.40 to 2.60 mm SL ($M=1.58 \pm 0.46$ mm SL). A total of 17 *P. criniticornis* were collected (11 males, 5 ovigerous female, 1 non-ovigerous female), with size ranged from 0.87 to 1.81 mm SL ($M=1.43 \pm 0.25$ mm SL).

Among diogenids, the most abundant species was *P. tortugae*, represented by 15 specimens (9 males, 6 non-ovigerous females), with size ranged from 0.77 to 4.87 mm SL ($M= 2.28 \pm 1.17$ mm SL). The less abundant species were *Calcinus tibicen* (1 ovigerous female) and *Dardanus venosus* (2 males), respectively with 3.71 mm SL, and 6.13 mm and 7.31 mm SL. Relationship of hermit crab species vs. type of sample method utilized shown in Table 1.

A total of 461 shells were collected, attributed to 35 species of gastropods (Table 2). The most abundant species recorded in MSPLS was *Astyris lunata* (Say, 1826) ($n= 140$), followed by *Phrontis alba* (Say, 1826) ($n= 82$) and *Pisania pusio* (Linnaeus, 1758) ($n= 46$). The hermit crabs occupied shells of 25 gastropod species, about 70% of available shells species, with highest values of occupation recorded for *P. alba* (44.15%), *P. pusio* (8.44%), *Anachis catenata* (Sowerby, 1844) (6.49%), and *Morula nodulosa* (Adams, 1845) (5.19%), comprised combined to about 65% of the shells occupied by all hermit

crab species. Although *A. lunata* was the most abundant gastropod species recorded in MSPLS, the occupation rate by hermit crabs was markedly low (0.22%) (Figure 1, Table 2).

For nMDS analysis we recorded 0.01 stress value, suggesting that hermit crabs sampled have a different pattern of shell occupancy. Among species from MSPLS, were recorded for *P. brevidactylus* and *P. criniticornis* a similar pattern of shell utilization (Figure 2).

Discussion

In rocky subtidal regions of São Paulo State, the most abundant hermit crabs were *P. tortugae* and *P. brevidactylus* (Mantelatto & Garcia 2002, Lima *et al.* 2014). The predominance of *P. brevidactylus* in MSPLS can be due competition for resource with the other species. This resource competition could be directly linked with the shell availability, because natural environments not always offers optimal shells for all species or for a population (Angel 2000).

This resource competition in hermit crabs can occur in two ways (Bertness 1981): first through exploitation, in this case one individual or one species is more efficient in acquiring the shell, and the second can happen through interference where one individual or species affects directly other through agonistic behavior. Despite the shell preference of each hermit crab species, in natural environments the availability and accessibility can be determinant for the shell choice (Pereira *et al.* 2009). Besides the shell competition, the niche partition can be more important than competition pressures (Abrams 1980).

The low density of *D. venosus* and *C. tibicen* can be due they optimal niche. *C. tibicen* is widely distributed in the Western Atlantic (Nucci & Melo 2015), however, is commonly found in intertidal regions and shallow waters (Hazlett 1966, Fransozo &

Mantelatto 1998). Therefore, as our SCUBA catch method focused on sublittoral regions these animals weren't sampled in high densities.

Dardanus venosus is typically found in the non-consolidated/consolidated interface (Mantelatto *et al.* 2001, Almeida *et al.* 2007). This species is also distributed from USA to Brasil, São Paulo State, so far this species has been recorded up to Ilha Anchieta in Ubatuba, northern littoral of São Paulo state (Mantelatto *et al.* 2001), therefore, this is the southernmost record for *D. venosus*.

