

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CÂMPUS BOTUCATU**



**DINÂMICA POPULACIONAL E BIODIVERSIDADE DOS ERMITÕES  
(DECAPODA, ANOMURA) AO LONGO DO LITORAL SUDESTE DO BRASIL**

**Gilson Stanski**

**Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho**

**BOTUCATU - SP  
2019**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - CÂMPUS BOTUCATU

TESE DE DOUTORADO

DINÂMICA POPULACIONAL E BIODIVERSIDADE DOS ERMITÕES (DECAPODA,  
ANOMURA) AO LONGO DO LITORAL SUDESTE DO BRASIL

Tese de Doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP – Campus de Botucatu, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas – Zoologia.

Gilson Stanski

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

Stanski, Gilson.

Dinâmica populacional e biodiversidade dos ermitões  
(Decapoda, Anomura) ao longo do litoral sudeste do Brasil  
/ Gilson Stanski. - Botucatu, 2019

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

Orientador: Antonio Leão Castilho  
Capes: 20400004

1. Caranguejo. 2. Ecologia. 3. Habitat (Ecologia). 4.  
Decapode (Crustaceo).

Palavras-chave: Anomura; Ecologia; Fauna acompanhante;  
Partilha de habitat; Recursos ambientais.

*Você não decide seu futuro.  
Você decide seus hábitos e seus  
hábitos decidem seu futuro  
(autor desconhecido)*

*Dedico a presente Tese de Doutorado aos meus irmãos e em especial a meu pai Antonio e minha mãe Nair (in memoriam), sem os quais seria impossível concretizar esse sonho.*

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente a Deus.

Ao professor Dr. Antonio Leão Castilho, ao qual admiro e tenho um imenso respeito, agradeço pela paciência que teve nos momentos mais difíceis desde a iniciação científica, período ao qual as minhas dificuldades científicas eram muitas, ainda existem, mas com sua ajuda foi possível melhorar consideravelmente. Portanto, agradeço pelo incentivo e fundamentalmente por acreditar em minha capacidade, pela confiança depositada em mim durante todo o período de orientação, que já correspondem a 9 anos iniciada em 2009 até a finalização desta importante etapa, o Doutorado. Pela amizade durante os anos em que trabalhamos juntos, pelos conselhos (científicos e não-científicos), oportunidades de trabalho, como coletas em alto mar no Navio Solancy Moura, entre outras, e também lecionar uma disciplina inteira como professor bolsista, experiência que sem dúvida será fundamental para buscar meu objetivo que é ser professor Universitário, e também pelos momentos de descontração que são importantes e deixam os dias mais leves. Meu muito obrigado!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) agência de fomento e ao Programa Ciências do Mar pela qual fui bolsista durante o período de Doutorado, tendo o Professor Dr. Fernando L. Mantelatto como Coordenador e os Professores: Dr. Antonio Leão Castilho, Rogério Caetano da Costa e Fernando José Zara como pesquisadores integrantes do Projeto.

Às agências de fomento, das quais o apoio foi essencial à execução deste projeto:

→ Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, processos:

#94/4878-8; #98/07090-3; #2009/54672-4; BIOTA #2010/50188-8);

→ Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ, processos: #406006/2012-1; #PQ308653/2014-9);

→ Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/ Ciências do Mar, processo: #23038.004310/2014-85);

Aos professores: Dr. Fernando L. M. Mantelatto, coordenador do projeto BIOTA/FAPESP (#2010/50188-8), pelos auxílios durante coletas, congressos, bem como pelo conhecimento compartilhado.

Dr. Rogério Caetano da Costa, coordenador do Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos e de Água Doce (LABCAM), pelas sugestões e conselhos, e por todo o conhecimento compartilhado.

Dr. Adilson Fransozo e Dra. Maria Lucia Negreiros Fransozo, por todo o apoio, conselhos e conhecimento compartilhado como também pelo acesso livre concedido da infraestrutura do NEBECC, laboratórios, livros e artigos científicos.

Aos funcionários da secretaria do departamento de Zoologia da UNESP-Botucatu: Flávio, Carol, Sílvio, Juliana e Rose por toda a dedicação e prontidão quando precisei.

Aos funcionários da seção de Pós-Graduação do Instituto de Biociências de Botucatu: pela ajuda e por sempre me atenderem prontamente quando foi necessário.

Aos pescadores que conduziram as embarcações utilizadas durante a realização das amostragens, por nos conduzir com segurança e dedicação, pelo conhecimento compartilhado e momentos de descontração.

A todas as pessoas que auxiliaram, em algum momento durante as coletas de campo: Raphael, Gabriel, Milena, Joyce, Geslaine, Tony, Alexandre, Ana, João.

Aos amigos, e parceiros de trabalho do Labtony, Raphael, Milena, Ana, Joyce, Alexandre, João, Geslaine e Isabela. Como também aos integrantes do Laboratório de Biologia de Camarões Marinhos (LABCAM), UNESP-Bauru, os quais foram fundamentais nas coletas de Macaé e Ubatuba: Prof. Dr. Rogerio Caetano da Costa, Dr. Gabriel, Dr. Thiago, Dr., João, Dr. Abner, Dra Sarah, Ana e Régis, e, pelo conhecimento compartilhado, favores, auxílio em coletas e análises laboratoriais e momentos de descontração. Muito obrigado também ao pessoal do LABCAM pela força com as análises do sedimento.

A todos os funcionários e diretores da Base de Pesquisa “Dr. João de Paiva Carvalho” (Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, Cananéia, SP), pela competência no serviço prestado e pela hospitalidade ao longo dos dois anos em que coletamos em Cananéia

A todos os amigos da República APAE (Junior De Carli, Guilherme, Felipe, Rodrigo, Evandro), os quais aqui em Botucatu se tornaram a extensão de minha família.

Agradeço também ao grande amigo, que desde o primeiro ano de graduação até o final do Doutorado convivemos, Rodrigo Zaluski, pelos conselhos, sugestões, e também pelos momentos de descontração.

A todos os integrantes e ex-integrantes do Núcleo de Estudos em Biologia, Ecologia e Cultivo de Crustáceos – NEBECC: pelos favores, auxílios, amizade e conhecimento compartilhado.

Aos professores Dr. Antonio Leão Castilho, com o qual realizei estágio de docência, e a professora Dra. Virgínia Sanches Uieda, com quem realizei monitoria em

suas aulas de Vertebrados, com ambos tive a oportunidade de participar de atividades práticas e teóricas, que proporcionaram grande melhora do meu conhecimento científico.

A minha namorada Alícia Giolo Hippólito pelo incentivo e parceria, a seus pais, Alexandre e Onilda, e seu tio e tia, Fernando e Evelin pelo imenso carinho e acolhimento que recebi todas as vezes que fui para São Paulo.

E em especial aos amigos e colegas de trabalho, Raphael, Milena, Geslaine e Joyce. Pelos inúmeros favores, auxílios, discussões e conhecimento compartilhado. Pela força nas coletas e processamento dos materiais coletados, análises, sugestões e parceria de sempre.

**SUMÁRIO**

CONSIDERAÇÕES INICIAIS.....	11
REFERÊNCIAS.....	19
CAPÍTULO I.....	24
RIQUEZA E DIVERSIDADE DOS ERMITÕES DAS FAMÍLIAS PAGURIDAE E DIOGENIDAE (DECAPODA, ANOMURA) AO LONGO DO LITORAL SUDESTE BRASILEIRO.....	24
INTRODUÇÃO.....	27
MATERIAL E MÉTODOS.....	29
Área de estudo.....	29
Atividade de campo e biometria.....	30
Forma e análise dos resultados.....	32
RESULTADOS.....	33
Fatores ambientais.....	42
Fatores ambientais vs abundância dos animais.....	45
DISCUSSÃO.....	48
REFERÊNCIAS.....	54
CAPÍTULO II.....	62
COMO AS CONCHAS DE GASTRÓPODES AFETAM O DESENVOLVIMENTO DE POPULAÇÕES DE <i>Loxopagurus loxochelis</i> ?.....	62
INTRODUÇÃO.....	65
MATERIAL E MÉTODOS.....	67
Área de estudo.....	67
Atividade de campo e biometria.....	67
Forma e análise dos resultados.....	69
RESULTADOS.....	70

DISCUSSÃO.....	80
REFERÊNCIAS.....	86
CAPÍTULO III.....	93
GEOGRAPHICAL VARIATION ON FECUNDITY AND REPRODUCTIVE INVESTMENT OF <i>Loxopagurus loxochelis</i> (DECAPODA: ANOMURA: DIOGENIDAE) ALONG THE SOUTH-EASTERN COAST OF BRAZIL.....	93
INTRODUCTION.....	95
MATERIAL AND METHODS.....	97
RESULTS.....	99
DISCUSSION.....	104
REFERENCES.....	107
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	112

## CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Os crustáceos Decapoda são importantes membros de comunidades bentônicas marinhas, constituindo uma ordem onde estão descritas mais de 17.750 espécies conhecidas (De Grave *et al.*, 2009; De Grave & Fransen, 2011), das quais mais de 14.750 fazem parte da fauna atual e cerca de 3.000 espécies apenas com registro fóssil, encontram-se divididos em duas grandes subordens; os Dendrobranchiata, representados pelos camarões Penaeoidea e Sergestoidea; e a subordem Pleocyemata, que reúne os decápodes das infraordens Stenopodidea, Caridea, Astacidea, Glypheidea, Axiidea, Gebiidea, Achelata, Polychelida, Brachyura e Anomura (De Grave *et al.*, 2009).

Anomura representa um táxon bastante diverso entre os decápodes, reunindo os ermitões, tatuíras, “king crabs”, galatéias e caranguejos porcelanídeos, totalizando cerca de 2.500 espécies da fauna atual compreendidas em sete superfamílias: Kiwaoidea, Lomisoidea, Galattheoidea, Aegloidea, Lithodoidea, Hippoidea e Paguroidea. Paguroidea está organizada em seis famílias: Coenobitidae, Parapaguridae, Pylochelidae, Pylojacquesidae, Diogenidae e Paguridae (McLaughlin *et al.*, 2007, 2010; Bracken-Grissom *et al.*, 2013).

Nas famílias de Diogenidae e Paguridae encontram-se as espécies de ermitões alvo do presente estudo, as quais estão distribuídas em 122 gêneros, reunindo mais de 1.100 espécies em todo o mundo (McLaughlin *et al.*, 2010). No litoral brasileiro há registro de 62 espécies descritas (Lemaitre & Tavares, 2015). Caracterizam-se por apresentarem abdome torcido e mole com carapaça reduzida, télson e o urópodo modificados, sendo o esquerdo mais desenvolvido, por servir como gancho para segurar-se à columela da concha. Os 4° e 5° pares de pereiópodos são usados como suporte contra a parede da columela, mantendo o animal em sua posição. O 4° par também apresenta a função de limpeza da carapaça, pleura e membros. Os pleópodos do

lado esquerdo são mais desenvolvidos que o do lado direito (adaptação ao uso da concha). O sexo é identificado na posição dos gonóporos, ou seja, nas fêmeas esta abertura sexual está presente na base da coxa do terceiro par de pereópodos, já nos machos na base da coxa do quinto par de pereópodos (Lancaster, 1988).

Os Paguridae possuem: onze pares de brânquias; as bases do terceiro par de maxilípedes separadas por um largo esternito, heteroquelia, cuja tendência nos Paguridae é apresentar o quelípodo direito mais desenvolvido. Os Diogenidae apresentam catorze pares de brânquias e o terceiro par de maxilípedes tem a base aproximada. Nesse grupo a tendência é ter o quelípodo esquerdo mais desenvolvido (Hebling & Rieger, 1986; Melo, 1999).

Acredita-se pelo seu imenso registro fóssil que tiveram origem durante o Permiano tardio, ou seja, há aproximadamente 260 milhões de anos atrás e os fósseis apontam ser um clado derivado dos caranguejos Brachyura (Bracken-Grissom *et al.*, 2013). Por apresentarem a carapaça calcificada reduzida, a principal hipótese de evolução do grupo está relacionada ao surgimento a partir de ancestrais habitantes de fendas, que para explorar novos ambientes tiveram que se ajustar a um abrigo móvel, como as conchas dos gastrópodes (McLaughlin, 1983).

Característica marcante desse grupo, o uso da concha já se inicia a partir do assentamento larval, desenvolvimento (Worcester & Gaines, 1997), durante o acasalamento, até o sucesso da prole enquanto incubadas no abdome (Hazlett, 1989). Com isso a concha se torna um recurso imprescindível no final do estágio larval, pois quando os decapodito não a encontram disponível no ambiente, estes são capazes de retardar sua metamorfose (Harvey, 1996). Isso evidencia que a falta de pequenas conchas pode ser o primeiro limitador para o desenvolvimento da população (Halpern, 2004; Oba & Goshima, 2004).

Embora as conchas sejam vitais para a vida dos ermitões, também atuam como armaduras que restringem seu crescimento, forçando o ermitão a buscar incessantemente por conchas maiores. Portanto, a disponibilidade de conchas pode influenciar na estrutura populacional, por intervir no tamanho dos indivíduos, bem como na aptidão dos mesmos para a reprodução (Turra, 2003).

A expressiva diversidade de espécies mencionadas anteriormente está diretamente relacionada com a variedade de locais que o grupo habita, podem viver semi-enterrados no substrato não consolidado próximos a zona de arrebentação das ondas, ou em substratos rochosos como costões do continente ou ilhas, geralmente associados com as rochas ou banco de algas. Algumas espécies ocorrem em uma considerável extensão batimétrica, podendo atingir profundidades de 4.500 metros (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1997; Lancaster, 1988).

Esses organismos apresentam um papel muito importante na cadeia alimentar, pois viabilizam uma concentração de energia para os demais níveis tróficos ao extraírem uma variedade de recursos alimentares (bactérias, protozoários, diatomáceas, fungos, meiofauna e matéria orgânica) quando processam um grande volume de sedimento (Bertness, 1999), também exibem uma enorme variabilidade de estratégias reprodutivas que podem ser consideradas como adaptações para otimizar o tempo de vida (Yoshino *et al.*, 2002).

Essa diversidade de espécies faz com que o grupo apresente elevado valor em estudos de cunho ecológico em ambientes marinhos por vários fatores, entre eles sua estreita relação de simbiose com outros organismos, como anêmonas do mar ou outros epizoários (Ayres-Peres & Mantellato, 2010). Também essa diversidade de espécies reflete na diversidade de hábitos alimentares, desde comportamento alimentar generalista com uma dieta variada de restos de algas, fragmentos de conchas

microscópicas, poliquetas, diatomáceas, foraminíferos e anfípodos, até espécies com hábito alimentar filtrador, o que torna o grupo indispensável na cadeia trófica local, seja como integrante nos ciclos de transferência de energia entre seres vivos, quando estes se alimentam e servem de alimento para outros organismos ou quando desempenham um papel fundamental na ciclagem de nutrientes (espécies filtradoras) (Severino- Rodriguez *et al.*, 2002; Fantucci *et al.*, 2009).

Além da extrema importância ecológica, as espécies desse estudo enfrentam um grande desafio para sua sobrevivência, pois compartilham o mesmo habitat dos camarões explorados comercialmente, e por isso são constantemente afetadas pela pesca camaroeira por pertencerem à fauna acompanhante (*bycatch*) dos camarões capturados por redes não seletivas. Tanto a espécie alvo (camarões) quanto o *bycatch* são extraídas do ambiente pelas redes, sendo representados por peixes, moluscos, equinodermos, cnidários e crustáceos. Muitas vezes, várias espécies capturadas estão em seu período de reprodução, o que pode afetar a sua perpetuação (Severino- Rodriguez *et al.*, 2002; Stanski *et al.*, 2016).

Dos fatores ambientais importantes para os ermitões, sua distribuição esta principalmente relacionada à temperatura da água e o tipo de sedimento, o qual é utilizado tanto para a proteção como para a alimentação, pois esses animais o revolvem em busca de partículas alimentares e organismos associados ao mesmo (Gray, 1974; Buchanan & Stoner, 1988).

Por outro lado, a biodiversidade de espécies do grupo é o resultado de uma longa evolução biológica que produziu continuamente novas espécies, pois neste planeta, seres vivos desaparecem, assim como outros animais e vegetais surgem fruto de pressões seletivas do ambiente (Barbieri, 2010). A biodiversidade que existe hoje não é

estática, ela está em contínua mudança (Grassle, 1989). É um sistema em constante evolução, tanto do ponto de vista das espécies como também de um só organismo.

Além disso, a Biodiversidade não se distribui igualmente na Terra (Barbieri, 2010). Ela é, sem dúvida, maior nos trópicos, ou seja, quanto maior a latitude, menor o número de espécies, e as populações tendem a ter maiores áreas de ocorrência. Este fenômeno, que envolve disponibilidade energética e mudanças climáticas em regiões de alta latitude e que influencia diretamente a diversidade é conhecido como efeito Rapoport (Stevens, 1989).

Stevens (1989) propôs que a maior riqueza de espécies encontrada nos trópicos é um padrão biogeográfico denominando como Regra de Rapoport (RR) em referência a Eduardo H. Rapoport que evidenciou pela primeira vez o padrão de riqueza de espécies em escala latitudinal.

Das hipóteses lançadas para explicar essa regra, as mais conhecidas são: Hipótese da Extinção Diferencial (Stevens, 1996), a qual aponta a influência das glaciações como fator preponderante no padrão de baixas riquezas em maiores latitudes. De acordo com esta hipótese, ocorreu uma extinção diferencial entre os organismos com menor tolerância ecológica que viviam na maiores latitudes, provocada pelas alterações climáticas induzidas pelas glaciações. Hipótese da Competição, relacionada com a amplitude da distribuição geográfica das espécies com a riqueza específica do local, estando estas negativamente correlacionadas (Pianka, 1989). Por final a Hipótese da Variabilidade Sazonal (Sanders, 1968; Stevens, 1989), mais aceita pela comunidade acadêmica. Segundo tal hipótese, os indivíduos que habitam altas latitudes estão sujeitos a maiores variações climáticas ao longo do seu ciclo de vida comparados aqueles que habitam latitudes mais baixas (Sanders, 1968).

Stevens (1989) justificou a ocorrência desse padrão com base na amplitude de tolerância diferenciada que as espécies de ambientes temperados e tropicais possuem. Onde espécies com baixa tolerância climática apresentariam distribuição geográfica mais restrita e com isso ambientes tropicais apresentariam uma maior quantidade de micro-habitats favorecendo a especiação das espécies.

Por outro lado, as espécies que habitam as maiores latitudes tiveram que se ajustar e suportar uma variação climática mais pronunciada, e assim suas adaptações fisiológicas permitem que estes organismos ampliem a sua distribuição geográfica o que não favorece a especiação alopátrica.

Desta forma, no ambiente tropical haveria uma maior quantidade de comunidades, com composição de espécies distintas, quando comparadas a uma região com a mesma dimensão no ambiente temperado. Vários estudos com táxons diferentes corroboraram essa hipótese, entre eles: Kendall & Haedrich (2006) e Jacquemin & Doll (2015) estudando a riqueza de peixes; Guerrero & Sarmiento (2010) e Kwon *et al.* (2014) estudando a riqueza de formigas; Gutiérrez-Pesquera *et al.* (2016), estudando a tolerância térmica de girinos em ambiente temperados.

Posteriormente, Stevens (1996) propôs a mesma regra para a altitude em ambientes terrestres, e para o gradiente de profundidade em ambientes marinhos, o que resultou em uma proposta de generalizar a regra para qualquer gradiente existente na natureza.

De acordo com esse padrão, organismos que habitam águas rasas nos trópicos estão sujeitos a menor variação de temperatura e, portanto, suas amplitudes de distribuição batimétrica tendem a ser mais restritas. Por outro lado, organismos que habitam águas rasas em latitudes mais altas, toleram uma maior variabilidade da temperatura. Portanto, suas adaptações fisiológicas permitem que estes organismos

ampliem a sua distribuição geográfica para águas mais profundas, já que as baixas temperaturas nessas profundidades estão incluídas nas condições de temperatura encontradas em águas rasas nas maiores latitudes. Esta associação suportou a hipótese de tolerância à variabilidade climática como a melhor hipótese para explicar a Regra de Rapoport (Roy *et al.*, 1998).

Muitos aspectos evolutivos e biológicos podem ser utilizados para discutir a favor ou contra esta regra, adequando dados obtidos, no entanto, devemos lembrar que, assim como o gradiente latitudinal de riqueza de espécies, também é fundamental estudar as características ambientais que as espécies vivem, fator de grande importância para o entendimento e explicação do contexto geral da regra (Stevens, 1989, 1992, 1996).

Pois, as respostas das comunidades biológicas as variações do ambiente é uma forma efetiva de compreender o ajuste de uma espécie em um determinado local (Barbour *et al.*, 1999). Isto porque, as comunidades são formadas por espécies que apresentam adaptações evolutivas a determinadas condições ambientais e limites de tolerância diferentes às alterações das mesmas (Alba-Tercedor, 1996).

Assim, comparar a diversidade entre regiões e conhecer os fatores ambientais de cada ambiente estudado são condições que geram dados ecológicos que posteriormente possam ser utilizados como ferramentas na preservação das espécies (Newson *et al.* 2008). Pois, através desse tipo de informação é possível identificar espécies raras que estão ou podem entrar na lista de espécies ameaçadas (IUCN, 2008). Permite também comparar a riqueza de espécies em diferentes áreas na busca de entender quais fatores ambientais são responsáveis pelas variações de diversidade ao longo de um gradiente (Perez-Arteaga *et al.*, 2005), tornando essas informações ferramentas importantes para ações conservacionistas (Keller & Bollmann, 2004).

Portanto, o objetivo dessa tese foi analisar a influência de condições ambientais diferenciadas na composição da comunidade de ermitões em relação à riqueza e diversidade de espécies das famílias Paguridae e Diogenidae ao longo do litoral sudeste brasileiro estudando 3 regiões com características particulares. Macaé região influenciada pela ressurgência de cabo Frio, Ubatuba região de transição faunística e Cananéia que está situada num ambiente de expressivo aporte de água doce. Como também, avaliar a influência das conchas de gastrópodes no desenvolvimento das espécies mais abundantes presentes nas 3 regiões estudadas, e seus padrões reprodutivos ao longo do litoral sudeste do Brasil.

A tese encontra-se dividida em três capítulos, cada um correspondendo a um artigo científico. No primeiro capítulo propusemos avaliar a riqueza e diversidade dos ermitões entre as regiões estudadas, como também avaliar a influência dos fatores ambientes (temperatura, sedimento e salinidade) na presença das espécies de ermitões, com a hipótese: As características ambientais de cada região influenciam significativamente os parâmetros de riqueza, diversidade e composição das espécies.

No segundo capítulo avaliamos a influência da riqueza de conchas de gastrópodes na vida de *Loxopaguros loxochelis*, a espécie de ermitão mais abundante entre as regiões estudadas, como também a relação morfométrica entre as conchas e os ermitões, com a hipótese: riqueza diferente de conchas de espécies de gastrópodes entre regiões influencia o desenvolvimento do ermitão.

No terceiro capítulo avaliamos o período reprodutivo de *Loxopaguros loxochelis*, com a seguinte hipótese: o período reprodutivo de uma espécie com ampla distribuição tende a ser mais concentrado (sazonal) quanto maior a amplitude de variação dos fatores ambientais, pois a espécie direciona a periodicidade reprodutiva para épocas com condições ambientais mais favoráveis ao desenvolvimento dos embriões e larvas.

## REFERÊNCIAS

- Alba-Tercedor, J. 1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los ríos. In: IV Simposio del Agua en Andalucía (SIAGA), Almería, 2: 203-213.
- Ayres-peres, L.; Mantelatto, F.L. 2010. Epibiont occurrence on gastropod shells used by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura: Diogenidae) on the northern coast of São Paulo, Brazil. *Zoologia*. 27 (2): 222-227.
- Barbieri, E. 2010. Biodiversidade: a variedade de vida no planeta terra. APTA. São Paulo, 1-19. Disponível em: <ftp://ftp.sp.gov.br/ftppesca/biodiversidade.pdf>
- Bertness, M.D. 1999. The Ecology of Atlantic Shorelines. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 465p.
- Buchanan, B.A.; Stoner, A.W. 1988. Distributional patterns of blue crabs (*Callinectes* spp.) in a tropical estuarine lagoon. *Estuaries*, 11(4): 231-239.
- Bracken-Grissom, H.D.; Cannon, M.E.; Cabezas, P.; Feldmann, R.M.; Schweitzer, C.E.; Ahyong, S.T.; Felder, D.L.; Lemaitre, R.; Crandall, K.A. 2013. A comprehensive and integrative reconstruction of evolutionary history for Anomura (Crustacea: Decapoda). *BMC Evolutionary Biology*, 13: 1-28.
- Barbour, M.T.; Gerritsen, J.; Snyder, B.D.; Stribling, J.B. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish, Second Edition. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office of Water; Washington, D.C.
- De Grave, S.; Pentcheff, N.D.; Ahyong, S.T.; Chan, T-Y.; Crandall, K.A.; Dworschak, P.C.; Felder, D.L.; Feldmann, R.M.; Fransen, C.H.J.M.; Goulding, L.Y.D.; Lemaitre, R.; Low, M.E.Y.; Martin, J.W.; NG, P.K.L.; Schweitzer, C.E.; Tan, S.H.; Tshudy, D.; Wetzer, R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin. of Zoology. Supplement*, 21:1-109.

- De Grave, S.; Fransen, C.H.J.M . 2011. Carideorum Catalogus: The recent species of the Dendrobranchiate, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). Zoologische Mededelingen (Leiden), 85: 195-588.
- Fantucci, M.Z.; Biagi, R.; Meireles,; A.L.; Mantelatto, F.L. 2009. Influence of biological and environmental factors on the spatial and temporal distribution of the hermit crab *Isocheles sawayai* Forest & Saint-Laurent, 1968 (Anomura, Diogenidae). Nauplius, 17: 37-47.
- Guerrero, R.J.; Sarmiento, C.E. 2010. Distribución Altitudinal de Hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente Noroccidental de la sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Acta Zoológica Mexicana, 26 (2): 279-302.
- Gutiérrez-Pesquera, L. M., Tejedo, M., Olalla-Tárraga, M. Á., Duarte, H., Nicieza, A., Solé, M. 2016. Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. Journal of Biogeography, 43: 1166-1178.
- Grassle, J.F. 1989. Species diversity in deep-sea communities. Trends in ecology and evolution, 4: 12-15.
- Halpern, B.S. 2004. Habitat bottlenecks in stage-structured species: hermit crabs as a model system. Marine Ecology Progress Series, 276: 197-207.
- Harvey, A.W. 1996. Delayed metamorphosis in Florida hermit Crabs multiple cues and constraints (Crustacea, Decapoda, Paguridae and Diogenidae). Marine Ecology Progress Series, 141: 27-36.
- Hazlett, B.A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. Behavioral Ecology and Sociobiology, 25: 119-128.
- Hebling, N.J.; Rieger, P.J. 1986. Os ermitões (Crustacea, Decapoda, Paguridae e Diogenidae) do litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. Atlântica, 8: 63-77.

- Jacquemin, S.J.; Doll, J.C. 2015. Macroecology of North American suckers (Catostomidae): tests of Bergmann's and Rapoport's rules. *Ecology and Evolution*, 5(18): 3895-3904.
- Keller, V.; Bollmann, K. 2004. From red lists to species of conservation concern. *Conservation Biology*, 18: 1636-1644.
- IUCN. 2008. Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>.
- Gray, J.S. 1974. Animal - sediment relationships. *Oceanography and Marine Biology*, 12: 233-261.
- Kendall, V.J.; Haedrich, R.L. 2006. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. *Deep-Sea Research Part I*, 53: 506- 515.
- Kwon, T.; Kim, S.; Chun, J.H. 2014. Pattern of ant diversity in Korea: An empirical test of Rapoport's altitudinal rule. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 17: 161-167.
- Lancaster, I. 1988. *Pagurus bernhardus* (L.) An introduction to the natural history of hermit crabs. *Field Studies*, 7: 189-238.
- 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(4): 451-506.
- Melo, G.A.S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo, Editora Plêiade. 551 pg.
- McLaughlin, P.A. (1983) Hermit crabs – Are they really polyphyletic? *Journal of Crustacean Biology*, 3 (4): 608-621.
- McLaughlin, P.A.; Lemaitre, R. & Sorhannus U. (2007) Hermit crab phylogeny: A reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology*, 27 (1): 97-115.

- Mclaughlin, P.A.; Komai, T.; Lemaitre, R.; Rahayu, D.L. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I – Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *Raffles Bulletin of Zoology*, 23: 5-107
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Pinheiro, M.A.A.; Santos, S. 1997. Anomuran species (Crustacea, Decapoda) in their ecological distribution at Fortaleza Bay sublittoral, Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Iheringia Serie Zoologia*, 83: 187-194.
- Oba, T.; Goshima, S. 2004. Temporal and spatial settlement patterns of sympatric hermit crabs and the influence of shell resource availability. *Marine Biology*, 144: 871-879.
- Perez-Arteaga, A.; Jackson, S. F.; Carrera, E.; Gaston, K.J. 2005. Priority sites for wildfowl conservation in Mexico. *Animal Conservation*, 8: 41-50.
- Pianka, E.R., 1989. Latitudinal gradients in species diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 223-224.
- Roy, K.; Jablonski, D.; Valentine, J.W.; Rosenberg, G. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: Test of causal hypotheses. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 95: 3699-3702.
- Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 102: 243-282.
- Severino-Rodrigues, E.; Guerra, D.S.F.; Graça-Lopes, R. 2002. Carcinofauna acompanhante da pesca dirigida ao camarão-sete-barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) desembarcada na Praia do Perequê, Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca, São Paulo*, 28(1): 33-48.
- Stanski, G; Mantelatto, F.M.; Castilho, A.L. 2016. Hermit crab bycatch fauna (Decapoda, Anomura) off the coast of Santa Catarina State, Brazil: diversity and

- spatial-temporal distribution. Hermit crab bycatch fauna in Santa Catarina State, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(3): 546-556.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, Chicago, 133(2): 240-56.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140: 893-911.
- Stevens, G. C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography*, 23: 149-154.
- Turra, A. 2003. Comportamento, ecologia e reprodução de caranguejos ermitões (Crustáceos, Decapoda, Anomura) no Sudeste Brasileiro. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas, 175 pg.
- Yoshino, K.; Goshima, S.; Nakao, S. 2002. Temporal reproductive patterns within a breeding season of the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of crab size and shell species. *Marine Biology*, 141(6): 1069-1075.
- Worcester, S.E.; Gaines, S.D. 1997. Quantifying Hermit Crab Recruitment Rates and Megalopal Shell Selection on Wave Swept Shores. *Marine Ecology Progress Series*, 157: 307-310.

**CAPÍTULO I**

**RIQUEZA E DIVERSIDADE DOS ERMITÕES DAS FAMÍLIAS PAGURIDAE  
E DIOGENIDAE (DECAPODA, ANOMURA) AO LONGO DO LITORAL  
SUDESTE BRASILEIRO**

---

**RIQUEZA E DIVERSIDADE DOS ERMITÕES DAS FAMÍLIAS PAGURIDAE  
E DIOGENIDAE (DECAPODA, ANOMURA) AO LONGO DO LITORAL  
SUDESTE BRASILEIRO**

**RESUMO**

Compreender os processos que determinam a riqueza de espécies é essencial para entender a estruturação espacial e o funcionamento das comunidades. Assim, o objetivo desse estudo foi analisar a riqueza e a diversidade de ermitões nas regiões de Macaé (RJ), Ubatuba (SP) e Cananéia (SP) e verificar quais os fatores ambientais influenciam na vida das espécies. Os animais foram coletados mensalmente em profundidades de 5 a 20m, com um barco camaroeiro. Macaé apresentou 332 indivíduos (3 spp), Ubatuba 674 indivíduos (8 spp) enquanto que em Cananéia ocorreram 498 indivíduos distribuídos em 7 espécies. Ubatuba e Cananéia apresentaram 6% de diferenciação (Jaccard), Ubatuba e Macaé 45% e Cananéia e Macaé 40%. A alta riqueza em Ubatuba atribui-se por ser uma região de transição faunística. Já Cananéia demonstra baixa diversidade, embora segunda maior riqueza, devido ao expressivo aporte de água doce junto ao transporte de material orgânico em suspensão nesta região, o que favorece a presença de espécies dominantes filtradoras e tolerantes a baixa salinidade, como *Isocheles sawayai*. Além da maior riqueza, Ubatuba apresentou índices de diversidade ( $H'=1.64$ ) e equitabilidade ( $E=0.78$ ) elevados, o que evidencia baixa dominância, como constatado no índice de Berger-Parker ( $D=0.34$ ). Em contrapartida, Macaé apresentou os índices menores de diversidade ( $H'=0.89$ ) e equitabilidade ( $E=0.61$ ), conseqüentemente com maior dominância ( $D=0.58$ ), constatando-se a presença expressiva de *Loxopagurus loxochelis* com padrão de ocorrência em águas mais frias, por ser uma região sob a influência da ressurgência de Cabo Frio-RJ. A temperatura foi o principal fator ambiental que apresentou influência na presença das espécies. Outro fator que pode explicar a diferença de riqueza e diversidade entre as regiões é a abundância de conchas de gastrópodes disponíveis aos animais, as quais são vitais para a vida do ermitão. Das conchas de gastrópodes, Macaé apresentou a menor riqueza com apenas 13 espécies, inferior a Cananéia (21 espécies) e Ubatuba com 33 espécies. Portanto, os processos ambientais e biológicos regionais influenciam o padrão de diversidade dos ermitões estudados.

Palavra chave: Anomura, dominância, fauna acompanhante.

**ABSTRACT**

Comprehend the processes that determine these differences are essential for understanding the spatial structuring and functioning of communities. So, the aim of this study was to analyze the richness and diversity of hermit crabs along a latitudinal gradient and to verify the influence of environmental factors. The animals were collected monthly with a shrimp boat in depths of 5 to 20m, in Macaé (RJ), Ubatuba (SP) and Cananéia (SP) regions. Macaé, region of lower latitude, presented 332 individuals (3 spp), Ubatuba 674 individuals (8 spp) while in Cananéia there were 498 individuals distributed in 7 species. Ubatuba and Cananéia presented 6% of differentiation (Jaccard), Ubatuba and Macaé 45% and Cananéia and Macaé 40%. The high richness in Ubatuba is attributed to being a region of faunistic transition. Cananéia, however, shows low diversity, although second richest, due to the expressive contribution of fresh water to the transport of organic material in suspension in this region, which favors the presence of dominant filter benthic species and tolerant to low salinity, such as *Isocheles sawayai*. Beyond of greater species richness, Ubatuba presented high diversity ( $H' = 1.64$ ) and equitability ( $E = 0.78$ ), and low dominance, as observed in the Berger-Parker index ( $D = 0.34$ ). On the other hand, Macaé presented the lowest diversity indexes ( $H' = 0.89$ ) and equitability ( $E = 0.61$ ), with higher dominance ( $D = 0.58$ ), by the expressive presence of *Loxopagurus loxochelis* favoured by influence of the resurgence of Cabo Frio-RJ because the species has pattern of occurrence in colder waters. The temperature was the main environmental factor that showed influence in the presence of the species. Another factor that may explain the difference in richness and diversity between regions is the abundance of gastropod shells available to animals, which are vital to the life of the hermit crabs. Macaé presented the lowest richness of shells of gastropods with 13 species, less that Cananéia (21 species) and Ubatuba with 33 species. Therefore, regional environmental and biological processes influence the diversity pattern of the hermit crabs studied.

Keyword: Anomura, dominance, bycatch.

## INTRODUÇÃO

O ambiente marinho abriga diversas populações de organismos, sendo a distribuição das espécies diretamente afetada pelos fatores ambientais (Lenihan & Micheli, 2001), além das interações biológicas (Bruno & Bertness, 2001). Nesse sentido, estudos comparativos sobre a diversidade de espécies em diferentes locais tornam-se cruciais para uma adequada interpretação dos fatores ou processos que podem influenciá-las (Lenihan & Micheli, 2001).

Além disso, a identificação a priori das espécies é de fundamental importância para interpretar eventos a posteriori, sejam eles naturais ou antrópicos, que possam afetar a comunidade formada por tais espécies (Araújo *et al.*, 2014).

Por outro lado, compreender como os agrupamentos de espécies estão distribuídos na natureza, quais fatores abióticos modulam a diversidade de espécies em sistemas ecológicos, além de como ocorre interações entre as populações é um dos desafios mais antigos e mais fundamentais no campo da Ecologia (Ricklefs, 2010, 2011). Por isso, realizar estudos abrangentes analisando animais do mesmo grupo ou de preferência de mesmas espécies vivendo em habitats com características diferenciadas fornece informações sobre os principais fatores ambientais regionais ou locais que exercem importante influência na história de vida das espécies ao longo de suas distribuições (Vernberg & Vernberg, 1970).

Assim, torna-se possível compreender com mais precisão como a variabilidade das condições ambientais (temperatura, salinidade, composição do sedimento) ao longo do espaço e no tempo interferem na vida desses animais (Haedrich *et al.*, 1975). Além disso, inferir sobre o grau de perturbação de uma área, a partir da ausência ou presença de espécies adaptadas a uma ampla variação ambiental (euritópicas) ou não (estenotópicas), constitui um requisito fundamental para uma interpretação adequada

dos eventos perturbadores, sejam antrópicos ou naturais e para o estabelecimento de ações futuras de monitoramento, com ênfase na utilização racional dos recursos naturais (Bertini *et al.*, 2004a; Morgado & Amaral, 1989).

Ademais, quando se compara a diversidade e riqueza de espécies entre diferentes regiões, se obtém informações que podem se tornar ferramentas fundamentais nas análises preditivas e nas decisões de manejo para aquelas espécies consideradas chave e fundamentais na cadeia alimentar, porque envolve ampla gama de funções ecológicas no ambiente (Silva & Dantas, 2013).

Além da importância ecológica nos níveis tróficos, os ermitões (alvo desse estudo) também despertam interesse entre os pesquisadores devido o seu elevado e variado grau de comportamento social, principalmente em relação a seu ajuste evolutivo na utilização de uma concha de gastrópode para proteção de seu abdômen mole, que além de lhes proporcionarem segurança, também os capacitam a explorar diversos ambientes (Gherardi, 1990; Gad & Ismail, 2010).

As conchas vazias constituem um recurso limitante para a população de ermitões, uma vez que são frequentemente danificadas devido à predação dos gastrópodes por caranguejos *Brachyura* ou soterradas rapidamente pelas mudanças morfológicas no substrato causadas pelas correntes marinhas ou marés (Turra *et al.*, 2005). Assim, como tal recurso (concha) é vital para o animal gerando muita competição inter e intra-específicas (McLean, 1974; Rittschof, 1980), também é necessário levá-lo em consideração em estudos com ermitões.

Portanto, o presente trabalho avaliou a variação na riqueza/diversidade dos ermitões ao longo do litoral sudeste brasileiro em regiões com características totalmente particulares, sendo uma na região tropical, Macaé (Rio de Janeiro) influenciada pela ressurgência de Cabo Frio – RJ; outra em região de transição faunística, onde passa o

Trópico de Capricórnio, Ubatuba (São Paulo); e Cananéia (São Paulo) localizada numa região subtropical a qual tem como característica o expressivo aporte de água doce provenientes dos estuários da região. Com a seguinte hipótese: As características ambientais de cada região influenciam significativamente os parâmetros de riqueza, diversidade e composição das espécies.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

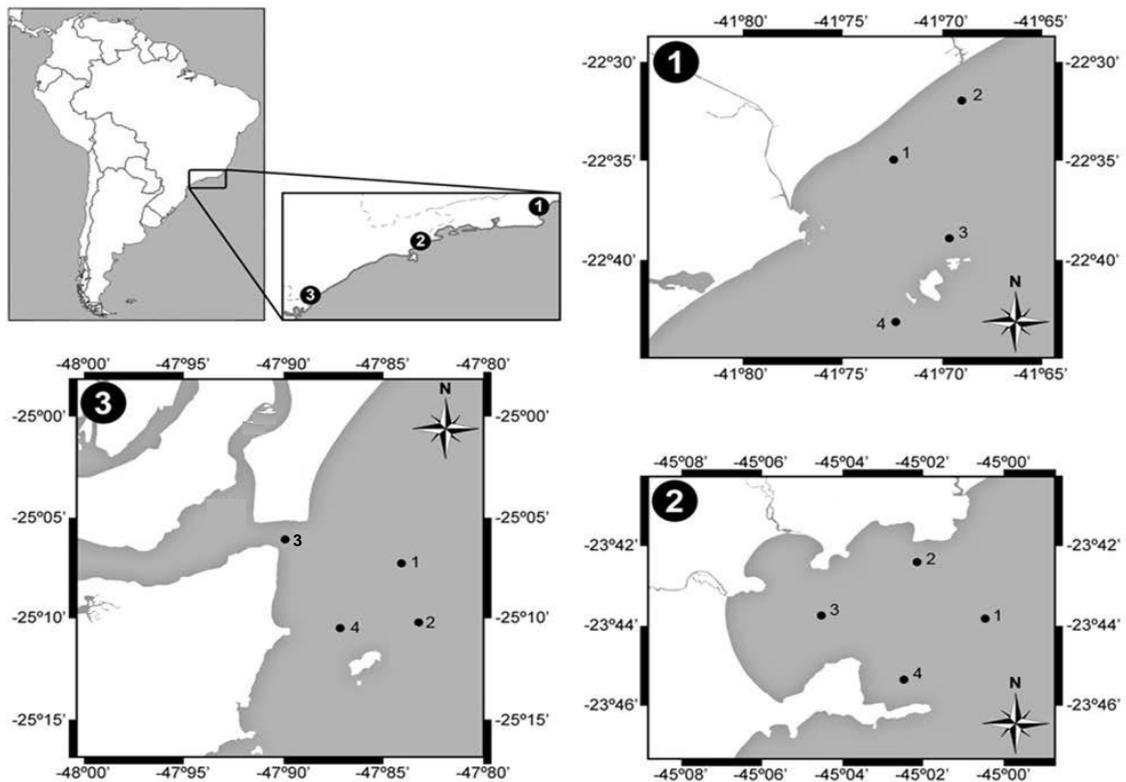
Os espécimes utilizados nesse estudo foram coletados em Macaé (22° 22' 18"S e 41° 47' 9"W) localizado no estado do Rio de Janeiro, Ubatuba (23°26' 02" S e 45°04' 16"W) e Cananéia (25° 00' 53" S e 47° 55' 36" W) no litoral de São Paulo, nas isóbatas de 5 a 20 m de profundidade em estações amostrais pré-determinadas (Figura 1). Macaé localizada no litoral norte do estado do Rio de Janeiro e está situada na APA do Arquipélago de Santana, composta pelas Ilhas de Santana, Ponta das Cavalas e Ilhote Sul (Gonzales-Rodriguez *et al.*, 1992). Ubatuba esta situada no litoral norte do estado de São Paulo e caracteriza-se pela presença de uma linha costeira bastante recortada. Fisiograficamente, essa porção é marcada pela presença da Serra do Mar, que se projeta sobre o Oceano Atlântico limitando a extensão das planícies costeiras, as quais são formadas, na parte externa, por depósitos marinhos e na parte interna por depósitos continentais (Ab'saber, 1955; Suguio & Martin, 1978).

E o litoral de Cananéia situa-se no extremo sul de São Paulo, constituídos de cobertura vegetal original, manguezais e restingas. Caracteriza-se como uma das regiões mais preservadas do litoral brasileiro e também como um dos ecossistemas costeiros mais produtivos do mundo (Bérgamo, 2000; Garcia *et al.*, 2018).

***Atividade de campo e biometria***

Os animais e os fatores abióticos foram coletados de julho de 2013 a junho de 2014. A metodologia de coleta foi padronizada nas 3 regiões amostradas, como descrita a seguir.

As estações amostrais foram previamente determinadas, amostrando profundidades distintas (5 a 20 m), perpendiculares à linha da costa. Para as coletas nas 3 regiões foram utilizados barcos com as mesmas características, tipo camaroeiro com redes tipo “double rig”. Durante os arrastos, a velocidade do barco foi mantida em 1.6 nós, sendo que, ao fim dos 30 minutos, uma distância de aproximadamente 0.5 milhas (1.5km) foi amostrada em cada estação amostral, a qual foi registrada segundo as coordenadas geográficas de latitude e longitude, com um GPS (Global Positioning System). No barco, os ermitões foram triados, ensacados, etiquetados e acondicionados em caixas térmicas contendo gelo e posteriormente fixados. No laboratório, os ermitões foram retirados manualmente de suas conchas, identificados por espécie (Melo, 1999). As conchas identificadas por espécie de gastrópode (Rios, 1994; Gofas, 2014) e a sua abundância foram analisadas.



**Figura 1-** Representação sem escala dos três locais de coleta. (1) Macaé (22° 37''S e 41° 78''W); (2) Ubatuba (23°55''S e 46°20''W) e (3) Cananéia (25°53''S e 47°36''W) (Fonte: adaptado de Stanski *et al.*, 2018).

### *Fatores ambientais*

As amostras de sedimento foram obtidas utilizando-se um pegador de Petersen, seguindo a metodologia de Hakanson & Janson (1983) e Tucker (1988) para a análise da concentração de matéria orgânica (MO) e granulometria do substrato. A concentração de matéria orgânica foi mensurada em porcentagem (10g de MO foram acondicionadas em cadinhos e submetidas a uma temperatura de 500 °C e então pesadas novamente, obtendo o teor de matéria orgânica por diferença de peso e convertido em porcentagem).

As frações granulométricas foram determinadas em: cascalho ( $\geq 2$  mm); areia muito grossa (1 [-- 2 mm); areia grossa (0.5 [-- 1 mm); areia média (0.25 [-- 0.5 mm); areia fina (0.125 [-- 0.25); areia muito fina (0.0625 [-- 0.125 mm) e silte+argila

(<0.0625 mm) (Suguio, 1973). A partir da porcentagem das frações granulométricas de cada estação amostral, foram calculadas as medidas de tendência central ( $\phi$ ), as quais determinam a fração granulométrica mais frequente no sedimento (Suguio, 1973), obtendo as seguintes classes: areia muito grossa (-1 [-- 0); areia grossa (0 [-- 1); areia média (1 [-- 2); areia fina (2 [-- 3); areia muito fina (3 [-- 4) e silte e argila ( $\geq 4$ ).

Durante as coletas foram retiradas também amostras de água de fundo, utilizando-se de uma garrafa de Van Dorn, com o intuito de obter os valores de salinidade (refrator óptico) e temperatura (termômetro digital) referentes a cada estação amostral.

### ***Forma e análise dos resultados***

As análises estatísticas foram efetuadas por meio do software Statistica (versão 10.0), o programa R (Development Core Team, 2009) e o programa estatístico PAST versão 2.14 (Hammer *et al.*, 2001). Todos os testes estatísticos foram avaliados em nível de 5% de significância.

Para comparar as regiões estudadas tanto em relação às espécies de ermitões como as conchas de espécies de gastrópodes que eles utilizaram foi realizado análise de diversidade Alfa usando o índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ), sendo expresso na fórmula:

$H' = - \sum p_i(\log p_i)$ , em que  $P_i$  é o valor importância e  $\log =$  base 2 (bits). A equitabilidade ( $J'$ ) foi calculada pela equação:  $J' = H'/\log 2s$  e a Dominância pelo índice de Berger-Parker (Pielou, 1975).

A diversidade Alfa permite comparar diferentes comunidades em termos de diversidade ou riqueza, mas não descrevem o quanto as comunidades são distintas (ou similares) em termos de composição de espécies. Para lidar com essa questão, utilizamos medidas de diversidade beta ( $\beta$ ). A diversidade  $\beta$ , ou diversidade diferencial, é uma medida de como a variedade de espécies difere entre comunidades. E para isto

utilizamos o índice de similaridade de Jacard:  $S_j = a/(a + b + c)$ , onde “a” é o número de espécies encontrados em ambos os locais, “a” e “b”; “b” é o número de espécies no local “c”, mas não em “a”; “c” é o número de espécies no local “a”, mas não em “b”, (Magurran, 2004; Nogueira *et al.* 2008).

A Análise de Redundância (RDA) foi utilizada a fim de verificar a relação entre a abundância das espécies e as características ambientais por região (Legendre & Legendre, 1998). Nesta análise os dados das variáveis ambientais e da abundância das espécies foram transformados em  $\log(1+x)$  para atender as premissas da análise (Zar, 1999).

Também foram realizadas análises de ordenação de escalonamento multidimensional não métrico (NMDS – *Non metric Multidimensional Scaling*) para avaliar a distribuição temporal das espécies, NMDS é construído tentando manter as similaridade (ou dissimilaridade) entre pares de objetos como distâncias entre pontos (Borg & Groenen, 2005). Ou seja, quanto mais próximos os pontos mais similares eles são, e produzem uma representação espacial dos mesmos (Härdle & Simar, 2007).

## RESULTADOS

Durante o período de amostragem foram coletados 332 indivíduos (3 espécies) em Macaé com destaque para *Loxopagurus loxochelis* espécie mais abundante, 674 indivíduos (8 espécies) em Ubatuba com *Dardanus insignis* a mais abundante, e 498 indivíduos em Cananéia distribuídos em 7 espécies tendo *Isocheles sawayai* a mais abundante (Tabela 1). Comparando as regiões pelo índice de similaridade de Jaccard ocorreu uma diferenciação entre Ubatuba e Cananéia de 6% sugerindo que as regiões apresentam alta similaridade, por outro lado tanto entre Ubatuba e Macaé (45%) como Cananéia e Macaé (40%) a porcentagem de diferenciação foi mais elevada, padrão similar ocorrido para as conchas de gastrópodes ocupadas (Tabela 2). Já em relação à

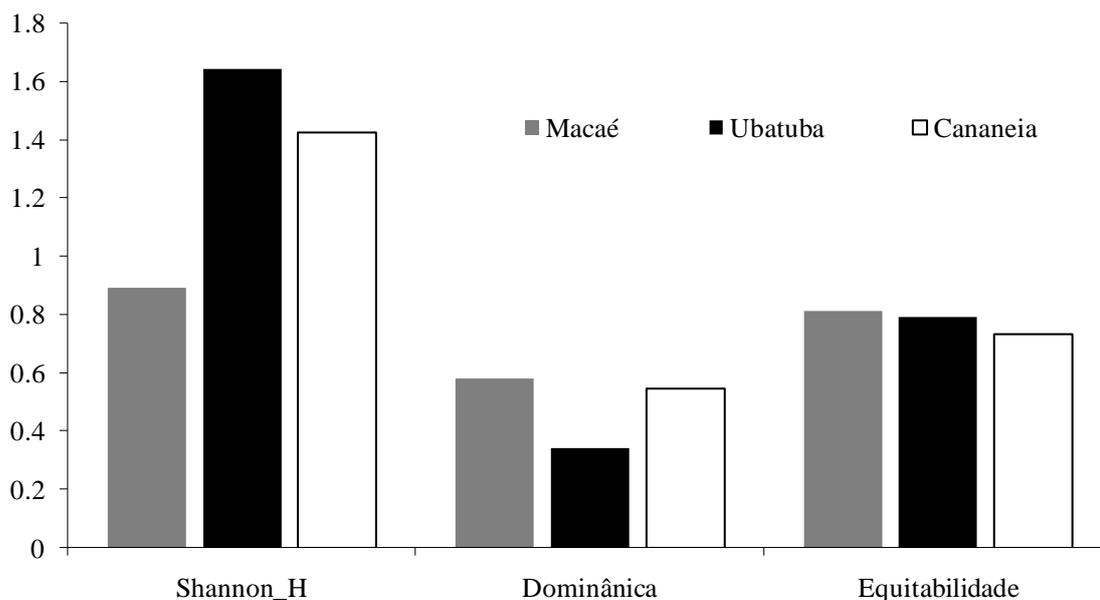
diversidade Alfa, Ubatuba foi à região mais diversa apresentando o maior índice de Shannon-Wiener ( $H'=1.6$ ). O contrário ocorreu em Macaé ( $H'=0.89$ ) local que apresentou a maior dominância ( $D=0.59$ ) e alta equitabilidade ( $E=0.81$ ) (Figura 2 e Tabela 3).

**Tabela 1-** Espécies coletadas nas regiões de Macaé (Mac), Ubatuba (Uba) e Cananéia (Can) no período de julho de 2013 a junho de 2014 ( $N^\circ$  = número de indivíduos).

Espécies	Mac ( $N^\circ$ )	Uba ( $N^\circ$ )	Can ( $N^\circ$ )
<i>Isocheles sawayai</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	0	49	<u>271</u>
<i>Loxopagurus loxochelis</i> (Moreira, 1901)	<u>193</u>	220	63
<i>Dardanus insignis</i> (de Saussure, 1858)	28	<u>230</u>	47
<i>Pagurus exilis</i> (Benedict, 1892)	111	68	33
<i>Pagurus leptonyx</i> Forest & de Saint Laurent, 1968	0	29	59
<i>Pagurus brevidactylus</i> (Stimpson, 1859)	0	10	5
<i>Petrochirus diogenes</i> (Linnaeus, 1758)	0	50	20
<i>Paguristes erythropros</i> Holthuis, 1959	0	18	0

**Tabela 2 -** Matriz de similiaridade (%) pelo índice de Jaccard de ermitões e espécies de conchas de gastrópodes nas regiões de Macaé, Ubatuba e Cananéia no período de julho de 2013 a junho de 2014.