For Ilha Anchieta, an island in the northern coast of São Paulo state, the hermit crab fauna is more diverse with 9 species recorded (Mantelatto & Garcia 2002), however, when compared with the shell availability in both sites, Ilha Anchieta and MSPLS, there are clear differences; in Ilha Anchieta the most abundant gastropod species is *Cerithium atratum* (Born, 1788), being also the most occupied by the hermit crabs (Meireles *et al.*, 2003), while in the MSPLS the most occupied species was *P. alba*, which isn't the most abundant gastropod shell on the site. Probably, the hermit crabs at MSPLS used the shells that would give them a better fitness (Childress 1972), instead the most abundant which is *A. lunata*, a small sized gastropod (Rios 2009). Due its small size, *A. lunata* could not support the growth and reproduction of the hermit crabs, which lead them to occupy the shells the better fit their needs.

As recorded in the present study *P. tortugae* and *P. brevidactylus*, were also the most abundant hermit crabs of rocky bottom at Ilha das Couves (Lima *et al.* 2014) and Ilha Anchieta (Mantelatto and Meireles 2004), both islands in northeastern coast of São Paulo State, however, in both islands these hermit crab species occupied different shells compared to present study, suggesting/pointing different shell availability pattern among these sites. Despite the large number of gastropod species in the MSPLS (35), only 33% of the species were occupied. The gastropods shells exploited can vary according the

selective pressures of each region (Meireles *et al.* 2003, Pereira *et al.* 2009). *Pagurus*
brevidactylus used 20 different species of gastropod shells, being *P. alba*, *M. nodulosa*
and *P. pusio* the most occupied. Mantelatto and Meireles (2004) recorded 19 gastropod
species occupied for the same hermit crab in the State Park of Ilha Anchieta. Ilha Anchieta
is an island with various beaches and with large boulders along its shore, this island is
separated from the continent by a 300 m long canal, the beaches on Anchieta Island are
often sheltered from the wave energy exposure. The insular region of MSPLS is a big
rock 550 m long being approximately 30km far from the continent, the hard bottoms of
the sublittoral are mainly composed of big boulders and marine sessile invertebrates (Luiz
et al. 2008), and the MSPLS reaches approximately 31m deep. Since the MSPLS isn't
close to the continent the region is exposed to the wave energy pressure and other
hydrodynamics features. The wave energy can cause marine invertebrates to attain
smaller sizes and interfere in its biology (Lunt *et al.* 2017). Therefore, the different
gastropod fauna in both sites could be related to the different abiotic pressures.

The shell resource is limiting for the life of hermit crabs (Kellogg, 1976) and the
occupation pattern of the two species sampled differed according to the nMDS. In the
MSPLS, both *P. tortugae* and *P. brevidactylus* occupied preferably shells of *P. alba*,
although other studies with hermit crabs and shell availability conducted in the
northeastern littoral of São Paulo found different results, being *M. nodulosa* and
Gemophos auritulus (Link, 1807) the most occupied shells followed by *C. atratatum*
(Negreiros-Fransozo *et al.* 1991, Meireles *et al.* 2003, Lima *et al.* 2014). For the MSPLS,
located in the central region of the state, the most occupied shell was *P. alba*, this
Nassariidae species probably shows better development and establishment on the
geomorphological and environmental conditions of MSPLS.

To fully understand the difference in shell distribution along the Brazilian coast would be necessary further studies on the biology, reproduction and population aspects of the gastropods, mainly those exploited by the hermit crabs, as *M. nodulosa*, *G. auritulus*, *C. atratum* and *P. alba*. On these species, we can mention the study of the biology of *C. atratum* (Denadai *et al.* 2004), a gastropod commonly found in intertidal and shallow water regions, which during the adult phase are often found associated with algae, characteristics of the islands of the northeastern coast of São Paulo State (Medeiros 1992). In Laje de Santos, the rock region sampled is mainly characterized by the occupation of other sessile invertebrates (Luiz *et al.* 2008).

At last, we highlight the efficiency of the refuge traps in hermit crab sampling in the rocky bottom and can be used in future studies. Despite the region being part of environmental protection unit, the local characteristics influenced the gastropod distribution and availability affecting directly the hermit crab distribution and composition.