Regiões	Ermitões			Conchas		
	Macaé	Ubatuba	Cananéia	Macaé	Ubatuba	Cananéia
Macaé	0	45.4	40	0	47.8	41.17
Ubatuba	45.4	0	6.66	47.8	0	29.6
Cananeia	40	6.66	0	41.1	29.6	0



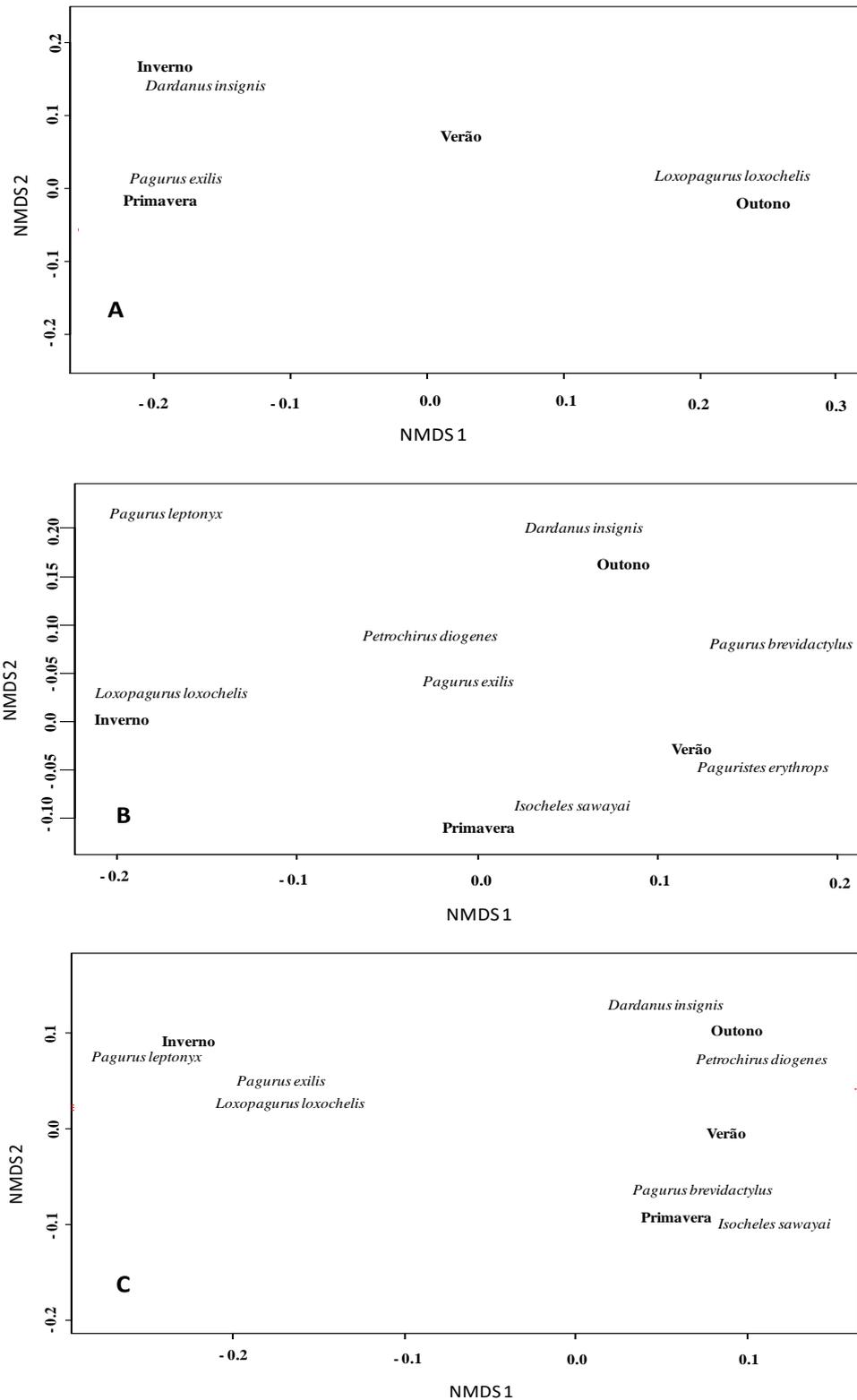
**Figura 2** - Índices de Shannon-Wiener, Dominância e Equitabilidade das 3 regiões analisadas (Macaé, Ubatuba e Cananeia) no período de julho de 2013 a junho de 2014.

**Tabela 3** - Riqueza, número de indivíduos, Shannon\_H', equitabilidade e dominância de Berger-Parker das espécies de ermitões encontradas nas 3 regiões analisadas (Macaé, Ubatuba e Cananeia) no período de julho de 2013 a junho de 2014.

Especie	Macaé	Ubatuba	Cananeia
Riqueza	3	8	7
Indivíduos	332	674	498
Shannon_H	0.89	1.64	1.42
Equitability_J	0.81	0.78	0.73
Berger-Parker	0.58	0.34	0.54

Temporalmente, através de uma análise de agrupamento (NmDs) com valor de Stress igual a 0 e nenhuma solução convergente após 20 tentativas, foi possível observar que ocorreu um padrão de distribuição nas espécies mais abundantes entre Ubatuba e Cananeia, mas diferiu em Macaé, *L.loxochelis* esteve presente em sua maioria em Ubatuba e Cananeia no inverno e no outono em Macaé, tendo sua maioria em temperaturas abaixo de 22° C; *D.insignis* presente no outono em Ubatuba e Cananeia e no inverno em Macaé, com uma maior plasticidade em relação à temperatura (18 – 26 °

C); *I. sawayai* apresentou suas maiores abundâncias na primavera, tanto em Cananéia como Ubatuba (ausente em Macaé) em temperaturas acima de 23 °C (Figura 3, Tabelas 4, 5 e 6).



**Figura 3** - Escalonamento multidimensional não-métrico (NmDs). Variação temporal das espécies em Macaé (A); Ubatuba (B) Cananéia (C) no período de julho de 2013 a junho de 2014.

**Tabela 4** - Porcentagem das espécies mais abundantes da região de Macaé - RJ em relação à temperatura da água de jul/2013 a jun/2014 (N° de indivíduos).

Temp. °C	<i>D. insignis</i> (28)	<i>L. loxochelis</i> (193)	<i>P. exilis</i> (111)
18	7	4	9
19	0	4	5
20	11	12	0
21	<b><u>75</u></b>	27	85
22	7	<b><u>44</u></b>	1
23	0	9	0

**Tabela 5** - Porcentagem das espécies mais abundantes da região de Ubatuba - SP em relação à temperatura da água de jul/2013 a jun/2014 (N° de indivíduos).

Temp. °C	<i>D. insignis</i> (230)	<i>I. sawayai</i> (49)	<i>L. loxochelis</i> (220)	<i>P. exilis</i> (68)
17	0	0	1	1
18	6	8	0	10
19	18	2	<b><u>50</u></b>	12
20	<b><u>24</u></b>	10	15	37
21	5	6	14	3
22	18	0	2	24
23	16	<b><u>71</u></b>	16	1
24	4	0	0	0
25	8	0	2	9
26	0	0	0	0
27	2	2	0	1

**Tabela 6** - Porcentagem das espécies mais abundantes da região de Cananéia - SP em relação à temperatura da água de jul/2013 a jun/2014 (N° de indivíduos).

Temp. °C	<i>D. insignis</i> (47)	<i>I. sawayai</i> (271)	<i>L. loxochelis</i> (63)	<i>P. exilis</i> (33)
17	19	0	<b><u>55</u></b>	60
18	4	2	6	0
19	1	0	5	2
22	<b><u>31</u></b>	0	24	14
24	26	<b><u>59</u></b>	2	12
25	0	17	0	3
26	15	0	2	0
27	2	4	5	3
28	0	0	0	3
29	2	17	2	3

Em relação às conchas ocupadas (Tabela 7), ocorreram conchas de 13 espécies de gastrópodes em Macaé, sendo a espécie de gastrópode mais ocupada *Buccinanops cochlidium* com 56% de ocupação, em Ubatuba ocorreram conchas de 33 espécies com destaque para *Olivancillaria urceus* com 30% de ocupação e Cananéia onde foram encontradas conchas de 21 espécies, destacando-se *Stramonita haemastoma* com 48% de ocupação.

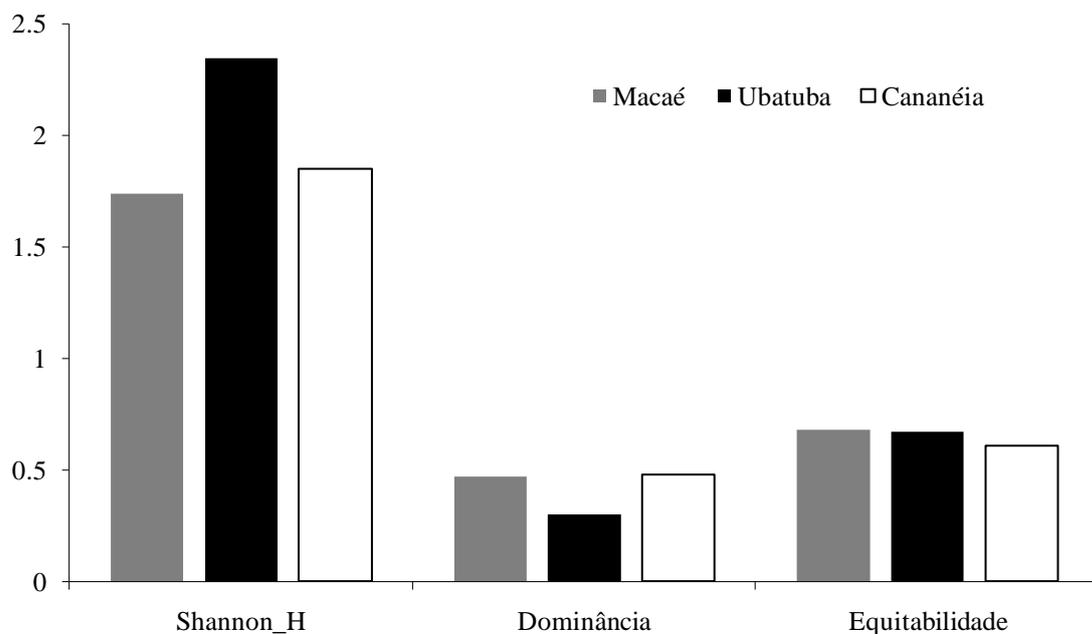
**Tabela 7** - Conchas de espécies de gastrópodes ocupadas pelos ermitões durante o período de jul/2013 a jun/2014 na região de Macaé – RJ, Ubatuba –SP e Cananéia- SP.

<b>Conchas de espécies de gastrópodes</b>	<b>Macaé (N°)</b>	<b>Ubatuba (N°)</b>	<b>Cananéia (N°)</b>
<i>Buccinanops cochlidium</i> (Dillwyn, 1817)	156	127	34
<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)	48	202	77
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	39	25	239
<i>Anachis lyrata</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	4	0	0
<i>Astraliium latispina</i> (Philippi, 1844)	0	2	0
<i>Adelomelon beckii</i> (Broderip, 1836)	0	6	0
<i>Buccinanops duartei</i> Klappenbach, 1961	0	3	0
<i>Buccinanops monilifer</i> (Kiener, 1834)	40	5	36
<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792	9	5	0
<i>Calliostoma adpersum</i> (Philippi, 1851)	0	1	1
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	8	2	8
<i>Fusinus brasiliensis</i> (Grabau, 1904)	0	10	1
<i>Fusinus frenguelli</i> (Carcelles, 1953)	0	7	0
<i>Fusinus verrucosus</i> (Gmelin, 1791)	0	3	0
<i>Impages cinerea</i> (Born, 1778)	0	1	37
<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)	0	2	0
<i>Lithopoma brevispina</i> (Lamarck, 1822)	0	2	0
<i>Littoraria flava</i> (King, 1832)	0	1	0
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlins, 1793)	0	8	16
<i>Olivancillaria vesica</i> (Gmelin, 1791)	7	16	2
<i>Parvanachis obesa</i> (C. B. Adams, 1845)	5	2	5
<i>Pisania pusio</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	5
<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	6	4	5
<i>Polinices lacteus</i> (Guilding, 1834)	0	14	0
<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)	4	1	13
<i>Siratus senegalensis</i> (Gmelin, 1791)	0	26	0
<i>Siratus tenuivaricosus</i> (Dautzenberg, 1927)	0	7	2
<i>Strombus pugilis</i> Linnaeus, 1758	0	90	1
<i>Tonna galea</i> (Linnaeus, 1758)	0	22	0
<i>Tritia alba</i> (Say, 1826)	0	65	0
<i>Turbonilla brasiliensis</i> Clessin, 1902	0	1	9
<i>Urosalpinx haneti</i> (Petit de la Saussaye, 1856)	3	4	3
<i>Zidona dufresnei</i> (Donovan, 1823)	0	2	1
<i>Phrontis vibex</i> (Say, 1822)	0	7	1
<i>Nassarius vibex</i> (Say, 1822)	3	0	0
<i>Stigmaulax cayennensis</i> (Récluz, 1850)	0	0	2

O mesmo padrão encontrado para os ermitões ocorreu para as conchas ocupadas, com Ubatuba, região com maior diversidade e riqueza de conchas e Macaé com menor diversidade (Tabela 8, Figura 4).

**Tabela 8** - Riqueza, número de indivíduos, Shannon\_H', equitabilidade e dominância de Berger-Parker das conchas de gastrópodes ocupadas pelos ermitões nas 3 regiões analisadas (Ubatuba, Cananéia e Macaé) no período de julho de 2013 a junho de 2014.

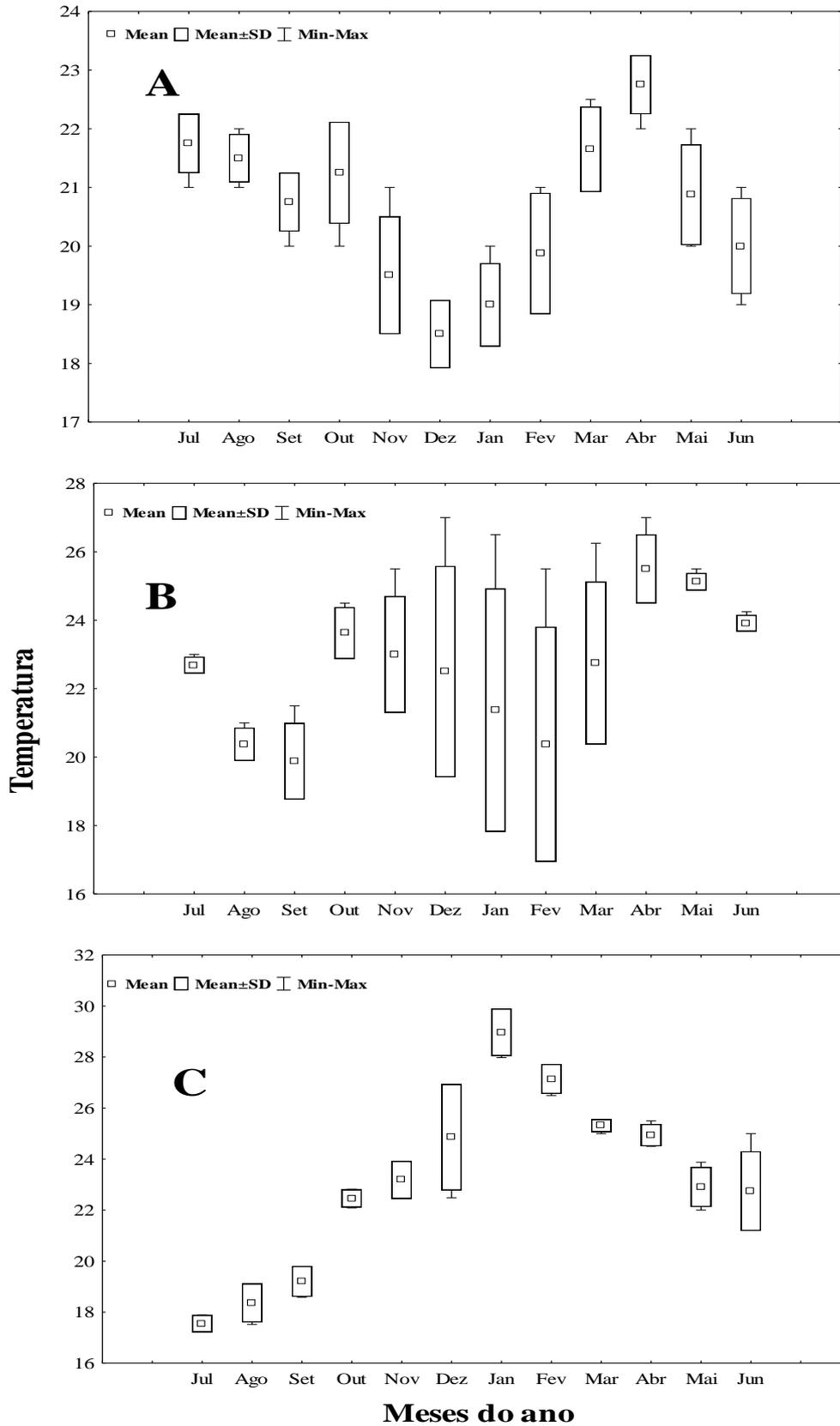
Índices	Macaé	Ubatuba	Cananéia
Riqueza	13	33	21
Indivíduos	332	674	498
Shannon_H'	1.737	2.342	1.85
Equitability_J	0.6773	0.6697	0.6077
Berger-Parker	0.4699	0.2997	0.4799



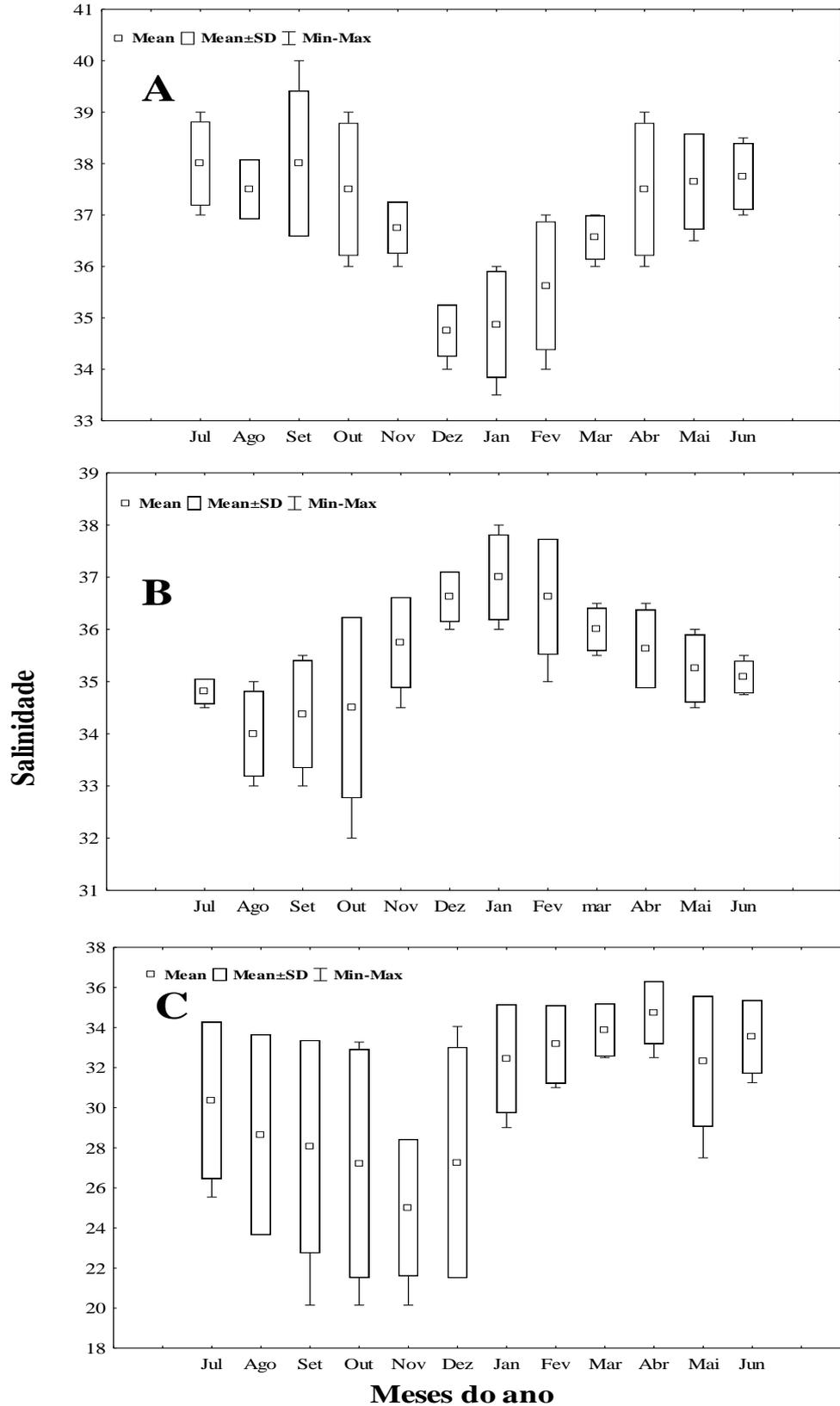
**Figura 4** - Índices de Shannon-Wiener, Dominância e Equitabilidade das conchas de gastrópodes ocupadas pelos ermitões nas 3 regiões analisadas (Macaé, Ubatuba e Cananéia) no período de julho de 2013 a junho de 2014.

***Fatores ambientais***

A menor variação de temperatura ao longo do ano ocorreu em Macaé, de 18° C a 23° C, com os menores valores encontrados no final da primavera (dezembro) e início de verão; Ubatuba variou de 18 a 27 C°, com os menores valores em janeiro e fevereiro; e Cananéia de 17 a 30 C°, com os menores valores nos meses de inverno e maiores no verão (Figura 5). Já a salinidade em Macaé variou de 33 no verão até 40 no inverno; Ubatuba variou de 32 na primavera até 38 no verão; e Cananéia teve os menores valores de salinidade, chegando a 20 na primavera e alcançando 35 no outono (Figura 6).



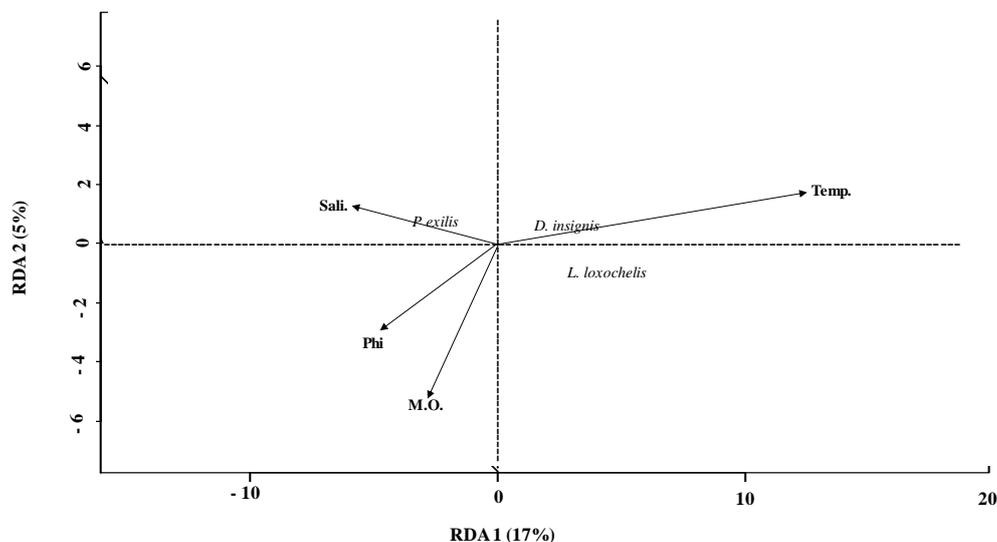
**Figura 5** - Variação da temperatura durante o período de jul/13 a jun/14 em Macaé - RJ (A), Ubatuba - SP (B) e Cananéia - SP (C).



**Figura 6** - Variação da salinidade durante o período de jul/13 a jun/14 em Macaé - RJ (A), Ubatuba - SP (B) e Cananéia - SP (C).

### Fatores ambientais vs abundância dos animais

Na análise de Redundância (RDA) em Macaé, com uma explicação de 22% na variação dos dados nos dois eixos, *L.loxochelis*, espécie mais abundante apresentou uma relação positiva com a temperatura a qual não passou de 23°C (Figura 7, Tabela 9). Em Ubatuba, a temperatura e a salinidade foram os fatores mais importantes na presença das espécies mais abundantes com os eixos explicando 25% da variação dos dados, *I. sawaya* evidenciou uma relação positiva com a temperatura e salinidade, o contrário ocorreu com *L. loxochelis* (RDA,  $p < 0.05$ ) (Figura 8, Tabela 10). Um padrão semelhante foi encontrado em Cananéia, com os eixos explicando 23% de variação dos dados, a temperatura também foi o fator mais importante, *I. sawaya* apresentou relação positiva com a temperatura o contrário ocorreu com *L.loxochelis* (Figura 9, Tabela 11).

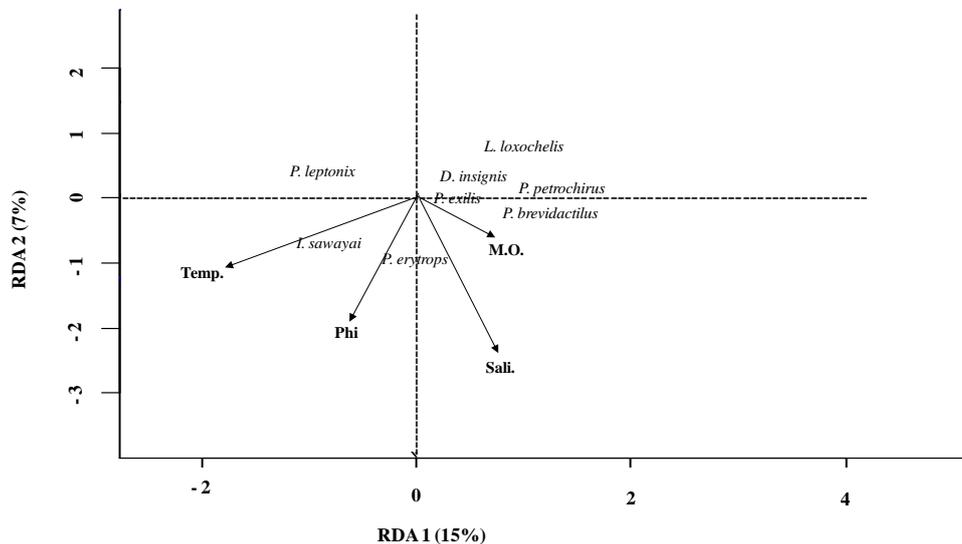


**Figura 7** - Macaé – RJ. Biplot dos eixos da Análise de Redundância (RDA). Variação espacial das observações referentes aos dados das espécies e as variáveis ambientais durante o período de jul/13 a jun/14. As setas indicam a força das relações entre os eixos e os fatores ambientais (Sali.: Salinidade, Phi: textura do sedimento, Temp.: Temperatura, M.O.: Matéria orgânica).

**Tabela 9** - Macaé – RJ. Resumo dos resultados da análise de Redundância (RDA) dos ermitões e das variáveis ambientais coletadas, durante o período de jul/2013 a jun/2014.

Variáveis ambientais	RDA1	RDA2	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
Temperatura	0.99960	0.02817	0.1224	0.0487 *
Salinidade	-0.99810	0.06163	0.0487	0.3243
Phi	-0.98633	-0.16479	0.0448	0.3583
Matéria orgânica	-0.93319	-0.35937	0.0722	0.1856

(Phi: textura do sedimento). Significância foi inferida usando alfa ( $p < 0.05$ ): 0 \*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \*\* 0.05 \* 0.1 ' ' 1. Valor de p baseado em 9999 permutações.