Acknowledgements

The authors are grateful to the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES CIMAR # 23038.004310/2014-85) for providing financial support during field collections and travel to other laboratories, and the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Grants 2010/50188-8) for financial support during analyses. ARdS thanks the CAPES for the scholarship granted. JBDB thanks the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ Grant 163704/2014-7). ALC indebted to Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for providing research scholarship (PQ 308653/2014-9). We thank many colleagues from the NEBECC and LABCAM group who helped with sampling and laboratory analyses; we also thank Adriano Gandini and Mariana Oliveira with their help; the Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) and COTEC-SP (nº 91/2015 D187/2014 BA) for granting permission to collect the material.

References

Abrams PA 1980. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46: 365–379.

- Almeida AO, Bezerra LE a, Souza-Filho JF, Almeida SM, Albuquerque DL, & Coelho P a 2008. Decapod and stomatopod crustaceans from Santo Aleixo Island, state of Pernambuco, Brazil. *Nauplius* 16: 23–41.
- Almeida A, Coelho P, Santos J, & Ferraz N 2007. Crustáceos estomatópodos e decápodos da costa de Ilhéus, Bahia, Brasil. *Atlântica* 29: 5–20.
- Angel JE 2000. Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 243: 169–184.
- Bracken-Grissom HD, Cannon ME, Cabezas P, Feldmann RM, Schweitzer CE, Ahyong ST, Felder DL, Lemaitre R, & Crandall KA 2013. A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evol. Biol.* 13: 128.
- Childress JR 1972. Behavioral Ecology and Fitness Theory in a Tropical Hermit Crab. *Ecology* 53: 960–964.
- Denadai MR, Amaral ACZ, & Turra A 2004. Biology of a tropical intertidal population of *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca, Gastropoda). *J. Nat. Hist.* 38: 1695–1710.
- Fransozo A & Mantelatto FLM 1998. Population Structure and Reproductive Period of the Tropical Hermit Crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, São Paulo, Brazil. *J. Crustac. Biol.* 18: 738–745.
- Hazlett BA 1966. Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab. *Z. Tierpsychol.* 23: 655–671.
- Hendrickx ME 1995. Checklist of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Bull. l'Institut R. des Sci. Nat. Belgique* 65: 125–150.
- Kellogg CW 1976. Gastropod shells: A potentially limiting resource for hermit crabs. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 22: 101–111.
- Lima DJM, Cobo VJ, Aquino MAB De, & Fransozo A 2014. The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 86: 1769–1782.
- Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, & Marum H 2009. Seasonal occurrences of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in southeastern Brazil. *Ichthyol. Res.* 56: 96–99.
- Luiz OJ, Carvalho-Filho A, Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, & Sazima I 2008. The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: Annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, symbiotic associations, and conservation. *Zootaxa*: 1–25.
- Luiz OJ, Floeter SR, Gasparini JL, Ferreira CEL, & Wirtz P 2004. The occurrence of *Acanthurus monroviae* (Perciformes: Acanthuridae) in the south-western Atlantic, with comments on other eastern Atlantic reef fishes occurring in Brazil. *J. Fish Biol.* 65: 1173–1179.
- Lunt J, Reustle J, & Smee DL 2017. Wave energy and flow reduce the abundance and size of benthic species on oyster reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 569: 25–36.
- Mantelatto FLM & Garcia RB 2002. Hermit crab fauna from the infralittoral zone of Anchieta Island (Ubatuba, Brazil). *Mod. approaches to study Crustac.*: 137–143.
- Mantelatto FLM, Garcia RB, Martinelli JM, & Hebling NJ 2001. On a record of *Dardanus venosus* (H. Milne Edwards) (Crustacea, Anomura) from the São Paulo State, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 18: 71–73.
- Mantelatto FL & Lucca Meireles A De 2004. The importance of shell occupation and shell availability in the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) population from the southern Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 75: 27–35.
- McLaughlin P 1983. Hermit crabs - are they really polyphyletic ? *J. Crustac. Biol.* 3:

- 608–621.
- Medeiros LRA 1992. Meiofauna de praia arenosa da Ilha Anchieta, São Paulo: I. Fatores físicos. Bol. do Intituto Ocean. 40: 27–38.
- Meireles A de L, Biagi R, & Mantelatto FL 2003. Gastropod shell availability as a potential resource for the hermit crab infralittoral fauna of Anchieta Island (SP), Brazil. Nauplius 11: 99–105.
- Negreiros-Fransozo ML, Fransozo A, & Hebling NJ 1991. Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. Biotemas 4: 135–148.
- Nucci PR & Melo GAS de 2015. Hermit crabs from Brazil: Family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Paguroidea), except Paguristes. Zootaxa 3947: 327–346.
- Pereira PHC, Junior JZ, & Jacobucci GB 2009. Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. Biotemas 22: 65–75.
- Rios E 2009. Compendium of Brazilian sea shells. Evengraf, Rio Grande. 676 pp.
- Sant’Anna BS, Dominciano LC da C, Buozi SF, & Turra A 2012a. Is shell partitioning between the hermit crabs *Pagurus brevidactylus* and *Pagurus criniticornis* explained by interference and / or exploitation competition ? Mar. Biol. Res. 8: 662–669.
- Sant’Anna BS, Turra A, & Zara FJ 2012b. Reproductive migration and population dynamics of the blue crab *Callinectes danae* in an estuary in southeastern Brazil. Mar. Biol. Res. 8: 354–362.
- Silva AR da, Galli GM, Stanski G, Biasi B De, Davanso TM, Cobo VJ, & Castilho AL 2018. Shell occupation as a limiting factor for *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. Invertebr. Reprod. Dev. 00: 1–10.
- Sousa ECPM, Abessa DMS, Rachid BRF, Gasparro MR, & Zaroni LP 2007. Ecotoxicological assessment of sediments from the Port of Santos and the Disposal sites from dredged material. Brazilian J. Oceanogr. 55: 75–81.
- Stampar SN, Emig CC, Morandini AC, Kodja G, Balboni AP, & Silveira FL Da 2010. Is there any risk in a symbiotic species associating with an endangered one? A case of a phoronid worm growing on a *Ceriantheomorphe* tube. Cah. Biol. Mar. 51: 205–211.
- Stampar SN & Kodja G 2007. Cnidaria, Hydrozoa, Anthoathecata, Pandeidae, *Stomotoca atra*: Distribution Extension. Check List J. Species List. Distrib. 3: 55–57.
- Stampar SN, Silva PF Da, & Jr. OJL 2007. Predation on the zoanthid *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) by a hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) (Reptilia, Vertebrata) in southeastern Brazil. Mar. Turt. Newsl.: 1–6.
- Torres RJ, Abessa DMS, Santos FC, Maranhão LA, Davanso MB, Nascimento MRL do, & Mozeto AA 2009. Effects of dredging operations on sediment quality: Contaminant mobilization in dredged sediments from the Port of Santos, SP, Brazil. J. Soils Sediments 9: 420–432.
- Tsang LM, Chan TY, Ahyong ST, Chu KH 2011. Hermit to king, or hermit to all: Multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst Biol* 60:616–629.

Figures

Figure 1 – Shell use by hermit crabs in Marine State Park of Laje de Santos related to different sample methods. (A) interface refuge trap, (B) Active Search, (C) consolidated refuge trap. *Anachis catenata* (Aca); *Astraea olfersii* (Aol); *Astyris lunata* (Alu); *Boonea jadisi* (Bja); *Cantharus karinae* (Cka); *Cerithium atratum* (Cat); *Costoanachis sertulariarum* (Cse); *Engina turbinella* (Etu); *Gemophos auritulus* (Gau); *Morula nodulosa* (Mno); *Phrontis alba* (Pal); *Pisania Pusio* (Ppu); *Stramonita haemastoma* (Sha); non-identified (NI). The non-identified were due heavy incrustation or broken parts.