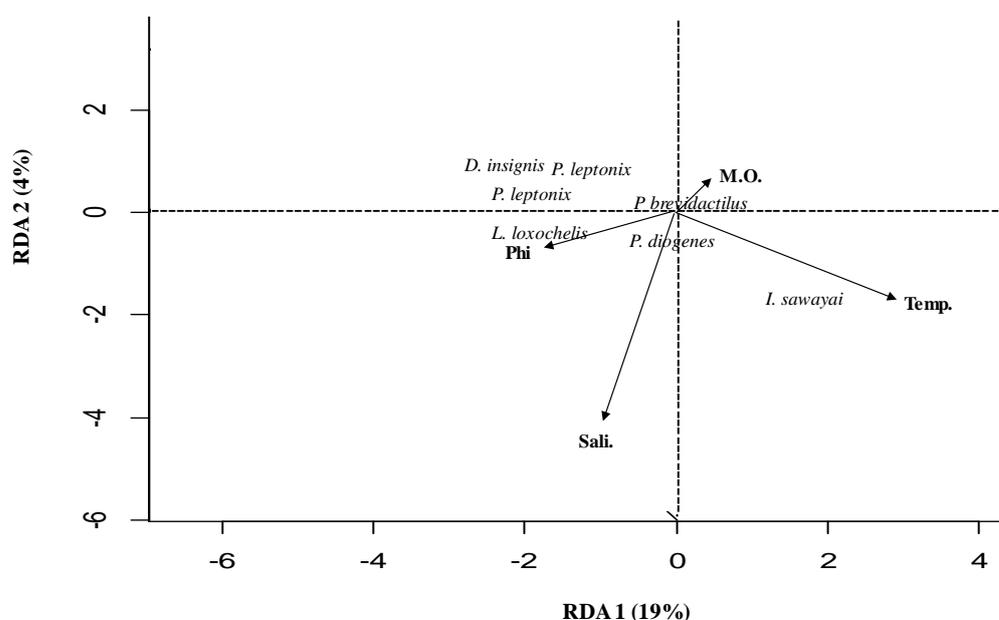


**Figura 8** - Ubatuba – SP. Biplot dos eixos da Análise de Redundância (RDA). Variação espacial das observações referentes aos dados das espécies e as variáveis ambientais durante o período de jul/13 a jun/14. As setas indicam a força das relações entre os eixos e os fatores ambientais (Sali.: Salinidade, Phi: textura do sedimento, Temp.: Temperatura, M.O.: Matéria orgânica).

**Tabela 10** - Ubatuba – SP. Resumo dos resultados da análise de Redundância (RDA) dos ermitões e das variáveis ambientais coletadas, durante o período de jul/2013 a jun/2014.

Variáveis ambientais	RDA1	RDA2	r2	Pr(>r)
Temperatura	-0.97988	-0.1996	0.1626	0.0222 *
Salinidade	0.52198	-0.85296	0.2475	0.0039 **
Matéria orgânica	0.88161	-0.47197	0.1043	0.91908
Phi	-0.46742	-0.88404	0.536	0.326673

(Phi: textura do sedimento). Significância foi inferida usando alfa ( $p < 0.05$ ): 0 \*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \*\* 0.05 ‘ ’ 0.1 ‘ ’ 1. Valor de p baseado em 9999 permutações.



**Figura 9** - Cananéia – SP. Biplot dos eixos da Análise de Redundância (RDA). Variação espacial das observações referentes aos dados das espécies e as variáveis ambientais durante o período de jul/13 a jun/14. As setas indicam a força das relações entre os eixos e os fatores ambientais (Sali.: Salinidade, Phi: textura do sedimento, Temp.: Temperatura, M.O.: Matéria orgânica).

**Tabela 11** - Cananéia- SP. Resumo dos resultados da análise de Redundância (RDA) dos ermitões e das variáveis ambientais coletadas, durante o período de jul/2013 a jun/2014.

Variáveis ambientais	RDA1	RDA2	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
Salinidade	-0.23482	-0.97204	0.0719	0.2031
Temperatura	0.95304	-0.30285	0.3031	0.0005 ***
PHI	-0.99780	0.06633	0.0644	0.2536
Matéria orgânica	0.98030	-0.19753	0.0024	0.9457

(Phi: textura do sedimento). Significância foi inferida usando alfa ( $p < 0.05$ ): 0 \*\*\*\* 0.001 \*\*\* 0.01 \*\* 0.05 \* 0.1 ' ' 1. Valor de p baseado em 9999 permutações.

## DISCUSSÃO

A costa sudeste do Brasil constitui uma área de particular interesse biogeográfico por ser considerada uma área de transição entre a fauna tropical e a fauna temperada (Lana, 1987). Nessa região se destaca Ubatuba que apresentou no presente estudo os maiores índices de diversidade, tanto de ermitões ( $H' = 1.6$ ) como de conchas de gastrópodes ( $H' = 2.4$ ) e menor dominância (Berger-Parker = 0.3). Furlan *et al.* (2013) também encontraram alta riqueza de crustáceos decápodes nessa região, até os 50 metros de profundidade, totalizando 41 espécies, sendo 8 espécies de ermitões.

As características físicas de Ubatuba com uma costa bastante recortada, devido à proximidade com a Serra do Mar, e a presença de inúmeras enseadas e praias de pequenas dimensões e com várias ilhas próximas, ilhotes e lajes (Muehe, 2006; Poletto & Batista, 2008), favorecem a formação de micro habitats, consequentemente possibilita a coexistência de uma maior diversidade de espécies (Mantelatto and Souza-Carey, 1998). Ambientes complexos estruturalmente (com micro-habitats) abrigam comunidades mais complexas sustentando maior riqueza em espécies com diferentes nichos permitindo a coexistência de competidores (Turra & Denadai, 2006; Giacomini, 2007). Além disso, em regiões tropicais tendem a ter maior variabilidade de itens

alimentares, condição que favorece o aumento de diversificação de espécies (Poore *et al.*, 2017)

Outro fator a ser considerado é a influência de massas de água atuante na região com características químicas e físicas distintas, como a Água Central do Atlântico Sul (ACAS), classificada como a principal fonte transportadora de nutrientes nas regiões onde atua, tendo uma razão de N:P (nitrogênio e fósforo) aproximada de 16:1 favorecendo a produtividade primária e conseqüentemente toda o biota local (Odebrecht & Castello, 2001). Muitas espécies com desenvolvimento larval coincidem sua reprodução aos períodos da chegada da ACAS que posteriormente resultam em alta oferta de alimento para seus estágios larvais, como os crustáceos decápodes (Castilho *et al.*, 2007).

Segundo Castro-Filho *et al.* (1994), os padrões hidrodinâmicos da plataforma ao largo de Ubatuba são regradados por fenômenos sazonais, principalmente relacionados a massas de águas e penetrações de frentes frias. Em nosso estudo é possível sugerir a presença da ACAS no final da primavera e início do verão, pois a temperatura apresentou os menores valores coletados nesse período, diferindo do padrão registrado em Cananéia.

Ademais, por Ubatuba estar em uma região de transição faunística, torna-se um fator importante para a expressiva riqueza encontrada na região, pois há um fluxo constante de animais, como também, a grande quantidade de enseadas e ilhas que promovem a formação de ambientes propícios para seu desenvolvimento (Braga *et al.*, 2005).

No caso particular de ermitões, essa grande quantidade de habitats também favorece outro táxon, os gastrópodes, que ao morrerem disponibilizam suas conchas

vazias no ambiente, estrutura imprescindível para a sobrevivência do ermitão (Sastry, 1983; Stanski *et al.*, 2016a).

Tal estrutura pode ser uns dos fatores responsáveis pelas diferenças encontradas na diversidade de espécies de ermitões entre as regiões, principalmente entre Ubatuba e Macaé, regiões que apresentaram a maior diferenciação de espécies tanto de ermitões como de conchas ocupadas (Jaccard = 45% e 47.8% respectivamente), pois quanto menos espécies as diferentes comunidades compartilham, mais alta é a diversidade  $\beta$  (Magurran, 2004).

Além da diversidade de conchas, a variação da temperatura da água também foi diferente entre as regiões, tendo em Macaé a presença de águas frias em boa parte do ano (máximo de 23 °C), diferente de Ubatuba que chegou a alcançar 30 °C.

A RDA evidenciou que a temperatura da água foi o fator ambiental que mais influenciou na distribuição das espécies, no caso de *L.loxochelis* as diferenças temporais de distribuição encontradas entre Macaé em relação às outras duas regiões estudadas está diretamente relacionado ao ótimo preferencial da espécie, ou seja, condição que as atividades fisiológicas são realizadas com mais eficiência, pois *L. loxochelis* ocorre em águas com temperaturas mais baixas com distribuição geográfica até a Argentina (38°S) onde a espécie tem significativa abundância (Mantelatto *et al.*, 2004; Ayres-Peres & Mantelatto, 2008).

Bertini *et al.* (2004b) e Mantelatto *et al.* (2004) encontraram *L. loxochelis* em temperaturas de 16-22°C e 17-23°C, respectivamente. Resultados que corroboram o encontrado no nosso estudo, pois as maiores abundâncias encontradas em Cananéia e Ubatuba foram a temperaturas de 17-19 °C e Macaé nas temperaturas de 20-23°C.

Por outro lado, *D.insignis* é uma espécie generalista e mais tolerante em relação à variação dos fatores ambientais como visto em estudos de Hebling *et al.* (1994),

Negreiros-Fransozo *et al.* (1997), Fransozo *et al.* (1998) que estudaram a espécie na Ilha de Anchieta, Baía de Fortaleza e Baía de Ubatuba, respectivamente. Podendo a espécie apresentar migrações sazonais de águas rasas para profundas quando as condições ambientais não estão favoráveis (Branco *et al.*, 2002).

Essa plasticidade em relação à temperatura foi encontrada no nosso estudo, pois 40% dos animais encontrados em Cananéia estavam em águas com temperatura de 24-26 °C diferente de Ubatuba que 80% estavam entre 19-23 °C e Macaé 86 % 20-21 °C.

Já o menor índice de diversidade de ermitões encontrado em Cananéia ( $H' = 1.4$ ) em relação à Ubatuba é reflexo da expressiva abundância e dominância de *I. sawayai* na primavera, quando a temperatura da água estava entre 24-29 °C e foram encontrados 97% dos indivíduos nesse período. Essa condição ambiental é um fator fundamental para a distribuição da espécie (Fantucci *et al.*, 2009; Stanski & Castilho, 2016), o que pode explicar a ausência de *I. sawayai* em Macaé, pois naquela região a temperatura não passou dos 23 °C.

*Isocheles sawayai* é uma espécie filtradora que tem seu melhor ajuste em águas com temperaturas elevadas e baixa salinidade (Fantucci *et al.*, 2009; Stanski & Castilho, 2016). Portanto, na primavera a região de Cananéia apresentou um ambiente propício para o desenvolvimento da espécie devido à dinâmica das massas de água atuante na região, composta por um complexo sistema de canais entre quatro grandes ilhas: Ilha do Cardoso, Ilha de Cananéia, Ilha Comprida e Ilha de Iguape, originada com a abertura do canal do Valo Grande (Bérgamo, 2000; Garcia *et al.*, 2018).

Assim, as frentes frias que passam principalmente na primavera e início do verão em Cananéia influenciam diretamente o regime pluvial da área, a menor salinidade encontrada na primavera é o reflexo desse aporte de água doce, e conseqüentemente aumenta o aporte de sedimentos continentais nas enseadas. Isto se dá devido ao

aumento do volume de águas nos rios e, eventualmente maior transporte de matéria orgânica para o oceano (Bérgamo, 2000; Barioto *et al.* 2017). Em meses com elevados índices de chuvas, o aporte de água doce, proveniente do Rio Ribeira do Iguape, através do canal do Valo Grande, sobrepõe-se ao efeito da maré (Bernardes, 2001).

De um modo geral esperava-se nas amostragens que com aumento da latitude ocorreria diminuição da riqueza de espécies encontradas (Boschi, 2000), pois geralmente os valores de riqueza são o reflexo da sazonalidade climática, que é um dos principais determinantes. Esse padrão esperado foi observado em relação à Ubatuba e Cananéia, i.e., menor riqueza em Cananéia, corroborado por Stanski *et al.* (2016b) que encontrou 5 espécies de ermitões em Santa Catarina, sul do Brasil. No entanto, Macaé, região muito próxima geograficamente de Ubatuba, foi a qual apresentou os menores valores de riqueza e diversidade de espécies tanto de ermitões como de conchas de gastrópodes com também os maiores índices de dominância em relação aos outros locais estudados (Ubatuba e Cananéia).

Propomos que essa menor riqueza se deva as baixas temperaturas encontradas na maior parte do ano na região, pois como observado à temperatura em Macaé não passou dos 23 °C, condição que é o resultado do fenômeno de afloramentos das águas profundas denominado como Ressurgência (Moreira da Silva, 1977; Gonzales-Rodriguez *et al.*, 1992; Sancinetti *et al.*, 2015). Tal fenômeno favorece a aproximação e afloramento da ACAS com muito mais intensidade em relação à Ubatuba, sob a influência dessa massa de água fria e rica em nutrientes em boa parte do ano, a temperatura permanece abaixo de 20 °C durante a maioria dos meses. Características semelhantes aos locais que apresentam condições oceanográficas temperadas frias (Moreira da Silva, 1977; Gonzales-Rodriguez *et al.*, 1992; Sancinetti *et al.*, 2015).

Por outro lado, espécies poucos tolerantes a variações ambientais acabam tendo que migrar, pois o stress fisiológico é o maior agravante para a distribuição de uma espécie, maior até que a competição (Nobbs & Blamiresum, 2017). Exemplo ocorrido com *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) estudado por Silva *et al.* (2016) em Macaé - RJ, de acordo com os autores, nos meses em que a ACAS atuou com mais intensidade tendo o ambiente temperaturas baixas, principalmente primavera e verão, a abundância de *X. kroyeri* diminuiu consideravelmente, voltando a aumentar no inverno quando a temperatura da água se elevou. O contrário ocorreu com *Nematopalaemon schmitti* (Holthuis, 1950) também em Macaé estudado por Herrera *et al.* (2017), pois 93% dos indivíduos da espécie foram coletados em temperaturas entre 19 e 21 °C e *Acetes americanus* Ortmann, 1893, que teve as maiores abundâncias (57%) em temperaturas em torno de 20 °C (Santos *et al.*, 2015).

Assim, espécies tolerantes a variação do ambiente, aliada a alta disponibilidade de nutrientes existente em locais de resurgência (Sancinetti *et al.*, 2015) acabam tendo altas taxas de crescimento populacional, resultando em domínio das mais produtivas e, possivelmente, uma exclusão competitiva das outras espécies (Begon *et al.*, 2006). Fato ocorrido nos resultados de nosso estudo, Macaé foi à região com maior índice de dominância, tendo a espécie *L. loxochelis* a mais abundante. Condição semelhante encontrada por Pantaleão *et al.* (2016), que analisou os camarões peneídeos de Ubatuba e Macaé e encontrou a presença, em grande abundância, de espécies subantárticas em Macaé como *Artemesia longinaris* (Bate, 1888) e *Pleoticus muelleri* Bate, 1888, possivelmente beneficiadas pelas grande disponibilidade de alimento proporcionada pela ressurgência e temperaturas semelhantes ao ponto de origem das espécies, que é a região temperada fria (Boschi, 1969, 1986).

Portanto, os resultados apresentados indicam que neste estudo tanto a riqueza como a diversidade distinta de ermitões encontrados entre as regiões estudadas são consequências da variação das condições locais regionais, tendo em *D.insignis* a espécie que tolerou mais a variação dos fatores ambientais, principalmente temperatura da água.

## REFERÊNCIAS

- Ab'saber, A.N. 1955. Contribuição à geomorfologia do litoral paulista. Revista Brasileira de Geografia, São Paulo, 1:1-37.
- Araújo, M.L.C.; Tenório, D.O.; Castiglioni, D.S. 2014. Diversidade e distribuição dos Crustacea Brachyura dos manguezais dos rios Ariquindá e Mamucabas, litoral sul de Pernambuco, Brasil. Revista de Gestão Costeira Integrada / Journal of Integrated Coastal Zone Management, 14(3): 483-499.
- Ayres-Peres, L.; Mantelatto, F.L. 2008. Análise comparativa da estrutura populacional do ermitão endêmico do Atlântico Ocidental *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Anomura) em duas regiões do Estado de São Paulo, Brasil. Iheringia, Série Zoologia, 98(1): 28-35.
- Ayres-peres, L.; Mantelatto, F. L. 2010. Epibiont occurrence on gastropod shells used by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura: Diogenidae) on the northern coast of São Paulo, Brazil. Zoologia, 27(2): 222-227.
- Barioto, J.G.; Stanski, G.; Grabowski, Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2017. Ecological distribution of *Penaeus schmitti* (Dendrobranchiata: Penaeidae) juveniles and adults on the southern coast of São Paulo state, Brazil. Marine Biology Research, 13(6): 693-703.
- Bernardes, M.E.C. 2001. Circulação estacionária e estratificação de sal em canais estuarinos parcialmente misturados: simulação com modelos analíticos. Dissertação (Mestrado em Oceanografia Física). Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Bérgamo, A.L. 2000. Características da hidrografia, circulação e transporte de sal: Barra de Cananéia, Sul do Mar de Cananéia e Baía do Trapandé. Dissertação (Mestrado em Oceanografia). Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Blakwell Publishing, Oxford.
- Bertini, G.; Fransozo, A.; Melo, G.A.S. 2004b. Biodiversity of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda) from non-consolidated sublittoral bottom on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2185-2207.
- Bertini, G.; Fransozo, A.; Braga, A.A. 2004b. Ecological distribution and reproductive period of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Natural History*, 38(18): 2331-2344.
- Borg, I.; Groenen, P.J. 2005. Modern Multidimensional Scaling: Theory and Applications. New York: Springer.
- Boschi, E. E. 1969. Estudio biológico pesquero Del camarón *Artemesia longinaris* Bate de Mar del Plata. *Boletim Del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero Mar del Plata* 18: 1-47.
- Boschi, E. E. 1986. La pesquería Del langostino del litoral patagónico. *Revista Redes*, 20: 1-8.
- Boschi, E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 13:7-136.
- Braga, A.A.; Fransozo, A.; Bertini, G. & Fumis, P.B. 2005. Composition and abundance of the crabs (Decapoda, Brachyura) off Ubatuba and Caraguatatuba, northern coast of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 5 (2).
- Branco, J.O.; Turra, A.; Souto, F.X. 2002. Population biology and growth of the hermit crab *Dardanus insignis* at Armação do Itapocoroy, southern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82: 597-603.
- Bruno, J.F.; Bertness, D.M. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Bertness, M. D.; Gaines, S. D. & Hay, M. E. (Eds.) *Marine community ecology*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, p. 201-221.
- Castilho, A.L.; Costa, R.C.; Fransozo, A.; Boschi, E.E. 2007. Reproductive pattern of the South American endemic shrimp *Artemesia longinaris* (Decapoda, Penaeidae), off the coast of São Paulo state. *Revista de Biología Tropical*, 55: 39-48.

- Castro Filho, B.M.; Campos, E.J.D.; Mascarenhas JR., A.S.; Ikeda, Y.; Lorenzetti, J.A.; Garcia, C.A.E.; Möller JR., O.O. 1994. Diagnóstico ambiental oceânico e costeiro das regiões Sul e Sudeste do Brasil. São Paulo: Fundespa, 3: 04-214.
- Haedrich, R.L.; Rowe, G.T.; Polloni, P.T. 1975. Zonation and faunal composition of ipibenthic populations on the continental slope south of New England. *Journal of Marine Research*, 33:191-212.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
- Hardle, W.; Simar, L. 2007. *Applied Multivariate Statistical Analysis*, 2ª Ed. Berlin: Springer.
- Hakanson, L.; Jansson, M. 1983. *Principles of lake sedimentology*. Berlin: New York: Springer-Verlag. 315 p.
- Hazlett, B.A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 119-128.
- Hebling, N.J.; Mantelatto, F.L.M.; Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A. 1994. Levantamento e distribuição de braquiúros e anomuros (Crustacea: Decapoda) dos sedimentos sublitorais da região da Ilha Anchieta, Ubatuba (SP). *Boletim do Instituto de Pesca*, 21(único): 1-9.
- Herrera, D.R.; Pescinelli, R.A.; Costa, R.C. 2017. Ecological distribution of *Nematopalaemon schmitti* and *Exhippolysmata oplophoroides* (Crustacea: Caridea) near an upwelling area off southeastern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45: 149-158.
- Gad, T.; Ismail, E.K. 2010. Distribution and shell selection by two hermit crabs in different habitats on Egyptian Red Sea Coast. *Acta Oecologica*, 36: 314-324.
- Garcia, J.R.; Lopes, A.E.B.; Silvestre, A.K.C; Grabowski, R.C.; Barioto, J.G.; Costa, R.C. Castilho, A.L. 2018. Environmental characterization of the Cananéia coastal area and its associated estuarine system (São Paulo state, Brazil): Considerations for three Penaeoidean shrimp species. *Regional Studies in Marine Science*, 19: 9-16.
- Giacomini, H.C. 2007. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11 (4): 521-543.
- Gofas, S. 2014. Gastropoda. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101> on 2015-03-02.

- Gonzales-Rodriguez, E.; Valentin, J.L.; Andre, D.L.; Jacob, S.A. 1992. Upwelling and pownwelling at Cabo Frio (Brazil): comparision of biomass and primary production responses. *Journal of Plancton Research*, 14(2): 289-306.
- Gherardi, F. 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143: 221-238.
- Fantucci, M.Z.; Biagi, R.; Meireles, A.L.; Mantelatto, F.L. 2009. Influence of biological and environmental factors on the spatial and temporal distribution of the hermit crab *Isocheles sawayai* Forest & Saint-Laurent, 1968 (Anomura, Diogenidae). *Nauplius*, 17: 37-47.
- Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Bertini, G.; Fernandes-Gões, L.C.; Martinelli, J.M. 1998. Distribution and assemblages of anomuran crustaceans in Ubatuba Bay, north coast of São Paulo State, Brazil. *Acta Biologica Venezuelica*, 18(4):17-25.
- Furlan, M.; Castilho, A.L.; Fernandes-Góes, L.C.; Fransozo, V.; Bertini, G.; Costa, R.C. 2013. Effect of Environmental Factors on the Abundance of Decapods Crustaceans from Soft Bottoms off Southeastern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 85: 1345-1356.
- La Barbera, M.; Merz, R.A. 1992. Postmortem changes in strength of gastropod shells: evolutionary implications for hermit crabs, snails, and their mutual predators. *Paleobiology*, 18: 367-377.
- Lana, P.C. 1987. Padrões de distribuição geográfica dos poliquetas errantes (Annelida : Polychaeta) do Estado do Paraná. *Ciência e Cultura*, 39(11): 1060-1063.
- Lenihan, H. S.; Micheli, F. 2001. Soft-sediment communities. In: Bertness, M. D.; Gaines, S. D. & Hay, M. E. (Orgs.). *Marine community ecology*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, p. 253-287.
- Legendre, P; Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2a ed. Amsterdam: Elsevier Science, 853p.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, Blackwell Science, 256p.
- Mantelatto, F.L.M.; Souza-Carey, M.M. 1998. Brachyura (Crustacea, Decapoda) associated to *Schizoporella unicornis* (Bryozoa, Gymnolaemata) in Ubatuba Bay (SP), Brazil. *Braz. Arch. Biol. Techn.* 41(2):212-217.

- Mantelatto, F.L.; Martinelli, J.M.; Fransozo, A. 2004. Temporal-spatial distribution of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Anomura, Diogenidae) from Ubatuba Bay, São Paulo State, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 52 (1): 47-55.
- Melo, G.A.S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo, Editora Plêiade; p. 551.
- Moreira da Silva, A.D.C. 1977. Upwelling and its biological effects in Southern Brazil. *Publicações do Instituto de Pesquisa Marinha, Rio de Janeiro*, 112: 1-6.
- Morgado, E.H.; Amaral, A.C.Z. 1989. Anelídeos poliquetos da região de Ubatuba (SP) – padrões de distribuição geográfica. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6: 535-568.
- McLaughlin, P.A. 1983. Hermit crabs – Are they really polyphyletic? *Journal of Crustacean Biology*, 3(4): 608-621.
- McLaughlin, P.A.; Lemaitre, R.; Sorhannus, U. 2007. Hermit crab phylogeny: A reappraisal and its “fall-out”. *Journal of Crustacean Biology*, 27(1): 97-115.
- McLaughlin, P.A.; Komai, T.; Lemaitre, R.; Rahayu, D.L. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I – Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *Raffles Bulletin of Zoology*, 23: 5-107.
- Mclean, R.B. 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experientia*, 30: 206-208.
- Muehe, D. 2006. Erosão e Progradação no litoral brasileiro. Brasília: MMA. 476p.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Pinheiro, M.A.A.; Santos, S. 1997. Anomuran species (Crustacea, Decapoda) in their ecological distribution at Fortaleza Bay sublittoral, Ubatuba, São Paulo, Brazil. *Iheringia Serie Zoologia*, 83: 187-194.
- Nobbs, M; Blamires, S.J. 2017. Fiddler crab spatial distributions are influenced by physiological stressors independent of sympatric interactions’, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 491: 19-26,
- Nogueira, I.S.; Nabout, J.C.; Oliveira, J.E.; Silva, K.S. 2008. Diversidade (alfa, beta e gama) da comunidade fitoplanctônica de quatro lagos artificiais urbanos do município de Goiânia, GO. *Hoehnea*, 35(2): 219-233.
- Odebrecht, C.; Castello, J.P. 2001. The convergence ecosystem in the southwest Atlantic. In: U. Seeliger & B. Kjerfve (eds.), *Ecological Studies. Coastal Marine Ecosystem of Latin America*, vol. 144. Springer- Verlag Berlin Heidelberg.