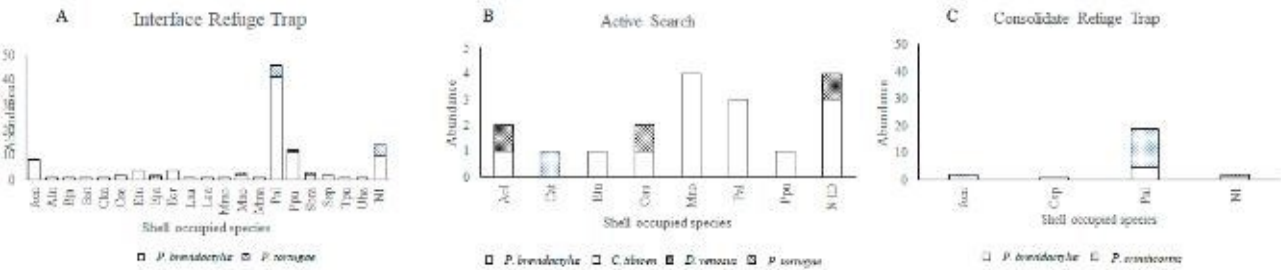
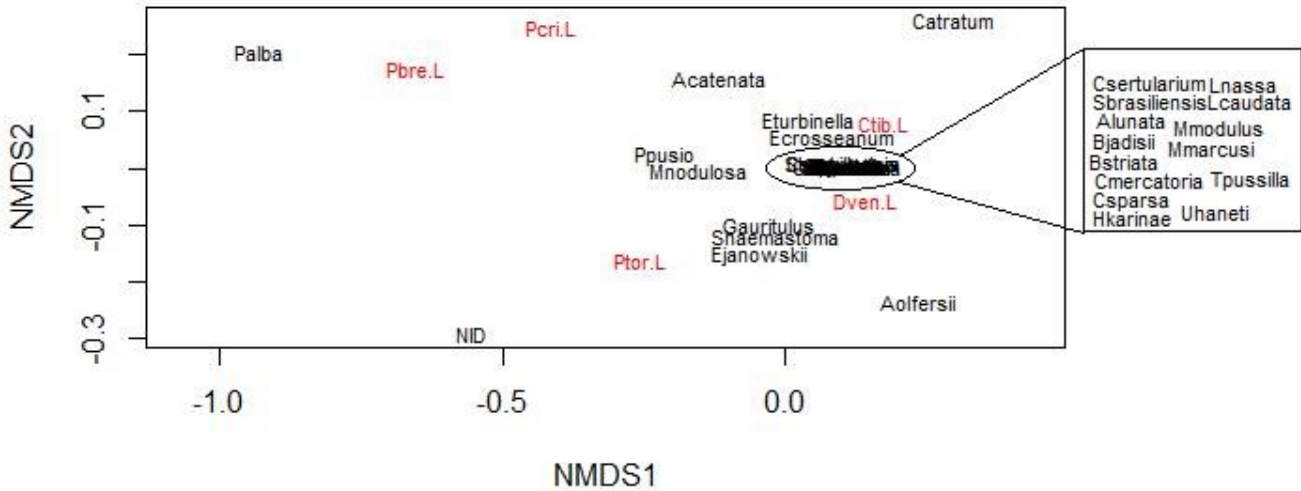


Figure 2 - nMDS with the distribution of hermit crabs (Ptor.L – *P. tortugae*, Ctib.L – *C. tibicen*, Dven.L - *D. venosus*, Pbre.L – *P. brevidactylus* e Pcri.L – *P. criniticornis*) in MSPLS in relationship with the sampled shells.



397 Table 1: Abundance of hermit crabs collected in each sample method utilized on Marine
 398 State Park of Laje de Santos.

Species	Refuge Trap (Hard Bottom)	Refuge Trap (Interface)	Active	Total
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	98	8	14	120
<i>Pagurus criniticornis</i> (Dana, 1852)	0	17	0	17
<i>Dardanus venosus</i> (H. Milne Edwards, 1848)	0	0	2	2
<i>Calcinus tibicen</i> (Herbst, 1791)	0	0	1	1
<i>Paguristes tortugae</i> Schmitt, 1933	13	0	2	15
Total				155

399
 400
 401
 402
 403
 404
 405
 406
 407
 408
 409
 410
 411
 412
 413

414 Table 2. Shell occupancy by hermit crab species from Marine State Park of Laje de
 415 Santos, Southeastern Atlantic. Not occupied shells were either empty or with living
 416 gastropods.

Shells	Not occupied	<i>Calcinus</i> <i>ttibicen</i>	<i>Paguristes</i> <i>tortugae</i>	<i>Pagurus</i> <i>brevidactylus</i>	<i>Dardanus</i> <i>venosus</i>	<i>Pagurus</i> <i>criniticornis</i>
<i>Anachis catenata</i> (G. B. Sowerby, 1844)	12	0	0	8	0	2
<i>Astraea olfersii</i> (Philippi, 1846)	9	0	0	1	1	0
<i>Astyris lunata</i> (Say, 1826)	139	0	0	1	0	0
<i>Benthonella tenella</i> (Jeffreys, 1869)	1	0	0	0	0	0
<i>Boonea jadisi</i> (Olsson and McGinty, 1958)	1	0	0	1	0	0
<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792	1	0	0	1	0	0
<i>Calliostoma adpersum</i> (Philippi, 1851)	1	0	0	0	0	0
<i>Calliostoma bullisi</i> Clench and Turner, 1960	5	0	0	0	0	0
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	1	1	0	0	0	0
<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	1	0	0
<i>Costoanachis sertulariarum</i> (d'Orbigny, 1839)	2	0	0	2	0	0
<i>Costoanachis sparsa</i> (Reeve, 1859)	10	0	0	1	0	0
<i>Engina turbinella</i> (Kiener, 1835)	0	0	0	5	0	0
<i>Engina janowskyi</i> Coltro, 2005	6	0	1	1	0	0
<i>Eudolium crosseanum</i> (Monterosato, 1869)	0	0	0	4	0	0
<i>Gemophos auritulus</i> (Link, 1807)	6	0	1	1	0	0
<i>Guttarium muricinum</i> (Röding, 1798)	1	0	0	0	0	0
<i>Hesperisternia karinae</i> (Nowell-Usticke, 1959)	0	0	0	1	0	0
<i>Leuconozia nassa</i> (Gmelin, 1791)	1	0	0	1	0	0
<i>Linatella caudata</i> (Gmelin, 1791)	0	0	0	1	0	0
<i>Lithopoma tectum</i> (Lightfoot, 1786)	2	0	0	0	0	0
<i>Marshallora nigrocincta</i> (C. B. Adams, 1839)	2	0	0	0	0	0
<i>Modulus modulus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	1	0	0
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlin, 1793)	2	0	0	0	0	0
<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	28	0	1	7	0	0
<i>Muricopsis marcusii</i> Vokes, 1994	3	0	0	1	0	0
<i>Phrontis alba</i> (Say, 1826)	14	0	5	49	0	14
<i>Pisania Pusio</i> (Linnaeus, 1758)	33	0	1	12	0	0
<i>Seila adamsii</i> (H. C. Lea, 1845)	1	0	0	0	0	0
<i>Stramonita brasiliensis</i> Claremont and D. G. Reid, 2011	2	0	0	2	0	0
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	2	0	1	2	0	0
<i>Tectonatica pusilla</i> (Say, 1822)	0	0	0	1	0	0
<i>Urosalpinx haneti</i> (Petit de la Saussaye, 1856)	1	0	0	1	0	0

<i>Zafrona idalina</i> (Duclos, 1840)	9	0	0	0	0	0
Unidentified (incrusted or broken)	6	0	5	14	0	1

417