- Pantaleão, J.A.F.; Carvalho-Batista, A.; Fransozo, A.; Costa, R.C. 2016. The influence of upwelling on the diversity and distribution of marine shrimp (Penaeoidea and Caridea) in two tropical coastal areas of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*, 763: 381-395.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections *Journal of Theoretical Biology*, 13: 131-144.
- Poore, A.G.B.; Ahyong, S.T.; Lowry, J.K.; Sotk, E.E. 2017. Plant feeding promotes diversification in the Crustacea. *PNAS*, 114: 8829-8834.
- Poletto, C.R.B.; Batista, G.T. 2008. Sensibilidade ambiental das ilhas costeiras de Ubatuba, SP, Brasil. *Ambi-Água, Taubaté*, 3(2): 106-121.
- Rios, E.C. 1994. Sea shells of Brazil. Rio Grande do Sul. Fundação Cidade do Rio Grande, Instituto Acqua, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Universidade de Rio Grande, 2nd Ed., 368p.
- Ricklefs, R.E. 2010. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 107:1265-1272.
- Ricklefs, R.E. 2011. A biogeographic perspective on ecological systems: Some personal reflections. *Journal of Biogeography*, 38: 2045-2056.
- Rittschof, D. 1980. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to simulated gastropod predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, 6:103-118.
- R Development Core Team. 2009. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.<http://www.R-Project.org>.
- Turra, A.; Denadai, M.R.; Leite, F.P.P. 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. *Marine Ecology Progress Serie*. 286: 279-291.
- Tucker, M. 1988. *Techniques in sedimentology*. Oxford: Boston: Blackwell Scientific Publications. 394 p.
- Turra, A.; Denadai, M. R. 2006. Microhabitat use by two rocky shore gastropods in an intertidal sandy substrate with rocky fragments. *Brazilian Journal of Biology*, 66(1B): 351-355.
- Sancinetti, G.S.; Azevedo, A.B.; Castilho, A.L.; Fransozo, A.A; Costa, R.C. 2015. Population biology of the commercially exploited shrimp *Artemesia longinaris*

- (Decapoda: Penaeidae) in an upwelling region in the Western Atlantic: comparisons at different latitudes. *Brazilian Journal of Biology*, 27(2): 305-313.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg, F.J. & W.B. Vernberg (eds). *The Biology of Crustacea. Environmental adaptations*. New York, Academic Press, Inc. 8: 179-270.
- Santos, A. P. F. ; Simões, Sabrina Morilhas ; Bochini, G. L. ; Costa, C. H. ; Costa, R.C. 2015. Population parameters and the relationships between environmental factors and abundance of the *Acetes americanus* shrimp (Dendrobranchiata: Sergestidae) near a coastal upwelling region of Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography (Online)*, 63: 229-238.
- Silva, E.R.; Sancinetti, G.S.; Fransozo, A.; Azevedo, A.; Costa, R.C. 2016. Abundance and spatial-temporal distribution of the shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* (Decapoda: Penaeidae): an exploited species in southeast Brazil/Abundancia e distribuicao espaco-temporal do camarao *Xiphopenaeus kroyeri* (Decapoda: Penaeidae): uma especie em explotacao no sudeste do Brasil." *Brazilian Journal of Biology*, 76(3): 764-773.
- Silva, A.C.C.; Dantas, R.T. 2013. Uma abordagem sobre a gestão integrada e participativa dos recursos pesqueiros com a contribuição do modelo trade-of. Instituto Federal de Educacao, Ciencia e Tecnologia do Rio Grande do Norte (IFRN), 29(1): 73-83.
- Suguio, K.; Martin, L. 1978. Quaternary marine formation of the states of São Paulo and Southern Rio de Janeiro. In: International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary, São Paulo. Brazilian National Working. Group for the IGCP SP. 55 pg.
- Stanski, G; Castilho, A.L. 2016. Reproductive biology of the South American endemic hermit crab *Isocheles sawayai* (Crustacea, Anomura) from the Southern coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60: (2) 102-110.
- Stanski, G; Mantelatto, F.M.; Castilho, A.L. 2016a. Habitat heterogeneity in the assemblages and shell use by the most abundant hermit crabs (Anomura: Diogenidae and Paguridae): does the occupied shell species differ according to gender and species? *Nauplius*, 24: 1-10.
- Stanski, G; Mantelatto, F.M.; Castilho, A.L. 2016b. Hermit crab bycatch fauna (Decapoda, Anomura) off the coast of Santa Catarina State, Brazil: diversity and

- spatial-temporal distribution. Hermit crab bycatch fauna in Santa Catarina State, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(3): 546-556.
- Stanski, G.; Carvalho, M.M.; Garcia, J.G. Goncalves, G.R.L.; Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2018. Geographical variation and local environment effects in the reproductive output and fecundity of the shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Decapoda: Caridea) in southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 62(2): 119-124.
- Vernberg, F.J.; Vernberg, W.B. 1970. Lethal limits and zoogeography of the faunal assemblages of coastal Carolina waters. *Marine Biology*, 6: 26-32.
- Worcester, S.E.; Gaines, S.D. 1997. Quantifying Hermit Crab Recruitment Rates and Megalopal Shell Selection on Wave Swept Shores. *Marine Ecology Progress Series*, 157: 307-310.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, 663 pg.

**CAPÍTULO II**

**COMO AS CONCHAS DE GASTRÓPODES AFETAM O  
DESENVOLVIMENTO DE POPULAÇÕES DE *Loxopagurus loxochelis*?**

**COMO AS CONCHAS DE GASTRÓPODES AFETAM O  
DESENVOLVIMENTO DE POPULAÇÕES DE *Loxopagurus loxochelis*?**

**RESUMO**

Os ermitões têm grande interesse para ciência pela estratégia em usar uma concha vazia de gastrópode como proteção. A fim de verificar como uma espécie desse grupo responde a condições ambientais diferenciadas, principalmente quanto à disponibilidade e diversidade de conchas de gastrópodes, investigamos populações de *Loxopagurus loxochelis* habitando condições ambientais particulares. Os animais foram coletados mensalmente em Macaé, Ubatuba e Cananéia, em profundidades entre 5 a 20 m, utilizando barcos camaroeiro com redes “double rig”. Em laboratório, os ermitões foram retirados de suas conchas e ambos identificados e mensurados. Encontramos diferença entre as regiões no tamanho dos animais (Anova,  $p < 0.05$ ); e no comprimento, largura e altura dos própodos tanto esquerdo como direito (Ancova,  $p < 0.05$ ); e na riqueza de conchas de espécies de gastrópodes utilizadas. Ubatuba foi à região que apresentou maior número de espécies de conchas de gastrópodes utilizadas (15), também apresentou os maiores animais. Além disso, foi a região onde ocorreu os valores de coeficientes de determinação ( $R^2$ ) mais elevados principalmente entre Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) vs Volume da Concha (VO), condição que evidencia conchas adequadas para o animal. O tamanho corporal e as variáveis analisadas do própodo não diferiam nas populações de Macaé e Cananéia, ademais, nas regressões com todas as conchas ocupadas por região, apresentaram baixos valores de  $R^2$ . Mediante esses resultados sugerimos que tanto em Macaé como Cananéia a disponibilidade de conchas adequadas aos ermitões interfere no crescimento dos indivíduos. Portanto, as diferenças encontradas são o reflexo da divergência das condições ambientais das regiões investigadas caracterizando um efeito regional na fauna de gastrópodes (recurso concha).

Palavras-chave: partilha de habitat, recursos ambientais, Anomura.

**ABSTRACT:** Hermit crabs have a strong scientific interest by the strategy of using an empty gastropod shell for protection. To check how a species of this group responds to different environmental conditions, mainly regarding the availability and diversity of shells of gastropods, we investigate populations of *Loxopagurus loxochelis* inhabiting particular environmental conditions. The animals were collected monthly in Macaé, Ubatuba and Cananéia, at depths between 5 and 20 m, using shrimp boats with "double rig" nets. In the laboratory, the hermit crabs were removed from their shells and both were identified and measured. We found difference between regions in the size of the animals (Anova,  $p < 0.05$ ); length, width and height of the propodus left and right (Ancova,  $p < 0.05$ ); and in the richness of shells used. Ubatuba was the region that presented the largest number of gastropod shell species used (15), also presented the largest animals. In addition, it was the region where the highest values of determination coefficients ( $R^2$ ) occurred mainly between Cephalothoracic Shield Length (CSL) vs Shell Volume (SV), condition that shows adequate shells for the animal. The body size and the analyzed variables of the propodus did not differ between Macaé and Cananéia populations; in addition, in the regressions with all the shells occupied by region, they presented low values of  $R^2$ . So, we suggest that in Macaé and Cananéia the availability of shells suitable for hermit crabs interferes in the growth of individuals. Therefore, the differences found are related to the divergence of the environmental conditions of the investigated regions characterizing a regional effect in the gastropod fauna (shell resource).

Keywords: habitat sharing, environmental resources, Anomura.

## INTRODUÇÃO

Os ermitões despertam grande interesse entre os pesquisadores não só pela importância nos níveis tróficos ocupados, mas principalmente devido o seu elevado e variado grau de comportamento social, particularmente em relação ao seu ajuste evolutivo na utilização de uma concha de gastrópode para proteção de seu abdômen mole, que além de lhes proporcionarem segurança, também os capacitam a explorar diversos ambientes (Gherardi, 1990; Gad & Ismail, 2010). Esta relação é umas das poucas encontradas na natureza, onde uma única estrutura não modificada biologicamente funciona como proteção para animais de táxons diferentes sem similaridade filogenética: o molusco que produz a concha para sua proteção e após sua morte, o ermitão a obtém do ambiente (La Barbera & Merz, 1992).

Esse ajuste evolutivo dos ermitões é favorecido pela torção do abdomen associada à presença dos urópodos modificados, possibilitando ao animal prender-se à columela das conchas, relação tão favorável aos ermitões que os tornou dependentes de conchas vazias desde acasalamento, crescimento somático, fecundidade e o assentamento larval. Tal dependência torna-se evidente na duração do último estágio larval (decapodito), o qual só termina quando o animal encontra uma concha disponível para utilização (Hazlett, 1989; Worcester & Gaines, 1997).

No entanto, as conchas vazias constituem um recurso limitante para a população de ermitões, uma vez que são frequentemente danificadas devido à predação dos gastrópodes (Turra *et al.*, 2005), e como a disponibilidade de conchas é geralmente baixa no ambiente (Markham, 1968), ocorre competição entre os ermitões pelo acesso às conchas com intensas interações agonísticas entre indivíduos (Taminato *et al.*, 2009).

Além disso, como as conchas são produzidas pelos gastrópodes, a biologia desse grupo constitui um fator fundamental para os ermitões. Todavia a ocupação de conchas

pelos ermitões no ambiente natural depende da abundância de moluscos vivos no local (Spight, 1985; Mantelatto & Garcia, 2000), dos tipos e dos tamanhos de conchas disponíveis (Ohmori *et al.*, 1995), além da mortalidade destes gastrópodes, já que os ermitões em condições naturais normalmente não os predam (Rutherford, 1977; Shih & Mok, 2000).

De acordo com Reese (1962), os ermitões podem diferenciar entre conchas de várias espécies de gastrópodes e também reconhecer uma ocupação anterior. Podem ainda discriminar o peso entre conchas da mesma espécie, sua forma, cobertura e dimensão, possivelmente selecionando conchas adequadas ao seu próprio corpo (Martinelli & Mantelatto, 1999; Arce & Alcaraz, 2013).

Embora tenham essa capacidade para escolher uma concha que se adéque as suas necessidades, na literatura alguns estudos demonstraram que os ermitões ocupam conchas inadequadas prejudicando seu desenvolvimento (Gherardi, 1990). Esta situação geralmente ocorre em função da falta de conchas no ambiente ou por esse recurso se encontrar danificado, quebrado e até mesmo infestado por outros organismos (epibiontes), como briozoários, polichaetas, Desmosponjas, cirripédias, aumentando o peso e diminuindo o volume interno (Stanski *et al.*, 2018).

Tais fatores podem ser desfavoráveis, visto que os ermitões precisam ocupar sucessivamente conchas durante seu ciclo de vida. Por outro lado, quando as espécies ocupam conchas adequadas essa condição favorece o seu sucesso refletindo no crescimento e no potencial reprodutivo da espécie (Bertness, 1980; Mantelatto & Garcia, 2000; Stanski & Castilho, 2016).

No entanto, a maioria dos estudos encontrados na literatura tem enfoque em áreas específicas com animais vivendo sob as mesmas condições ambientais, como estudos

de: Pinheiro *et al.* (1993); Reigada *et al.* (1997); Mantelatto & Meireles (2004); Sant'Anna *et al.* (2006); Pereira *et al.* (2009); Vale *et al.* (2017), entre outros.

Assim, esse é um dos poucos estudos que analisa populações da mesma espécie vivendo em regiões que apresentam condições ambientais particulares e possivelmente disponibilidade de conchas diferentes. Todavia, este tipo de análise proporciona uma visão mais ampla sobre o comportamento real da espécie em seu ambiente natural e suas reações quando sujeitas a mudanças nos fatores ambientais (Gherardi, 1991).

Portanto, o objetivo desse estudo foi avaliar a influência da riqueza de conchas de gastrópodes na vida de *Loxopaguros loxochelis* em 3 regiões do litoral Paulista, testando a seguinte hipótese: Conchas de gastrópodes podem afetar o desenvolvimento de ermitões quando não apresentam boa adequabilidade ou o recurso é escasso.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### ***Área de estudo***

Os espécimes utilizados nesse estudo foram coletados em Macaé (22° 22' 18"S e 41° 47' 9"W) localizado no estado do Rio de Janeiro, Ubatuba (23°26' 02" S e 45°04' 16"W) e Cananéia (25° 00' 53" S e 47° 55' 36" W) no litoral de São Paulo, e, nas isóbatas de 5 a 20 m de profundidade em estações amostrais pré-determinadas (Figura 1).

### ***Atividade de campo e biometria***

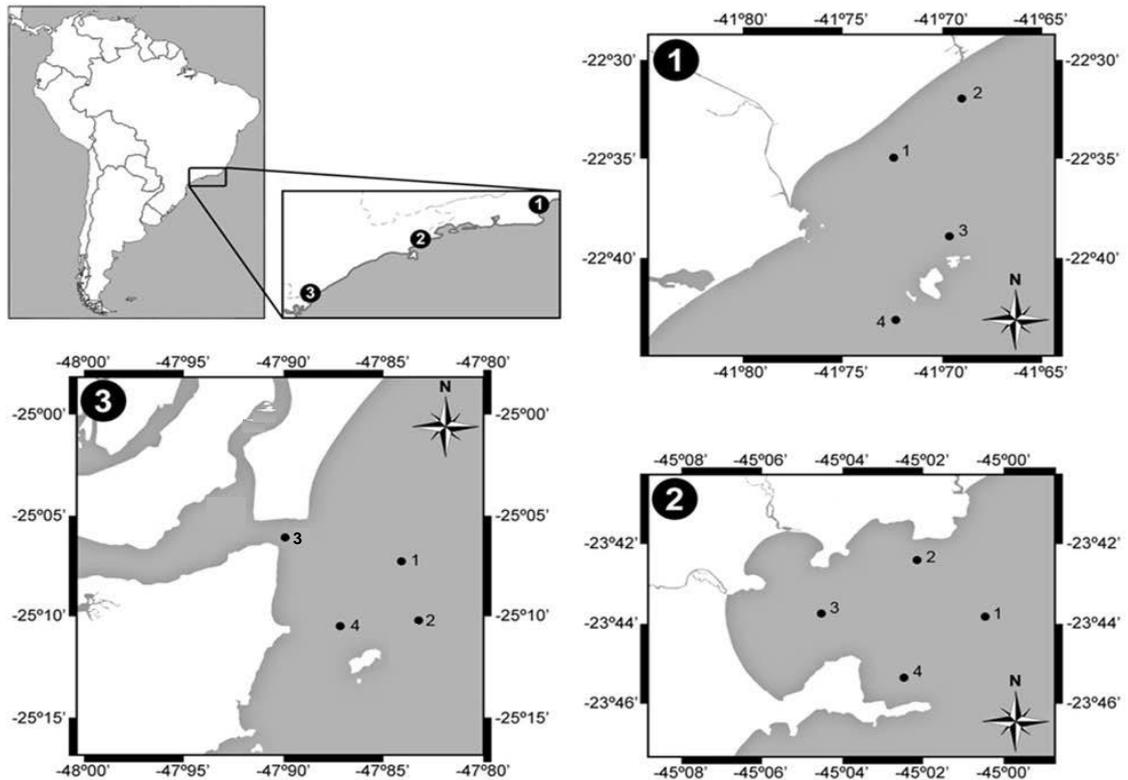
Os animais e os fatores abióticos foram coletados de julho de 2013 a junho de 2014. A metodologia de coleta foi padronizada nas 3 regiões amostradas, como descrita a seguir.

As estações amostrais foram previamente determinadas, amostrando profundidades distintas (5 a 20 m), perpendiculares à linha da costa. Para as coletas nas 3 regiões foram utilizados barcos com as mesmas características, tipo camaroeiro com

redes tipo “double rig”. Durante os arrastos, a velocidade do barco foi mantida em 1.6 nós, sendo que, ao fim dos 30 minutos, uma distância de aproximadamente 0.5 milhas (1.5km) foi amostrada em cada estação amostral, a qual foi registrada segundo as coordenadas geográficas de latitude e longitude, com um GPS (Global Positioning System). No barco, os ermitões foram triados, ensacados, etiquetados e acondicionados em caixas térmicas contendo gelo e posteriormente fixados.

Em laboratório, os ermitões foram retirados manualmente de suas conchas, identificados por espécie (Melo, 1999). As conchas foram identificadas por espécie de gastrópode (Rios, 1994; Gofas, 2014), sua abundância analisada, mensuradas na maior largura de abertura entre o lábio interno e o lábio externo da concha (LA), pesadas em balança de precisão (0,01g), e mensuradas quanto ao volume interno (mL) com uma pipeta graduada (Conover, 1978).

Após a identificação, os exemplares foram contados e separados quanto ao sexo pela posição dos gonóporos, sendo localizados no terceiro par de pereiópodos das fêmeas e no quinto par dos machos (Mantelatto & Garcia, 2002). Os animais foram mensurados com paquímetro de precisão (0,01mm), anotando-se o comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC, medido entre a extremidade do rostro até a região mediana da sutura cervical), também foram realizadas 6 medidas aos quelípodos, ou seja: largura do própodo direito (LPD), largura do própodo esquerdo (LPE), altura do própodo esquerdo (APE), altura do própodo direito (APD), comprimento total do própodo esquerdo (CPE), e comprimento total do própodo direito (CPD) (Fransozo *et al.*, 2003).



**Figura 1** - Representação sem escala dos três locais de coleta. (1) Macaé ( $22^{\circ} 37''\text{S}$  e  $41^{\circ} 78''\text{W}$ ); (2) Ubatuba ( $23^{\circ}55''\text{S}$  e  $46^{\circ}20''\text{W}$ ) e (3) Cananeia ( $25^{\circ}53''\text{S}$  e  $47^{\circ}36''\text{W}$ ) (Fonte: adaptado de Stanski *et al.*, 2018).

### *Forma e análise dos resultados*

As análises estatísticas foram efetuadas por meio do software Statistica (versão 10.0) e o programa R (Development Core Team, 2009).

Para comparar o tamanho dos ermitões entre as regiões estudadas foi realizada uma análise de variância com o CEC, posteriormente com os dados mensurados dos quelípodos (LPD; LPE; APE; APD; CPE; CPD) usando o CEC como covariável na Análise de Covariância (Ancova) para analisar se existem diferenças no tamanho das estruturas entre as regiões.

Análises de Regressão Linear foram realizadas para avaliar as relações entre os parâmetros das conchas ocupadas (Volume da Concha, Largura de Abertura e peso), com o tamanho dos ermitões (CEC). Os valores das variáveis foram transformados –

$\log(1+x)$  – para atender as premissas do teste estatístico (Zar, 1999). Todos os testes estatísticos foram avaliados em nível de 5% de significância.

## RESULTADOS

Foram coletados 185 indivíduos de *L. loxochelis* em Macaé (107 machos e 78 fêmeas) ocupando conchas de 9 espécies com destaque para *Buccinanops cochlidium* com 52% de ocupação (Tabela 1), 220 indivíduos em Ubatuba (91 machos e 129 fêmeas) ocupando conchas de 15 espécies de gastrópodes com 68% de ocorrência em *Olivancillaria urceus* (Tabela 2) e 97 indivíduos em Cananéia (43 machos e 54 fêmeas) que utilizaram conchas de 11 espécies de gastrópodes destacando-se *Buccinanops cochlidium* e *Stramonita haemastoma*, somando juntas 58% de ocorrência (Tabela 3).

**Tabela 1** - Macaé, número de indivíduos de *Loxopagurus loxochelis* por espécie de concha e porcentagem de animais por grupo de interesse: fêmeas (F) e machos (M).

Espécie de concha	Nº	% F	% M	% espécie
<i>Buccinanops cochlidium</i> (Dillwyn, 1817)	96	65.7	42.3	51.8
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	31	14.8	17.9	16.7
<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)	25	10.2	15.4	13.5
<i>Buccinanops monilifer</i> (Kiener, 1834)	15	7.4	9.0	8.1
<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	5	0	5.1	2.7
<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792	3	0	2.6	1.6
<i>Astralium latispina</i> (Philippi, 1844)	3	0	2.6	1.6
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	2	0	1.3	1.0
<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)	3	1.9	2.6	1.6
<i>Olivancillaria vesica</i> (Gmelin, 1791)	2	0	1.3	1.0

**Tabela 2** - Ubatuba, número de indivíduos de *Loxopagurus loxochelis* por espécie de concha e porcentagem de animais por grupo de interesse: fêmeas (F) e machos (M).

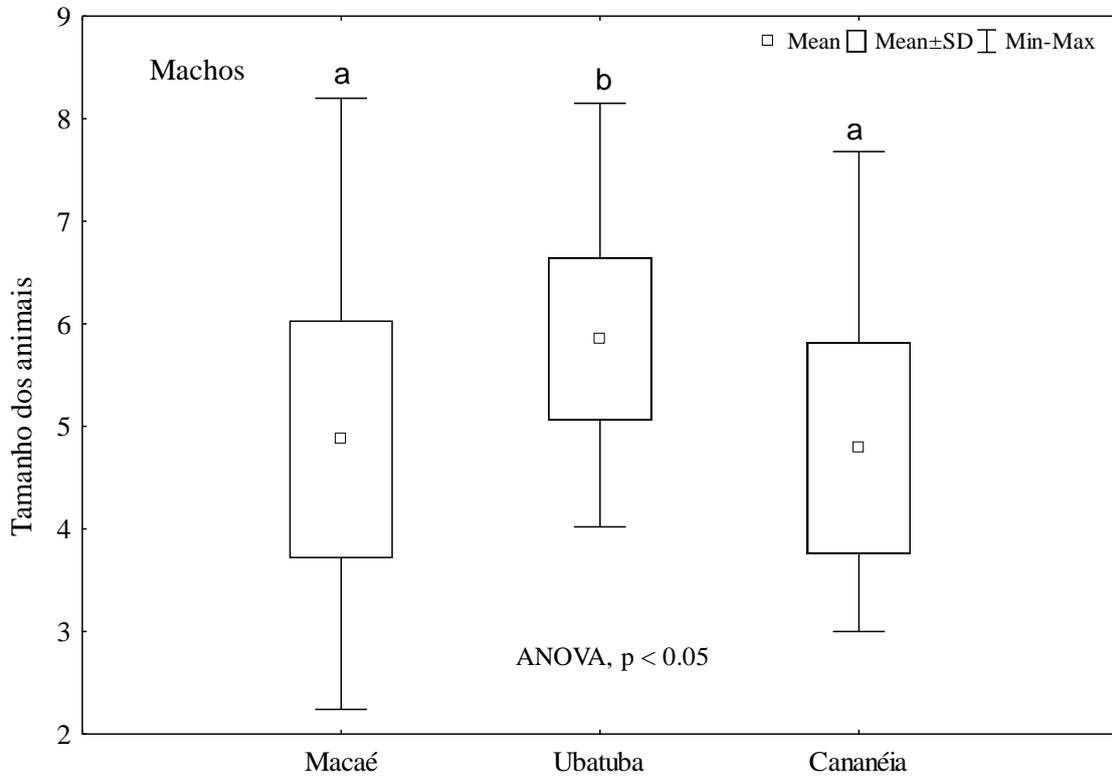
Espécie de concha	Nº	% F	% M	% espécie
<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)	150	73.6	64.3	68.2
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	36	7.7	22.5	16.4
<i>Buccinanops cochlidium</i> (Dillwyn, 1817)	11	5.5	4.7	5.0
<i>Buccinanops monilifer</i> (Kiener, 1834)	4	3.3	0.8	1.8
<i>Astraliium latispina</i> (Philippi, 1844)	2	2.2	0.0	0.9
<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	2	2.2	0.0	0.9
<i>Siratus tenuivaricosus</i> (Dautzenberg, 1927)	3	2.2	0.8	1.4
<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)	3	1.1	1.6	1.4
<i>Buccinanops duartei</i> Klappenbach, 1961	3	0.0	2.3	1.4
<i>Polinices lacteus</i> (Guilding, 1834)	1	0.0	0.8	0.5
<i>Bulla striata</i> Bruguière, 1792	1	0.0	0.8	0.5
<i>Olivancillaria vesica</i> (Gmelin, 1791)	1	1.1	0.0	0.5
<i>Adelomelon beckii</i> (Broderip, 1836)	1	1.1	0.0	0.5
<i>Fusinus frenguelli</i> (Carcelles, 1953)	1	0.0	0.8	0.5
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlins, 1793)	1	0.0	0.8	0.5

**Tabela 3** - Cananéia, número de indivíduos de *Loxopagurus loxochelis* por espécie de concha e porcentagem de animais por grupo de interesse: fêmeas (F) e machos (M).

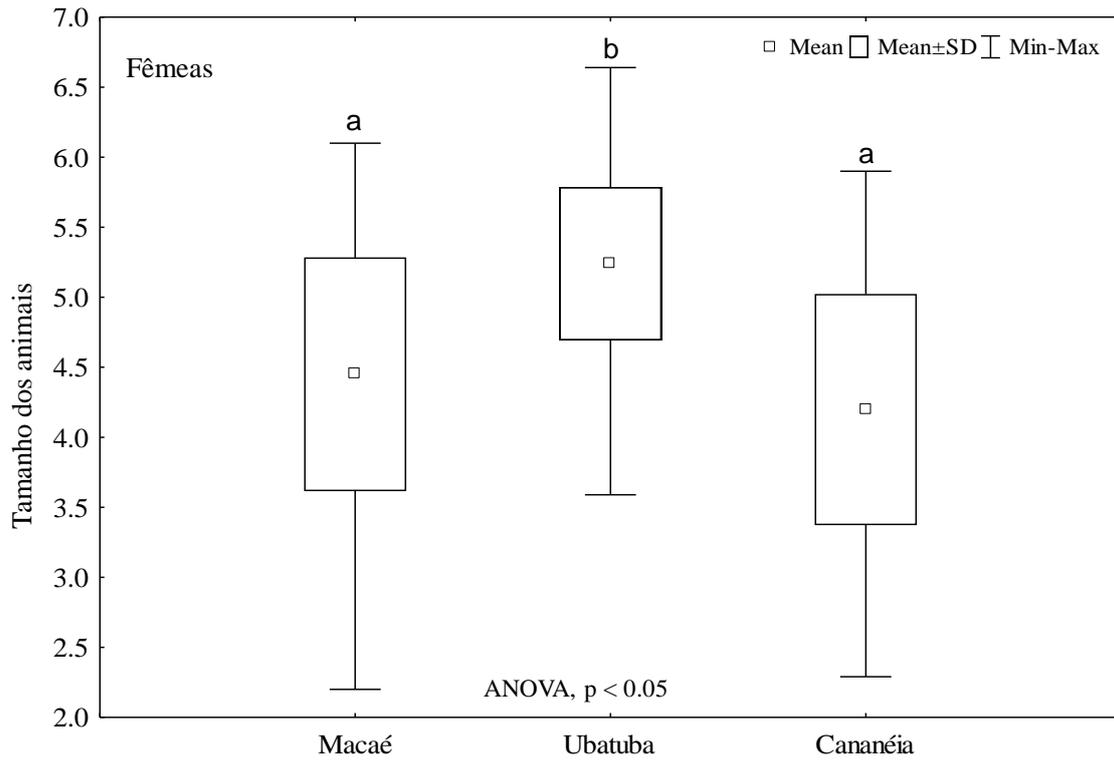
Espécie de concha	Nº	% F	% M	% espécie
<i>Buccinanops cochlidium</i> (Dillwyn, 1817)	30	31.5	30.2	30.6
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linnaeus, 1767)	28	29.6	27.9	28.6
<i>Olivancillaria urceus</i> (Röding, 1798)	12	13.0	11.6	12.2
<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)	7	3.7	11.6	7.1
<i>Monoplex parthenopeus</i> (Salis Marschlins, 1793)	5	5.6	4.7	5.1
<i>Buccinanops monilifer</i> (Kiener, 1834)	4	1.9	7.0	4.1
<i>Turbonilla brasiliensis</i> Clessin, 1902	3	3.7	2.3	3.1
<i>Polinices hepaticus</i> (Röding, 1798)	2	3.7	0.0	2.0
<i>Urosalpinx haneti</i> (Petit de la Saussaye, 1856)	2	1.9	2.3	2.0
<i>Fusinus brasiliensis</i> (Grabau, 1904)	2	0.0	2.3	2.0
<i>Calliostoma adpersum</i> (Philippi, 1851)	2	3.7	0.0	2.0

A média de tamanho das populações de Ubatuba foi diferente em relação as outras duas regiões analisadas (Anova,  $p < 0.05$ ), tanto de machos (Figura 2) como de fêmeas (Figura 3). Também foi encontrado diferenças (Ancova,  $p < 0.05$ ) no comprimento, largura e altura dos quelípodos entre as populações analisadas (CEC como covariável).

Para as fêmeas, das 6 variáveis analisadas, 4 delas apresentaram diferenças, sendo Ubatuba diferente das demais (Tukey,  $p < 0.05$ ) (Tabela 4), padrão semelhante também encontrado para os machos (Tabela 5).



**Figura 2** - *Loxopagurus loxochelis*. Tamanho dos machos coletados por região, no período de julho/13 a junho/14. Letras semelhantes representam semelhanças entre as regiões (Tukey,  $p < 0,05$ ).



**Figura 3** - *Loxopagurus loxochelis*. Tamanho das fêmeas coletadas por região, no período de julho/13 a junho/14. Letras semelhantes representam semelhanças entre as regiões (Tukey,  $p < 0,05$ ).

**Tabela 4** - Fêmeas de *Loxopagurus loxochelis*. Análise de covariância (Ancova) e teste de Tukey das regiões estudadas. O asterisco (\*) indica diferença significativa no tamanho das estruturas analisadas ( $p < 0,05$ ), (Mac = Macaé; Uba = Ubatuba; Can = Cananéia).

Estrutura	Ancova		Tukey		
	F	P	Mac-Uba	Mac-Can	Uba-Can
LPD	6.70	0.00*	0.002*	0.25	0.00*
APD	0.17	0.84	-	-	-
CPD	5.88	0.00*	0.00*	0.14	0.00*
LPE	0.37	0.69	0.00*	0.63	0.00*
APE	4.49	0.01*	-	-	-
CPE	4.50	0.01*	0.00*	0.99	0.00*

LPD = Largura do Própodo direito; APD = Altura do Própodo direito; CPD = Comprimento do Própodo direito; LPE = Largura do Própodo esquerdo; APE = Altura do Própodo esquerdo; CPE = Comprimento do Própodo esquerdo.

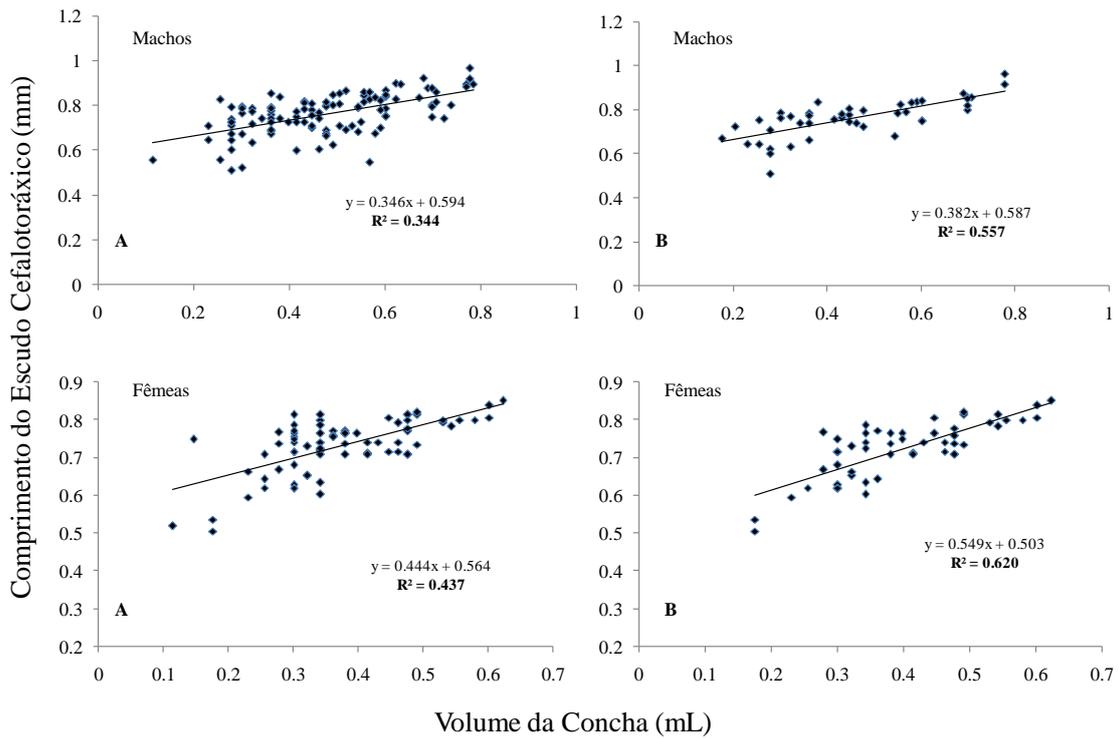
**Tabela 5** - Machos de *Loxopagurus loxochelis*. Análise de covariância (Ancova) e teste de Tukey das regiões estudadas. O asterisco (\*) indica diferença significativa no tamanho das estruturas analisadas ( $p < 0.05$ ), (Mac = Macaé; Uba = Ubatuba; Can = Cananéia).

Estrutura	Ancova		Tukey		
	F	P	Mac-Uba	Mac-Can	Uba-Can
LPD	6.11	0.00*	0.00*	0.33	0.00*
APD	0.33	0.72	-	-	-
CPD	6.13	0.00*	0.00*	0.29	0.00*
LPE	0.28	0.76	-	-	-
APE	3.27	0.04*	0.00*	0.12	0.00*
CPE	3.12	0.05*	0.00*	0.85	0.00*

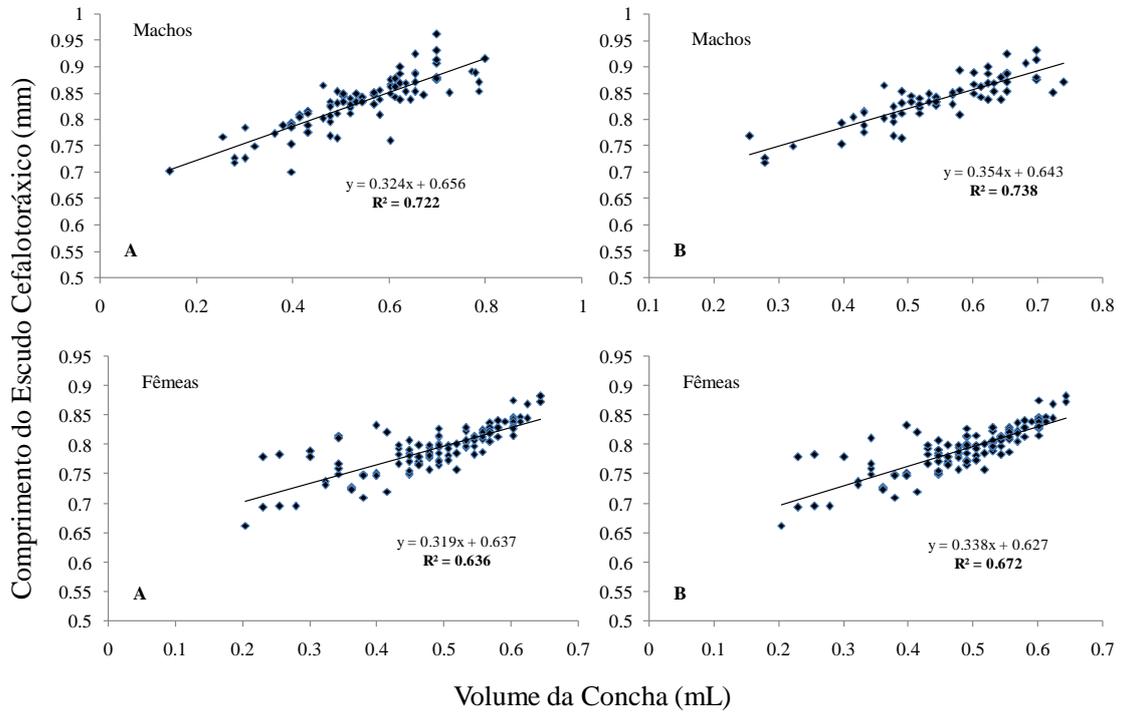
LPD = Largura do Própodo direito; APD = Altura do Própodo direito; CPD = Comprimento do Própodo direito; LPE = Largura do Própodo esquerdo; APE = Altura do Própodo esquerdo; CPE = Comprimento do Própodo esquerdo.

Regressões lineares com a variável do animal (CEC) e da concha (Volume, Largura de Abertura e peso) foram realizadas nas 3 regiões de estudo, primeiro com todas as conchas ocupadas em cada região e posteriormente com a concha mais ocupada por região. Para o volume da concha, Ubatuba foi a região que apresentou os melhores coeficientes de determinação ( $R^2$ ) tanto para machos como para fêmeas. Além disso, foi verificada pequena diferença do valor do coeficiente de determinação ( $R^2$ ) quando a análise foi realizada com todas as conchas e quando a análise foi realizada apenas com a espécie de concha mais ocupada (*O. urceus*), diferente de Macaé e Cananéia que o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) foi muito mais elevado quando a análise foi realizada apenas com a concha mais ocupada (Figura 4, 5, 6).

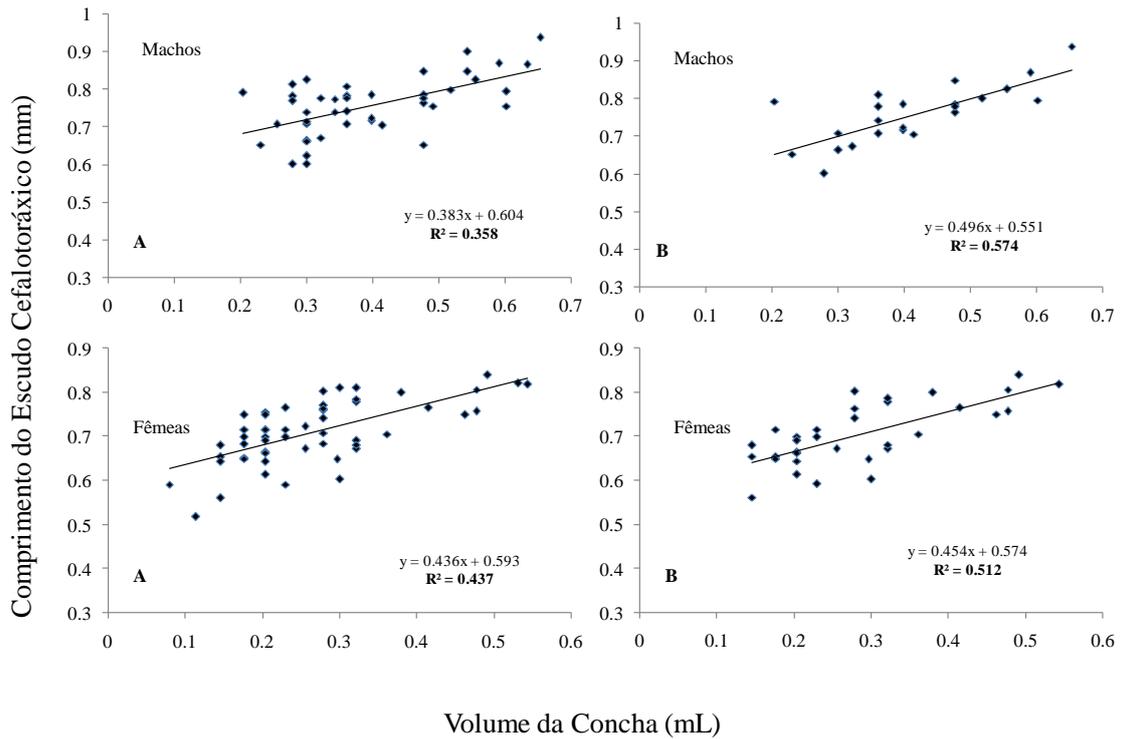
Já em relação às regressões realizadas entre a Largura de Abertura da Concha vs CEC, Ubatuba também foi a região que apresentou menor variação do  $R^2$  comparando-se todas as conchas encontradas com as mais abundantes tanto de machos como de fêmeas, embora não apresentando um  $R^2$  muito elevado (Figura 7, 8, 9). O peso da concha foi o parâmetro que apresentou o  $R^2$  menos representativo (não passando de 18%) sendo considerada uma variável de pouca importância nesse estudo.



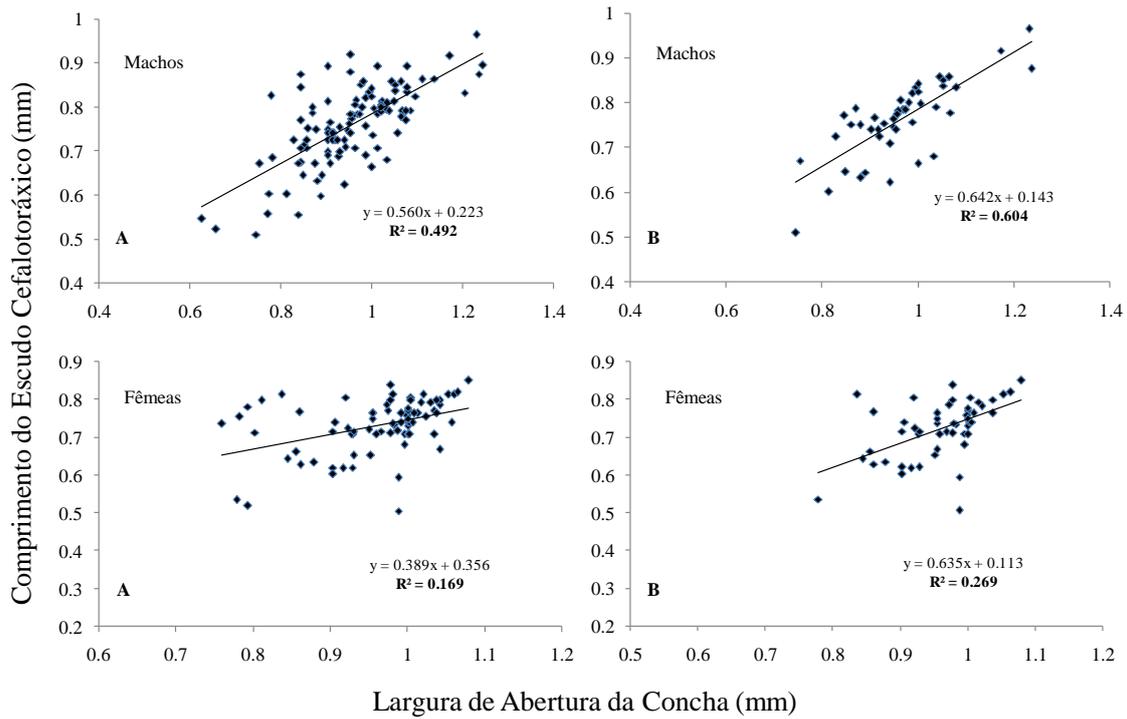
**Figura 4** - Macaé. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e o Volume (VO) de todas as conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs VO da concha mais ocupada *Buccinanops cochlidium* (B) durante o período de estudo.



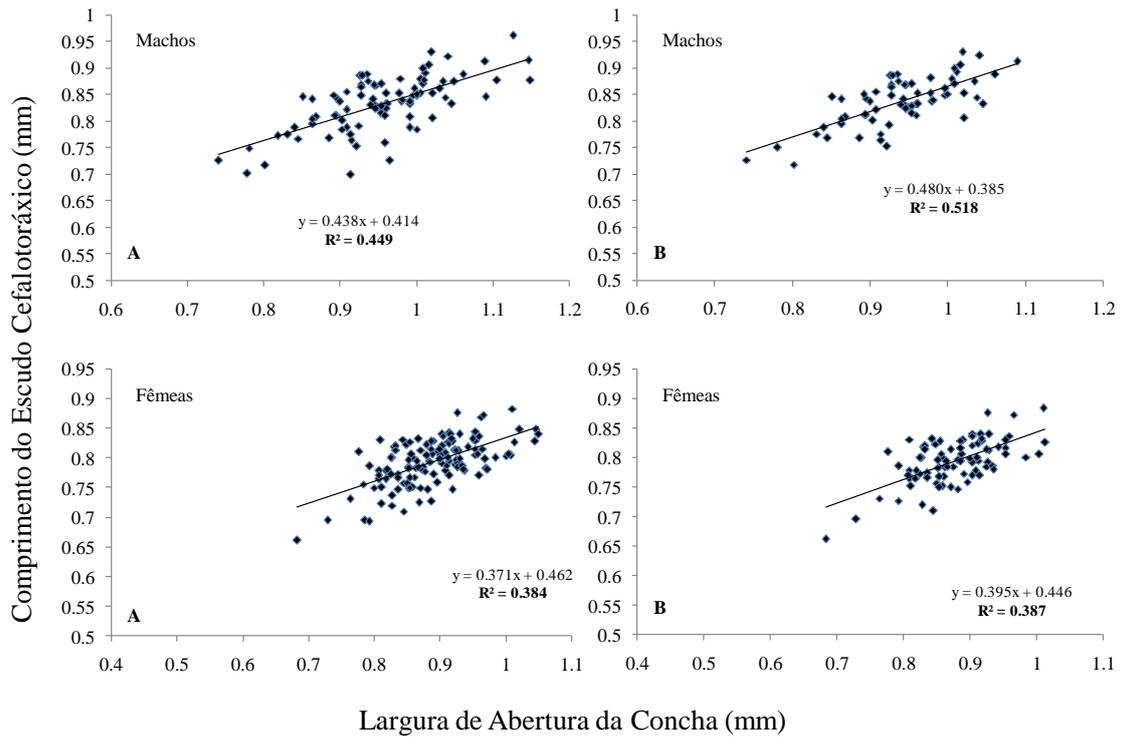
**Figura 5** - Ubatuba. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e o Volume (VO) de todas as conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs VO da concha mais ocupada *Olicancellaria urceus* (B) durante o período de estudo.



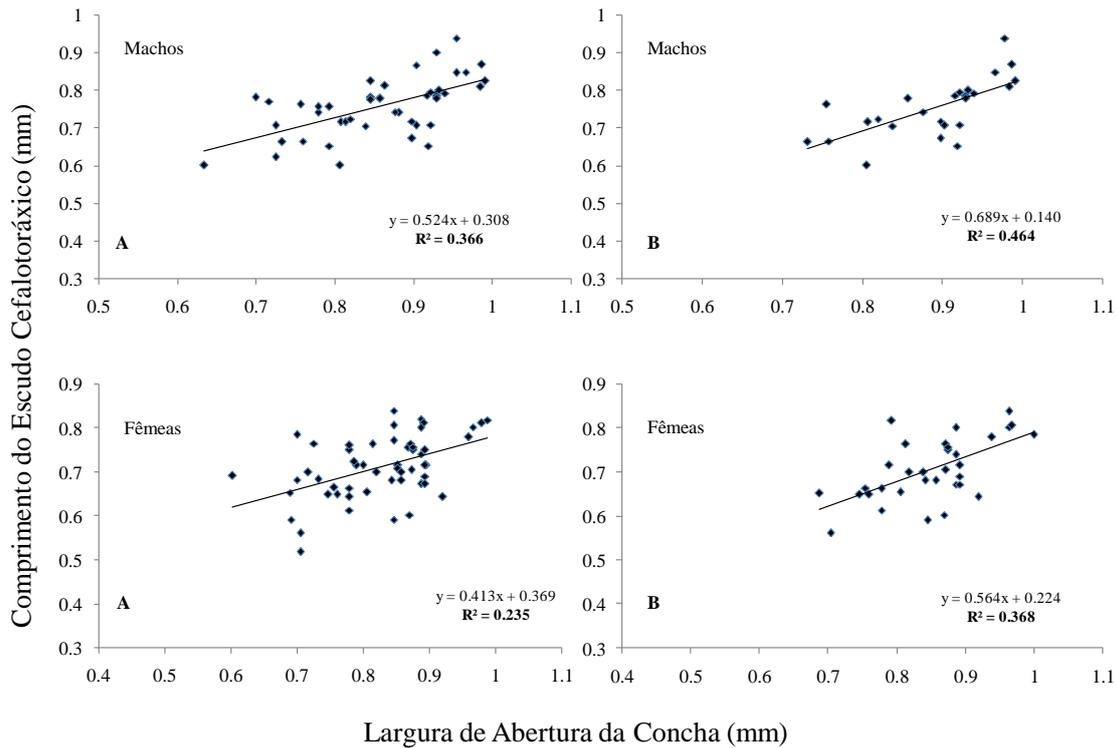
**Figura 6** - Cananéia. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e o Volume (VO) de todas as conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs VO das conchas mais ocupadas, *Buccinanops cochlidium* e *Stramonita haemastoma* (B) durante o período de estudo na região de Cananéia.



**Figura 7** - Macaé. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e a largura de abertura (LA) das conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs LA da concha mais ocupada *Buccinanops cochlidium* (B) durante o período de estudo.



**Figura 8** - Ubatuba. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e Largura de Abertura (LA) de todas as conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs LA da concha mais ocupada *Olicancillaria urceus* (B) durante o período de estudo.



**Figura 9** - Cananéia. Regressão linear de machos e fêmeas entre a medida do Comprimento do Escudo Cefalotorácico (CEC) e a Largura de Abertura (LA) de todas as conchas ocupadas pela espécie de ermitão *Loxopagurus loxochelis* (A); regressão linear do CEC vs LA da concha mais ocupada, *Buccinanops cochlidium* e *Stramonita haemastoma* (B) durante o período de estudo.

## DISCUSSÃO

Nesste estudo Ubatuba foi à região que apresentou os maiores animais de *L. loxochelis* e os melhores coeficientes de determinação entre as variáveis mensuradas dos ermitões e das conchas. Condições que sugerimos estarem relacionadas com a abundância e diversidade das populações de gastrópodes, bem como pela abundância relativa dos gastrópodes vivos e suas taxas de mortalidade (Ohmori *et al.*, 1995; Mantelatto & Meireles, 2004).

Manzini *et al.* (2016) estudando populações de gastrópodes nas mesmas regiões do nosso estudo encontraram uma maior abundância e riqueza de espécies em Ubatuba,

seguido de Cananéia e Macaé. Além disso, das espécies de gastrópodes encontradas por Manzini *et al.* (2016) restritas a cada região, Cananéia teve apenas uma, Macaé 4 e Ubatuba apresentou 9 espécies, resultados que evidenciam uma maior diversidade de espécies e abundância de gastrópodes na região de Ubatuba em relação as outras duas.

Também encontramos diferenças na composição e no número de conchas de espécies de gastrópodes utilizadas pelos ermitões entre as regiões, tendo Ubatuba a maior riqueza. De acordo com Pereira *et al.* (2009), essas diferenças ocorrem em função de variações das características ambientais e interações biológicas (competição e predação) e principalmente da oferta de conchas vazias de gastrópodes. Como exemplo de diferenças em áreas próximas, pode-se citar o estudo de Gandolfi (1996) que registrou 11 espécies de gastrópodes utilizados por *Paguristes brevidactylus* (Stimpson, 1859) em São Sebastião – SP; Mantelatto & Meireles (2004) encontraram *P. brevidactylus* ocupando conchas de 19 espécies de gastrópodes no Parque Estadual da Ilha Anchieta – SP; e Pereira *et al.* (2009) encontraram a mesma espécie utilizando conchas de 13 espécies de gastrópodes na praia de Fortaleza, também localizado no município de Ubatuba, todos em uma latitude em torno de 23° S.

Propomos que a maior variabilidade de conchas de espécies de gastrópodes (15) ocupados por *L. loxocheles* em Ubatuba é o reflexo das condições físicas e ambientais dessa região.

Físicas relacionadas ao relevo extremamente recortado, com a formação de um grande número de enseadas com baixo hidrodinamismo, além da proteção fornecida por costões rochosos (Ab'Saber, 1955), o que aumenta o número de refúgios e diminui a influência do mar aberto favorecendo o estabelecimento e desenvolvimento de uma grande variedade de organismos litorâneos entre eles, os gastrópodes,

consequentemente uma maior disponibilidade de conchas vazias no ambiente (Fransozo *et al.*, 2008; Mantelatto *et al.*, 2016).

Ambientais relacionada à heterogeneidade de ambientes e microhabitats que existem em Ubatuba sendo uma região mencionada na literatura como área de abrigo para uma considerável diversidade de crustáceos decápodes (Mantelatto & Fransozo, 2000), incluindo espécies de distintas regiões e que lhe confere a denominação de região de transição faunística (Sumida & Pires-Vanin, 1997; Boschi, 2000).

Dessa forma, essas condições diferenciadas de habitat encontradas em Ubatuba favorecem o desenvolvimento de espécies marinhas, entre elas os gastrópodes e consequentemente os ermitões que necessitam das conchas dos gastrópodes para sobreviver, condição apontada em estudos como: Hebling *et al.* (1994) na ilha de Anchieta, Negreiros-Fransozo *et al.* (1997) na Enseada de Fortaleza, Fransozo *et al.* (1998) e (2011) na Enseada de Ubatuba, e por Frameschi *et al.* (2014) nas ilhas das Couves e do Mar Virado. Pois, um habitat mais heterogêneo como de Ubatuba comporta uma maior riqueza de espécies de gastrópodes, consequentemente maior disponibilidade de conchas disponíveis, minimizando a competição interespecífica (Teoh *et al.*, 2014).

Por outro lado, Macaé está exposta a ação constante dos ventos, fazendo com que as oscilações sazonais entre os fenômenos de ressurgência caracterizem uma alta taxa de sedimentação o que influencia a estrutura biológica da região (Mahiques *et al.* 2002; Purcell, 2005).

Esse afloramento de massas d'água e distúrbios mecânicos gerados por ondas e frentes frias acaba tendo influência direta na disponibilidade de conchas vazias no ambiente, pois um ambiente com muita turbulência o soterramento das conchas vazias

ocorre com maior velocidade e a concha deixa de ser um recurso acessível (Turra *et al.*, 2005).

Esse rápido soterramento de conchas vazias no ambiente também pode ocorrer em Cananéia, local onde ocorre um expressivo aporte de água doce na região marinha, principalmente na primavera e verão, contribuindo para o assoreamento da região pela formação de extensos bancos de areia associado a sedimentos lamosos ricos em elemento orgânicos (Besnard, 1950; Garcia *et al.*, 2018).

Por outro lado, em situação de alta disponibilidade de conchas no ambiente o ermitão a utiliza em função do melhor ajuste, como: arquitetura da concha, peso e principalmente volume interno (Mitchell, 1976; Ayres-Peres *et al.*, 2012; Oliveira *et al.*, 2018; Stanski *et al.*, 2018). Volume interno que Lively (1988) experimentalmente constatou ser o mais importante durante a seleção da concha pelos ermitões. Condição corroborada em nosso estudo pelo  $R^2$  elevado nas regressões de Volume vs CEC, principalmente em Ubatuba e nas conchas mais ocupadas das outras regiões estudadas. Já em Macaé e Cananéia, os parâmetros utilizados não se mostraram tão eficientes (baixo  $R^2$ ) quando as regressões foram realizadas com o total das conchas ocupadas indicando que ermitões de tamanho distintos ocupam conchas que não são adequadas ao seu tamanho (Sampaio & Masunari, 2010).

Oliveira *et al.* (2018), em experimento laboratorial comprovaram a preferência pelos ermitões da família Diogenidae por determinadas conchas de espécies de gastrópodes quando existe no local uma alta disponibilidade de espécies de conchas, do mesmo modo, Alcaraz *et al.* (2015), também concluíram que os ermitões crescem mais rapidamente quando estão em conchas com uma melhor relação entre o tamanho corporal e volume interno, estudos que evidenciam que a utilização de conchas não adequadas para o tamanho do animal está relacionada a falta desse recurso, e como essa

estrutura é imprescindível para a proteção do ermitão, na falta dela, ele acabará utilizando aquela disponível no ambiente e isso pode acarretar prejuízo tanto no crescimento como na reprodução como já vistos em outros estudos (Elwood *et al.*, 1995; Mantelatto *et al.*, 2002).

Situação que acreditamos ocorrer tanto em Macaé como em Cananéia, pois nessas regiões encontramos os menores valores de coeficientes de determinação (tanto do VO vs CEC, como LA vs CEC) quando analisamos todas as conchas ocupadas, ficando bem mais elevado quando analisamos só as conchas mais utilizadas. O contrário ocorreu em Ubatuba onde o valor no coeficiente de determinação das conchas mais ocupadas em relação a todas as conchas utilizadas foi muito próximo, tanto no volume da concha como na Largura de Abertura, o que sugere que em Ubatuba os ermitões estão em um ambiente com conchas adequadas ao seu tamanho, hipótese reforçada pelo tamanho corporal atingido pelos animais em Ubatuba, superior as regiões de Macaé e Cananéia.

Além disso, é sugerido que as variações em alguns dos parâmetros da história de vida dos organismos, como o tamanho corporal e também a diversidade de espécie de uma região possam ser modificadas pelas condições ambientais relacionadas com a latitude, De acordo com Boschi (2000) e Barnes *et al.* (2007), em regiões de maiores latitudes fora do âmbito tropical, a diversidade de espécies é menor comparado com regiões localizadas em áreas de menores latitudes atribuindo este fator as baixas temperaturas que restringem a presença de espécies estenotermas. E no caso dos gastrópodes menor diversidade de espécies gera uma menor disponibilidade de conchas para os ermitões e conseqüentemente competição interespecífica pelo recurso (Iossi *et al.*, 2005).

Sugerimos que essa condição possa ter ocorrido para os gastrópodes de Cananéia e Macaé, embora Macaé esteja em uma região de baixa latitude as suas condições

ambientais são muito próximas a locais temperados frios, pois a temperatura de fundo se mantém abaixo de 20 °C durante boa parte do ano, e assim a temperatura altera as condições em Macaé, limitando a chegada e permanência de espécies tropicais diminuindo a diversidade da região (De Léo & Pires-Vanin, 2006) e favorecendo espécies adaptadas a temperaturas mais baixas, como o encontrado por Pantaleão *et al.*(2016), no qual os autores encontraram expressiva abundância de espécies de camarões que são provenientes de regiões subantárticas nessa região.

Já Cananéia está em uma região subtropical onde as estações do ano são bem definidas com invernos mais rigorosos e verão com temperaturas elevadas, influenciado por massas tropicais e polares, caracterizado por grande variação de pluviosidade (Souza, 2012; Barioto *et al.*, 2017), ou seja, que apresenta expressivas variações nos fatores ambientais no decorrer do ano causando uma baixa heterogeneidade de habitat e nos recursos nele encontrados, o que limita o número de nichos disponíveis, causando diminuição na composição e abundância dos organismos bentônicos, entre eles gastrópodes (De Grave & Barnes, 2001; Turra & Leite, 2000).

Além da riqueza de conchas ocupadas ter sido diferente entre as regiões, também as conchas mais utilizadas pela espécie em cada região foram diferentes. De acordo com Arantes (1994) e Garcia & Mantelatto, (2000), os padrões de utilização de conchas podem mudar para a mesma espécie que habita locais distintos, reflexo das características ambientais de cada região que influenciam diretamente na população de gastrópode, embora isso possa causar prejuízo de desenvolvimento aos ermitões. Outro fator também a ser considerado observado em experimentos de laboratório por Gorman *et al.* (2015), consiste que ermitões com conchas não adequadas apresentam uma maior tendência (> 60%) na troca de conchas em comparação com amostras ótimas e sub-ótimas (<18%) num determinado período de tempo.

Portanto, as diferenças na ocupação da concha, entre as populações das 3 regiões estudadas provavelmente são atribuídas às características do habitat de cada área e disponibilidade de conchas no meio ambiente. Resultados que demonstram a capacidade de adaptação desses crustáceos para explorar diferentes recursos e nichos em diferentes áreas, mesmo que isso acabe afetando o desenvolvimento do animal, como o constatado em nossos resultados. Sugerimos que a ocorrência de animais menores em Macaé e Cananéia em relação à Ubatuba é devido a conchas inadequadas. Ademais, os resultados desse estudo contribuem para compreender a plasticidade dos traços biológicos dos ermitões em diferentes ambientes.

## REFERÊNCIAS

- Ab'Sáber, A.N. 1955. Contribuição à geomorfologia do litoral paulista. *Revista Brasileira de Geografia*, 17(1): 3-37.
- Arantes, I. C. 1994. Utilização e seleção de conchas por ermitões da zona entremarés da região do Araçá, São Sebastião (SP). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil, 78pp.
- Arce, E.; Alcaraz, G. 2012. Shell preference in a hermit crab: comparison between paired shell choice trials and a multiple alternatives experiment. *Marine Biology*, 159: 853-862.
- (Ayres-Peres, L.; Quadros, A.F.; Mantelatto, F.L. 2012. Comparative analysis of shell occupation by two southern populations of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Diogenidae). *Brazilian Journal of Oceanography*, 60: 299-310.
- Barioto, J.G.; Stanski, G.; Grabowski, Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2017. Ecological distribution of *Penaeus schmitti* (Dendrobranchiata: Penaeidae) juveniles and adults on the southern coast of São Paulo state, Brazil. *Marine Biology Research*, 13(6): 693-703.
- Barnes, D.K; Kukliński, P.; Wlodarska-Kowalczyk, M. 2007. Richness, abundance and shell use of subarctic and arctic hermit crabs. *Marine Biology*, 152(5): 1133-1142.

- Bertness, M.D. 1980. Shell preferences and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48: 1-16.
- Besnard, W. 1950. Considerações gerais em torno da região lagunar de Cananéia-Iguape II. *Boletim do Instituto Paulista de Oceanografia*, 1(1): 3-28p.
- Boschi, E.E. 2000. Species of decapod crustaceans and their distribution in the American marine zoogeographic provinces. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*. 13:7-136.
- Conover, M.R. 1978. The importance of various shell characteristics to the shell - selection behavior on the hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 32:131-142.
- De Léo, F.C.; Pires-Vanin, A.M.S. 2006. Benthic megafauna communities under the influence of the South Atlantic Central Water intrusion onto the Brazilian SE shelf: a comparison between an upwelling and a nonupwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 60: 268-284.
- De Grave, S.; Barnes, D.K.A. 2001. Ecology of tropical hermit crabs (Crustacea Decapoda) at Quirimba Island, Mozambique: a multivariate assemblage perspective. *Tropical Zoology*, 14(2): 197-209.
- R Development Core Team. 2009. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.<http://www.R-Project.org>.
- Elwood, R.W.; Marks, N.; Dick, J.T.A. 1995. Consequences of shell - species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Marine Biology*, 123(3): 431-434.
- Garcia, R. B.; Mantelatto, F. L. M. 2000. Variability of shell occupation by intertidal and infralittoral *Calcinus tibicen* (Anomura, Diogenidae) populations. *Nauplius*, 8 (1): 99-105.
- Gorman, D.; Barros, F.; Turra, A. 2015. What motivates hermit crabs to abandon trapped shells? Assessing the influence of shell value, olfactory attractants, and previous experience. *Hydrobiologia*, 743: 285-297.
- Alcaraz, G.; Chávez-Solis, C.E.; Kruesi, K. 2015. Mismatch between body growth and shell preference in hermit crabs is explained by protection from predators. *Hydrobiologia*, 743: 151–156.

- Iossi, C.L.; Biagi, R.; Mantelatto, F.L. 2005. Egg production and shell relationship of the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Anomura: Paguridae) from southern Brazil. *Animal Biology*, 55: 111-121.
- Lively, C.M. 1988. A graphical model for shell-species selection by hermit crabs. *Ecology*. 69: 1233-1238.
- Hazlett, B.A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 119-128.
- Hebling, N.J.; Rieger, P.J. 1986. Os ermitões (Crustacea, Decapoda: Paguridae e Diogenidae) do litoral do Rio Grande do Sul, Brasil. *Atlântica*, 8: 63-77.
- Gad, T.; Ismail, E.K. 2010. Distribution and shell selection by two hermit crabs in different habitats on Egyptian Red Sea Coast. *Acta Oecologica*, 36: 314-324.
- Gofas, S. 2014. Gastropoda. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101> on 2015-03-02.
- Gherardi, F. 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143: 221-238.
- Gherardi, F., 1991, Relative growth, population structure and shell utilization of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in the Mediterranean. *Oebalia*, 17: 181-196.
- Fransozo, A., Mantelatto, F.L., Bertini, G., Fernandes-Góes, L.C.; Martinelli, J.M. 1998. Distribution and assemblages of anomuran crustaceans in Ubatuba Bay, north coast of São Paulo state, Brazil. *Acta Biologica Venezuelica*, 18(4): 17-25.
- Fransozo, A.; Garcia R.B.; Mantelatto, F.L.M. 2003. Morphometry and sexual maturity of the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Crustacea, Anomura) from Brazil, *Journal of Natural History*, 37(3): 297-304.
- Fransozo, A.; Bertini, G.; Braga, A.A.; Negreiros-Fransozo, M.L. 2008. Ecological aspects of hermit crabs (Crustacea, Anomura, Paguroidea) off the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Aquatic Ecology*, 42: 437-448.
- Fransozo, A.; Fernandes-Goes, L.; Fransozo V.; Góes, J.M.; Cobo, V.J.; Teixeira, G.M.; Gregati, R.A. 2011. Marine Anomurans Decapoda) from the non-consolidated sublittoral bottom at Southeaster Coast of Brazil. *Crustaceana* (Leiden. Print), 84: 435-450.
- Frameschi, I.F.; Andrade, L.S.; Taddei, F.G.; Fransozo, V.; Fernandes-Goés, L.C. 2014. Assemblage of hermit crabs near coastal islands in southeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 9(1): 9-19.

- Gandolfi, S.M. 1996. Padrão de utilização de conchas e aspectos da reprodução de *Paguristes tortugae* e *Pagurus brevidactylus* (Decapoda, Anomura) em costões rochosos do Canal de São Sebastião, SP. Dissertação de Mestrado, Unicamp, 69 pp.
- Garcia, J.R.; Lopes, A.E.B.; Silvestre, A.K.C; Grabowski, R.C.; Barioto, J.G.; Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2018. Environmental characterization of the Cananéia coastal area and its associated estuarine system (São Paulo state, Brazil): Considerations for three Penaeoidean shrimp species. *Regional Studies in Marine Science*, 19: 9-16.
- La Barbera, M.; Merz, R.A. 1992. Postmortem changes in strength of gastropod shells: evolutionary implications for hermit crabs, snails, and their mutual predators. *Paleobiology*, 18: 367-377.
- Mantelatto, F.L.M.; Garcia, R.B. 2000. Shell utilization pattern of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Diogenidae) from Southern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 20(3): 460-467.
- Mantelatto, F.L.; Fransozo, A. 2000. Brachyuran community in Ubatuba Bay, Northern Coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Shellfish Research*, 19(2): 701-709.
- Mantelatto, F.L.; Alarcon, V.F.; Garcia, R.B. 2002. Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 22(2): 390-397.
- Mantelatto, F.L.; Meireles, A.L. 2004. The importance of shell occupation and shell availability in the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) population from the Southern Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 75 (1): 27-35.
- Mantelatto, F.L.M.; Bernardo, C.H.; Silva, T.E.; Bernardes, V.P.; Cobo, V.J.; Fransozo, A. 2016. Composição e distribuição de crustáceos decápodes associados à pesca do camarão-sete-barbas *Xiphopenaeus kroyeri* (Heller, 1862) no litoral norte do Estado de São Paulo [Internet]. *Boletim do Instituto de Pesca*, 42 (2): 307-326.
- Markham, J.C. 1968. Notes on growth patterns and shell-utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ophelia*, 5: 189-205.
- Mahiques, M.M.; Silveira, I.C.A.; Sousa, S.H.M.; Rodrigues, M. 2002. Post-LGM sedimentation on the outer shelf–upper slope of the northernmost part of the São Paulo Bight, southeastern Brazil. *Marine Geology*, 181(4): 387-400.

- Manzini, S.; Pinto, M.C.S.; Ghilardi, R.P.; Costa, R.C. 2016. Diversidade de Gastropoda em diferentes subambientes do Litoral dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro. Boletim XXVIII Congresso de Iniciação Científica da UNES.
- Martinelli, J.M.; Mantelatto, F.L. M. 1999. Shell utilization by the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Diogenidae) in Ubatuba Bay, Brazil. 1: 719-731. In: Schram, F. R. & J. C. Vaupel Klein (Eds.). Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Brill, Leiden.
- Melo, G.A.S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo, Editora Plêiade; p. 551.
- Mitchell, K.A. 1976. Shell selection in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Mar. Biol. 35(4): 335-346.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Pinheiro, M.A.A.; Santos, S. 1997. Anomuran species (Crustacea, Decapoda) in their ecological distribution at Fortaleza Bay sublittoral, Ubatuba, São Paulo, Brazil. Iheringia, 83: 187-194.
- Ohmori, H.; Wada, S.; Goshima, S.; Nakao, S. 1995. Effect of body size and shell availability on the shell utilization pattern of the hermit crab *Pagurus filholi* (Anomura: Paguridae). Crustacean Research, 24: 85-92.
- Oliveira, C.D.L.; Quirino, A.M.S.; Silva, E.A.; Costa, E.F.; Santos, D.S.; Menezes, A.N.C; Melo-Junior, M.; Silva, F.M.S. 2018. Shell choice and occupation by the hermit crab (Crustacea: Diogenidae) in laboratory environment. International Journal of Aquatic Biology, 6(2): 61-65.
- Pinheiro, M.A.A.; Fransozo, A.; Negreiros-Fransozo, M.L. 1993. Seleção e relação com a concha em *Isocheles sawayai* Forest; Saint Laurent, 1967 (Crustacea, Anomura, Diogenidae). Arquivos de Biologia e Tecnologia, Paraná, 36(4): 745-752.
- Reese, E.S. 1962. Shell selection behavior of hermit crabs. Animal Behaviour, London, 10: 347-360.
- Reigada, A.L.D.; Santos, S. 1997. Biologia e relação com a concha em *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Crustacea, Diogenidae) em São Vicente, SP, Brasil. Brazilian Archives Biology and Technology, Paraná, 40(4): 941-952.
- Rios, E.C. 1994. Sea shells of Brazil. Rio Grande do Sul. Fundação Cidade do Rio Grande, Instituto Acqua, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Universidade de Rio Grande, 2nd Ed; p. 368.

- Rutherford, J.C. 1977. Removal of living snails from their shells by a hermit crab. *The Veliger*, California, 19(4): 438-439.
- Pantaleão, J.A.F.; Carvalho-Batista, A.; Fransozo, A.; Costa, R.C. 2016. The influence of upwelling on the diversity and distribution of marine shrimp (Penaeoidea and Caridea) in two tropical coastal areas of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*, 763: 381-395.
- Pereira, P.H.C.; Zancaner, Jr.J; Jacobucci, G.B. 2009. Ocupação de conchas e utilização de microambientes por caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura) na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo. *Biotemas*, 22: 65-75.
- Purcell, J.E. 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 461-476.
- Sumida, P.Y.G.; Pires-Vanin, A.M.S. 1997. Benthic associations of the shelf break and upper slope off Ubatuba-SP, South-eastern Brazil. *Estuarine Coastal Shelfish Sciences*, 44: 779-784.
- Sampaio, S.R.; Masunari, S. 2010. Characterization of the occupied shells by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Decapoda, Diogenidae) at aixo Mirim tideflat, Guaratuba Bay, southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 82 (4). 833-842.
- Sant'Anna, B.S.; Zangrande, C.M.; Reigada, A.L.D.; Pinheiro, M.A.A. 2006. Shell utilization pattern of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Crustacea, Anomura) in an estuary at São Vicente, State of São Paulo, Brazil. *Iheríngia, Série Zoologia*, 96: 261-266.
- Souza, C. R. G. 2012. Praias arenosas oceânicas do estado de São Paulo (Brasil): síntese dos conhecimentos sobre morfodinâmica, sedimentologia, transporte costeiro e erosão costeira. *Revista do Departamento de Geografia, São Paulo. Volume Especial*, 308-371.
- Shih, H.T.; Mok, H.K. 2000. Utilization of shell resources by the hermit crabs *Calcinus latens* and *Calcinus gaimardii* at Keuting, southern Taiwan. *Journal of Crustacean Biology*, Kansas, 20(4): 786-795.
- Spight, T.N. 1985. Why small hermit crabs have large shells? *Researches on Population Ecology*, 27: 39-54.

- Stanski, G; Castilho, A.L. 2016. Reproductive biology of the South American endemic hermit crab *Isocheles sawayai* (Crustacea, Anomura) from the Southern coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 60: (2) 102-110.
- Stanski, G.; Carvalho, M.M.; Garcia, J.R.; Goncalves, G.R.L.; Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2018a. Geographical variation and local environment effects in the reproductive output and fecundity of the shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Decapoda: Caridea) in southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 62(2): 119-124.
- Stanski, G.; Silva, A.R; Castilho, A.L. 2018b. Characterization of epibionts associated with gastropod shells inhabited by *Isocheles sawayai* (Crustacea: Decapoda: Anomura) on the north coast of Santa Catarina, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 815-822.
- Taminato, R.; Fujikawa, A.; Barbosa, J.; Martin, P.S. 2009. Influência do Tamanho do Ermitão (Crustacea: Anomura) na Competição por Conchas. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Teoh H.W.; Hussein, M.A.S.; Chong, V.C. 2014. Influence of habitat heterogeneity on the assemblages and shell use of hermit crabs (Anomura: Diogenidae). *Zoological Studies*, 53: 1-9.
- Turra, A.; Leite, F.P.P. 2000. Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in an intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1): 39-44.
- Turra, A.; Denadai, M.R.; Leite, F.P.P. 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. *Marine Ecology Progress Series*, 286: 279-291.
- Vale, V.F; Moraes, S.A.; Brito, S.N.; Vanessa L. G.; Alencar, V.L.; Freire, F.A.M. 2017. Shell use by sympatric hermit crab species in a seasonally open coastal lagoon in Northeastern Brazil. *Marine ecology*, 38(5): 51-65.
- Worcester, S.E.; Gaines, S.D. 1997. Quantifying Hermit Crab Recruitment Rates and Megalopal Shell Selection on Wave Swept Shores. *Marine Ecology Progress Series*, 157: 307-310.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, 663 pg.

**CAPÍTULO III**

**GEOGRAPHICAL VARIATION ON FECUNDITY AND REPRODUCTIVE  
INVESTMENT OF *Loxopagurus loxochelis* (DECAPODA: ANOMURA:  
DIOGENIDAE) ALONG THE SOUTH-EASTERN COAST OF BRAZIL**

**Geographical variation on fecundity and reproductive investment of *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) along the south-eastern coast of Brazil**

**Abstract**

We aimed to study the fecundity and reproductive investment of *Loxopagurus loxochelis* distributed along the south-eastern coast of Brazil. In total, 66 ovigerous females were analysed, specifically, 20 from Macaé, 25 from Ubatuba and 21 from Cananéia littoral. The cephalothoracic shield length, fecundity and reproductive investment (Ubatuba 10.2%, Macaé 8.9% and Cananéia 7.5%) were different among the regions (ANCOVA,  $p < 0.05$ ), caused by different abiotic resources and environmental characteristics found in each sampling region. Cananéia was the region with the smallest individuals, also presenting low availability of adequate shells to hermit crabs, a condition that may have affected the growth and reproduction condition of the animals. Macaé has a continuous transport of nutrients such as nitrogen and phosphorus to the surface promoted by the Cabo Frio Upwelling zone, which may be a favourable condition for plankton production and, consequently, the extended “match/mismatch” adjustment of spawning females of *L. loxochelis*. We propose that the highest reproductive investment on the Ubatuba coast is a consequence of regional environmental scenarios of waters colder than the Cananéia region, i.e., females concentrate more energy to reproduce seasonally. Thus, we propose that patterns of *L. loxochelis*’ reproduction can change on a regional scale according to the local condition of shell supply and water temperature.

**Keywords:** Bycatch; trawling; Anomura; ecology; shells

## INTRODUCTION

A limiting factor (or limiting resource) for organisms is the designation given to the environmental parameter (biotic or abiotic) that effectively controls the growth of a population in a given ecosystem, limiting the development of the organism and thereby the size and distribution of the population. For most decapod crustaceans, the limiting factor may be space, temperature or nutrient availability (Bertini & Fransozo, 2004).

Another very important structure in the life of hermit crabs are empty gastropod shells, structures that constitute a fundamental resource for the protection of the non-calcified abdomen (Fotheringham, 1976). The strong association between hermit crabs and their shell has strongly influenced almost every aspect of their biology (Hazlett, 1981) because the use of the shell is one of the main reasons for their evolutionary success (Conover, 1978). In this way, the biology of gastropods constitutes a fundamental factor for hermit crabs, and the occupation of shells in the natural environment depends on the abundance of live molluscs on the site, the types, and sizes of shells available, as well as the intra and inter-specific competition by the shell (Ohmori & Wada, 1995).

Females are smaller than males, consequently they are disadvantaged in obtaining shells when they are in scarce supply (McLean, 1974; Rittschof, 1980). In addition, the availability of shells in the environment can also influence the choice of shell by hermit crabs. It is possible to find a pattern of shell utilization in one region and a completely different pattern elsewhere depending on the composition of gastropods (Scully, 1979).

Shell size has importance in the hermit's life, directly influencing its development. In very large shells the weight may require higher energy expenditure, whereas in small shells the internal volume would be more critical mainly for ovigerous

females, because the reduced internal volume can cause problems in the accommodation and oxygenation of the embryos produced by these crustaceans (Conover, 1976). Therefore, the size of the shell directly influences the growth of the animal and its reproductive potential when the females are incubating their offspring (Taminato *et al.* 2009; Ribeiro, 2013).

*Loxopagurus loxochelis* (Moreira, 1901) is a hermit crab endemic to the Atlantic coast of South America, distributing from Bahia to the Province of Mar del Plata, Argentina (Scelzo & Boschi 1973; Scelzo, 1976; Melo, 1999).

Studying species with a wide distribution and living in different environments makes it possible to understand how the species responds to environmental changes. In this sense, *L. loxochelis* is a good study tool because it is the third most prominent species in abundance and occurrence in the unconstrained substrate between the coastal region and 45m depth of the São Paulo coast (Ayres-Peres & Mantelatto, 2008). In addition, studies carried out in a comparative way on species that occur in a wide geographical area are tools of great importance to understanding the adaptive mechanisms related to different environmental conditions.

Egg volume is a characteristic feature of each species but may also vary within populations exposed to different environmental conditions. Similarly, reproductive investment and fecundity are important parameters for determining the reproductive potential of the species because they allow a better understanding of the forms of reproductive adaptation to environmental conditions (Sastry, 1983).

Fecundity is defined as the number of eggs externalized and fertilized in females as embryos, that is, it is an important measure of reproductive effort (Sastry, 1983; Bauer, 2004). The number of embryos can vary from tens to thousands in different species or in specimens of the same species inhabiting different regions (Bauer, 2004),

with the incubation varying from a few weeks in tropical species to several months in species living in higher latitudes (Sastry, 1983). Fertility has been recognized as an important ecological factor to be considered in the population studies of many species because it is directly linked to the reproductive potential of the species (Corey & Reid, 1991; Mantelatto & Fransozo, 1997).

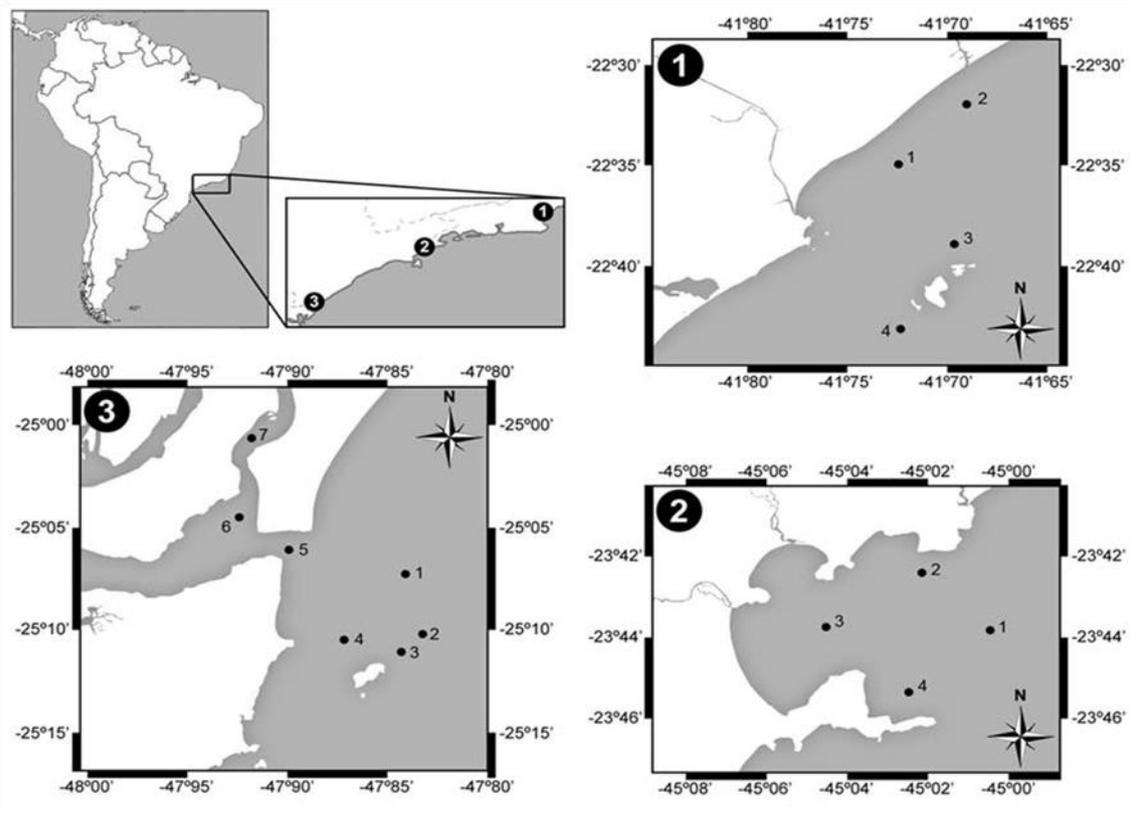
Reproductive investment is the proportion of resources of an organism that is allocated for reproduction at some time interval (Pianka & Parker, 1975; Brody, 1991) and it is possible to measure according to how much biomass the female invests in a spawning, e.g., through mature ovaries or newly exposed egg mass (Hartnoll, 2006). It is easier to determine the reproductive investment rate by egg mass parameter that has been used for decapods (Miranda *et al.* 2006; Torati & Mantelatto, 2008).

Therefore, the objective of this study was to analyse the reproductive investment, fecundity, size and volume of fertilized eggs, as well as to evaluate the relative effects of the shells used in the reproduction of the hermit crab *L. loxochelis*, inhabiting three regions with different environmental characteristics. Two tropical regions of Macaé (Rio de Janeiro) influenced by the upwelling and Ubatuba (São Paulo) region of faunistic transition, and the subtropical region Cananéia (São Paulo) were the focus of the study.

## **MATERIAL AND METHODS**

Sampling was carried out along the south-eastern coast. Hermit crabs were collected monthly from July 2013 to June 2014 in the regions of Macaé (RJ), Ubatuba (SP), and Cananéia (SP). Collection was standardized across the three sampled regions and involved the use of a shrimp boat equipped with double-rig nets. Sampling station sites were previously determined based on depth (5–20 m). All sampling areas were

recorded according to their geographical coordinates with a GPS (Global Positioning System) (Figure 1).



**Figure 1** - Representation of the three collection sites without scales: (1) Macaé (22° 37''S and 41° 78''W); (2) Ubatuba (23°55''S and 46°20''W); (3) Cananéia (25°53''S and 47°36''W) (Source: Adapted from Stanski *et al.*, 2018a).

After collection, ovigerous females (fertilized eggs attached to pleopodal setae) were frozen and transported to the laboratory, where they were removed from their shells, counted and identified according to Melo (1999). The cephalothoracic shield length (CSL) of ovigerous females was measured with a calliper (0.01 mm). The shells were identified (Rios, 1994; Gofas, 2014) and the internal volume was measured with a graduated pipette (Conover, 1978).

Embryos were carefully removed from the pleopods with fine needles, quantified using a manual counter, and then classified according to their embryonic development

as follows: stage I, high concentration of yolk and non-visible eyes; stage II, embryo eyes present and a lower concentration of yolk (Stanski *et al.*, 2018a). All subsequent analyses involved the measurement of only females with embryos in the initial stage of development (stage I), to avoid the analysis of those subject to egg losses (Terossi *et al.*, 2010).

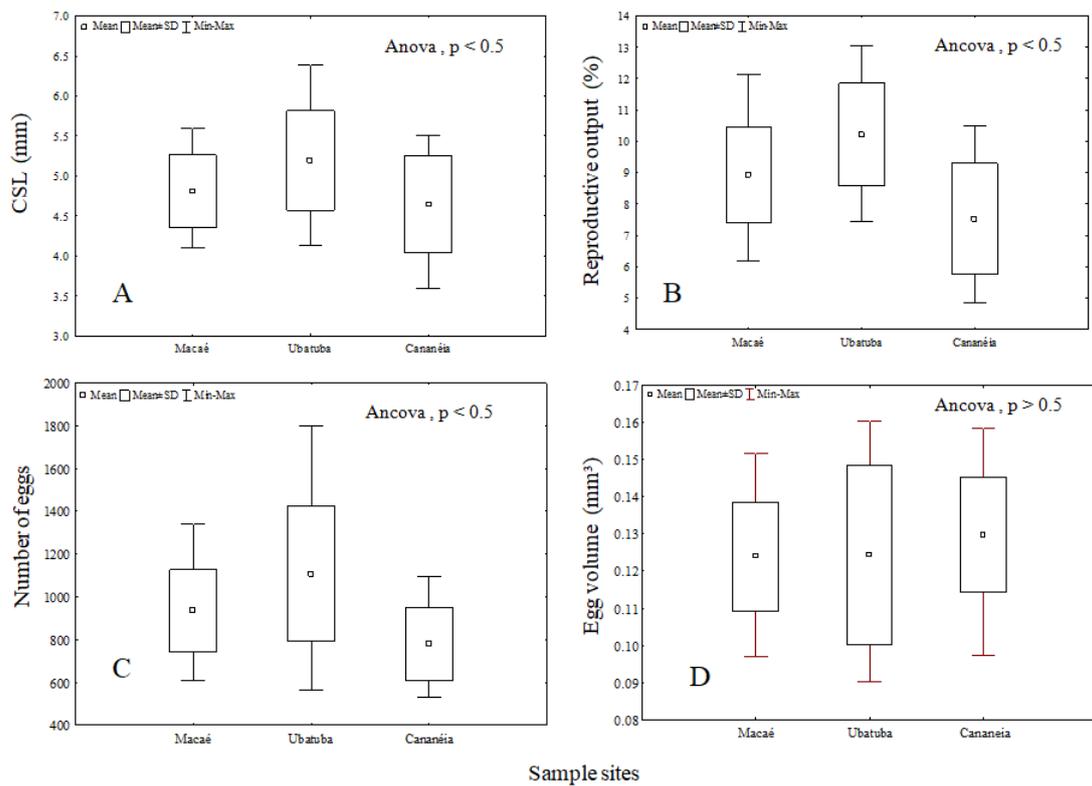
Fifteen embryos were randomly selected for the measurement of the smallest and largest egg axes, with these data then used to calculate egg volume as  $VO = (\pi(e1)^2.e2)/6$  (Turner & Lawrence 1979), where e1 represents the average of the larger axes and e2 represents the average of the smaller axes.

After counting, the females, as well as their respective masses of embryos, were placed in an oven (60 °C) for 48 h to obtain the dry weight of both the embryos and that of the females (without embryos), via the use of an analytical balance with a precision of 1 µg. Reproductive output (RO) was then calculated based on these two measurements as  $RO = \text{total mass of embryos}/\text{mass of female without embryos}$  (Clarke, 1987). Simple linear regression analyses were performed to establish the relationship between: fecundity vs CSL; egg volume vs CSL; reproductive output vs CSL; and egg weight vs female weight. Covariance analysis (ANCOVA), using CSL as covariance, was also applied to compare the number, embryo volume and reproductive output of the three populations sampled. During all statistical analyses, the assumptions of parametric tests were met, with the variable data square-root transformed because they did not present a normal distribution (Zar, 1999).

## RESULTS

A total of 66 ovigerous females of *Loxopagurus loxochelis* were analysed: 25 ovigerous females belonged to the region of Ubatuba, which presented the largest sizes (ANOVA,  $F = 6.30$ ,  $p = 0.003$ ) ranging from 4.1 mm to 6.4 mm of CSL; 20 ovigerous

females of Macaé with 4.1 mm up to 5.6 CSL; and 21 ovigerous females of Cananéia with sizes from 3.6 to 5.5 mm CSL. Females in Ubatuba had the highest average reproductive investment (10.2%) followed by Macaé (8.9%) and Cananéia (7.5%) (ANCOVA,  $F = 14.8$ ,  $p = 0.0005$ ). The same pattern occurred for the number of eggs, with the highest number in Ubatuba, ranging from 566 to 1,802 eggs, followed by Macaé with 610 to 1,342 and Cananéia with 530 to 1,097 eggs (ANCOVA,  $F = 4.8$ ,  $p = 0.01$ ). There was no difference in the populations between the three regions studied in terms of egg volume (ANCOVA,  $F = 2.4$ ,  $p = 0.09$ ) (Figure 2, Table 1).



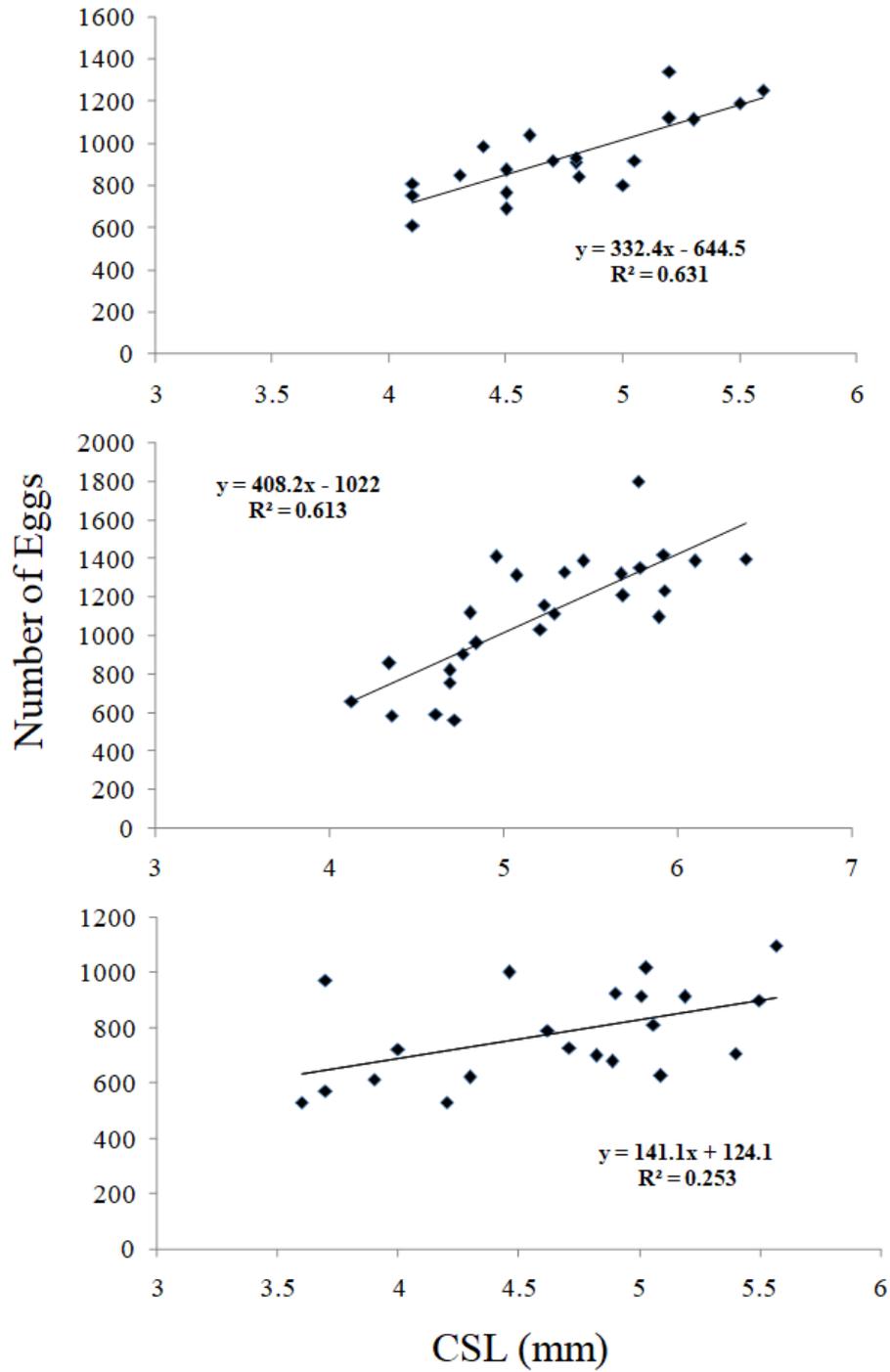
**Figure 2** - Variation in Cephalothoracic Shield Length (CSL) (A), reproductive output (B), number of embryos (C), and egg volume (D) of *Loxopagurus loxochelis* in the three studied regions (Macaé, Ubatuba e Cananéia).

**Table 1** - Female ovigerous of *Loxopagurus loxochelis*. Analysis of covariance (Ancova) and post-hoc Tukey test of the studied regions (Macaé, Ubatuba and Cananéia), Analysis of Variance (Anova) and post-hoc Tukey test of the studied regions. The  $p < 0.05$  indicates a significant difference in the size of the analyzed structures.

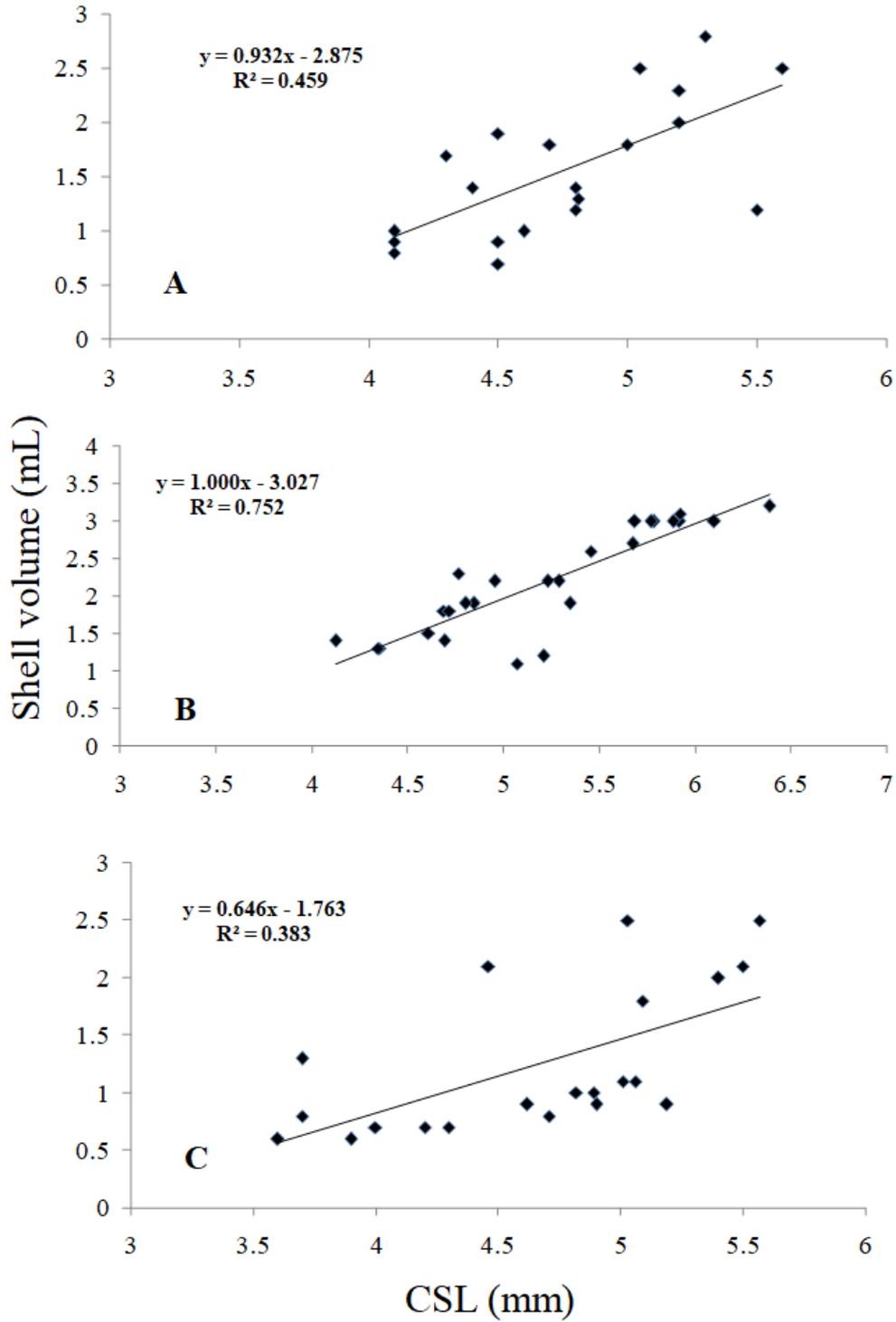
Variables	Ancova		Tukey		
	F	P	Mac-Uba	Mac-Can	Uba-Can
IR (%)	14.8	0.00	0.03	0.02	0.00
N° eggs	4.8	0.01	0.00	0.01	0.00
Vo (mm <sup>3</sup> )	2.4	0.09	-	-	-
	Anova		Tukey		
CSL (mm)	6.3	0.00	0.02	0.8	0.00

IR = reproductive output; N° eggs = number of egg; Vo = egg volume; CSL= Cephalothoracic Shield Length (CSL). Mac = Macaé; Uba = Ubatuba; Can = Cananéia.

In the linear regressions performed between the number of eggs and the size of the females (CSL), the ovigerous females of Macaé and Ubatuba presented high determination coefficients ( $R^2 = 0.61$  and  $R^2 = 0.63$ , respectively), different than Cananéia, which had a lower coefficient of determination ( $R^2 = 0.25$ ) (Figure 3). For shell volume vs CSL, the highest  $R^2$  was in Ubatuba, followed by Macaé and Cananéia (Figure 4). In relation to occupied shells, the ovigerous females of Macaé used *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767) shells, in Ubatuba the ovigerous females occupied *Buccinanops cochlidium* Dillwyn, 1817 and *Stramonita haemastoma* (Linnaeus, 1767). Cananéia was the region with the highest number of shells used by the ovigerous females, i.e., 6 species of gastropods shells: *Buccinanops cochlidium*, *Monoplex parthenopeus* (Salis Marschlins, 1793), *Olivancillaria urceus* (Röding, 1798), *Polinices hepaticus* (Röding, 1798), *Semicassis granulata* (Born, 1778) and *Stramonita haemastoma*.



**Figura 3** - Regression analysis between Cefalotorácico Shield Length (CLS) vs. number of eggs for ovigerous females of *Loxopagurus loxochelis* sampled in Macaé (A); Ubatuba (B); Cananéia(C).



**Figura 4** - Regression analysis between Cefalotorácico Shield Length (CLS) vs. Shell Volume for ovigerous females of *Loxopagurus loxochelis* sampled in Macaé (A); Ubatuba (B); Cananéia (C).

## DISCUSSION

The Ubatuba region presented the largest ovigerous females, highest IR and highest number of eggs, followed by Macaé and then Cananéia. The origin of dispersion of this species can explain the results. Unlike most species that prefer warmer periods to reproduce, *L. loxochelis* is a well-adapted species in cold waters in Argentina (Mantelatto *et al.*, 2004). This adaptation to cooler waters also was evidenced by Bertini *et al.* (2004) in Brazil with a reproductive peak of the species in winter (64%). Fransozo *et al.* (1998) and Martinelli *et al.* (2002) also found a higher proportion of *L. loxochelis* in the period with colder waters on the coast of São Paulo.

Thus, the reproduction of this species in the Brazilian coast in periods with cooler waters seems to be an evolutionary adjustment or an adaptive strategy to avoid the competition for resources, mainly shells, with other species of hermit crabs that occur in the region. This situation would diminish inter-specific competition, allowing the coexistence of a larger number of individuals in the same habitat and without overlapping niches (Begon *et al.*, 2006; Ayres-Peres & Mantelatto, 2008). It is noteworthy that hermit crabs do not perform the last metamorphosis of the larval stage until they have a shell available for their use (Hazlett, 1989; Worcester & Gaines, 1997), which highlights the importance of this resource for these animals.

The fact that larval nesting occurs during the winter can be advantageous to species because during this period there is a large deposition of small gastropod shells. In addition, adapting to a breeding season in winter can be compensated by the reduction of predators and/or competitors in the winter compared to summer (Fotheringham & Bagnall, 1976; Ayres-Peres & Mantelatto, 2008).

Another factor that may explain the difference in IR between Ubatuba and Macaé is the duration of the period of cooler waters. Ubatuba is a tropical region, where the

temperature varies little and the months in which the temperature decreases are concentrated in a restricted period of the year. In contrast, Macaé is located in an area subject to the upwelling phenomenon of Cabo Frio (RJ), which is characterized by ascending deeper cold waters (below 20 °C) to the surface of the ocean (Da Silva *et al.*, 2006), with cold waters during a good part of the year that are rich in nutrients, providing phytoplankton production and stimulating subsequent production of herbivorous zooplankton (Moreira da Silva, 1977; Gonzales-Rodriguez *et al.*, 1992; Garcia *et al.*, 2016). Marine decapod crustaceans can adjust their spawning period in periods with higher planktonic production in the water column (Garcia *et al.*, 2016), suggesting that offspring in the larval stage will exhibit greater developmental success due to increased food availability (plankton productivity), in accord with the match/mismatch theory proposed by Cushing (1975). In this way, we suggest that this environment with lower temperatures benefits species that have adapted to this condition. The food availability characteristics of upwelling areas support a more extended reproductive period with less energy expenditure at each spawning, which would result in a lower IR in Macaé than in Ubatuba. This presents a favourable period of lower temperatures for the development of larvae of *L. loxochelis*, consequently reproduction is more concentrated with a higher IR.

On the other hand, Cananéia is a subtropical region, and therefore a high reproductive investment was expected to maximize reproductive success in during the unique reproductive period (Stanski *et al.*, 2018a). However, it was the region that presented the lowest IR, a lower number of eggs, and the smallest ovigerous females. We suggest that the results found in Cananéia are directly related to the shell resource, i.e., shells occupied by the ovigerous females are not suitable for the animals and do not offer sufficient space for the development of a larger number of embryos, thereby

negatively influencing the offspring. Study of conditions by Angel (2000) through laboratory experiment concluded that when hermit crabs inhabit shells of an inadequate size the growth rate of these animals is reduced and reproduction is impaired.

Similar results were found by da Silva *et al.* (2018) studying the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) in Laje de Santos São Paulo Coast. According to the authors, the animals collected presented smaller size and lower IR when compared to studies with the same species (Negreiros-Fransozo *et al.*, 1991; Mantelatto & Meireles, 2004; Iossi *et al.*, 2005; Lima *et al.*, 2014). The difference founds were related to the shells used by the species in the Laje de Santos, which besides not being the same gastropods species of other studies cited, also did not present a sufficiently adequate structure for the development of the animal during reproduction.

Our results support the importance of the shell in the development of the animal. Cananéia was the region that presented the lowest  $R^2$  values in both shell volume vs CLS and in number of eggs vs CLS. In addition, Ecdysis does not occur in ovigerous females during the reproductive period, and they do not exchange shells (Stanski *et al.*, 2018b). Therefore, at the beginning of reproduction the females seek shells with large internal space for optimal development of the embryos, a hypothesis supported by the results of Mantelatto *et al.* (2002), who when studying *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933, found a positive correlation between fecundity and internal volume.

In this way, ovigerous females with shells suitable for their size will use a gastropod species that better suits their size and provides sufficient space for optimal development of the embryos, a condition found in Macaé and Ubatuba. Regions in which females used shells of one and two species of gastropod, respectively, had a higher  $R^2$ , different from Cananéia in which six gastropod species shells were used with a low  $R^2$ .

In this case, based on the low  $R^2$  found in Cananéia and the several types of shells used, we suggest that the individuals of this population are using shells of inferior quality compared to those they would use if the resource was abundant (Borjesson & Szelistowski, 1989), explaining the smaller size of the ovigerous females and the smaller IR.

However, not all the characteristics of a species are influenced by environmental conditions. Egg volume, for example, did not show any difference between the samples of the studied populations. The similarity between these values is due to the use of the same species in the study, because the egg size (volume) is controlled by exclusively genotypic and rarely phenotypic factors (Sastry, 1983).

Therefore, in this study the different environmental characteristics found in each sampling region, as well as different resources, mainly shells of gastropods, resulted in different reproductive patterns among the studied regions.

## REFERENCES

- Angel, J.E. 2000. Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 243: 169-184.
- Ayres-Peres, L.; Mantelatto, F.. 2008. Análise comparativa da estrutura populacional do ermitão endêmico do Atlântico Ocidental *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Anomura) em duas regiões do Estado de São Paulo, Brasil. *Iheríngia. Série Zoologia*, 98 (1): 28-35.
- Borjesson, D.L.; Szelistowski, W.A. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Cibanarius panamensis* Stimpson in a tropical mangrove estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 133: 213-228.
- Bauer, R.T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the Carideans. University of Oklahoma Press, Norman; p. 282.
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Bertini, G.; Fransozo, A.; Braga, A.A. 2004. Ecological distribution and reproductive period of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) on the northern coast of São Paulo State, Brazil. *Journal of Natural History*, 38(18): 2331-2344.
- Brody, M.S. 1991. Variation in reproductive output of the isopod, *Armadillidium vulgare*. In: Wenner A & Kuris A. *Crustacean Egg Production*. A.A. Balkema, Rotterdam. 171-180.
- Clarke, A. 1987. Temperature, latitude and reproductive effort. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 89-99.
- Conover, M.R. 1976. The influence of some symbionts on the shell selection behavior of the hermit crabs, *Pagurus pollicaris* and *Pagurus longicarpus*. *Animal Behaviour*, 24: 191-194.
- Conover, M.R. 1978. The importance of various shell characteristics to the shell - selection behavior on the hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 32:131-142.
- Corey, S.; Reid, D.M. 1991. Comparative fecundity of decapod crustaceans. The fecundity of thirty-three species of nine families of caridean shrimp. *Crustaceana*, 60(3): 270-294.
- Cushing, D.H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge: Cambridge University Press. 278 pages.
- Da Silva, G.L.; Dourado, M.S.; Candella, R.N. Sharples, D.J. 2006. Estudo preliminar da climatologia da ressurgência na região de Arraial do Cabo, RJ. [accessed 2018 July 25]. [http://www.enapet.ufsc.br/anais/ESTUDO\\_PRELIMINAR\\_DA\\_CLIMATOLOGIA\\_DA\\_RESSURGENCIA\\_NA\\_REGIAO\\_DE\\_ARRAIAL\\_DO\\_CABO\\_RJ.pdf](http://www.enapet.ufsc.br/anais/ESTUDO_PRELIMINAR_DA_CLIMATOLOGIA_DA_RESSURGENCIA_NA_REGIAO_DE_ARRAIAL_DO_CABO_RJ.pdf)
- Fotheringham, N. 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57(3): 570-578.
- Fotheringham, N.; Bagnall, R.A. 1976. Seasonal variation in the occurrence of planktonic larvae of sympatric hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 21: 279-287.
- Fransozo, A.; Mantelatto, F.L.M.; Bertini, G.; Fernandes-Gões, L.C.; Martinelli, J.M. 1998. Distribution and assemblages of anomuran crustaceans in Ubatuba Bay, north coast of São Paulo State, Brazil. *Acta Biologica Venezuelica*, 18(4):17- 25.

- Garcia, J.R.; Wolf, M.R.; Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2016. Growth and reproduction of the shrimp *Rimapenaeus constrictus* (Decapoda: Penaeidae) from the southeastern coast of Brazil. *Regional Studies in Marine Science*, 6: 1-9.
- Gofas, S. 2014. Gastropoda. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101> on 2015-03-02.
- Gonzales-Rodriguez, E.; Valentin, J.L.; Andre, D.L.; Jacob, S.A. 1992. Upwelling and pownwelling at Cabo Frio (Brazil): comparision of biomass and primary production responses. *Journal of Plankton Research*, 14(2): 289-306.
- Hartnoll, R.G. 2006. Reproductive investment in Brachyura. *Hydrobiologia*, 557(1): 31-40.
- Hazlett, B.A. 1981. The behavioral ecology of hermit crab. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:1-22.
- Hazlett, B.A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 119-128.
- Iossi, C.L.; Biagi, R.; Mantelatto, F.L. 2005. Egg production and shell relationship of the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Anomura: Paguridae) from southern Brazil. *Animal Biology*, 55: 111-121.
- Lima, D.J.M.; Cobo, V.J.; Aquino, M.A.B.; Fransozo, A. 2014. The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in south eastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 86(4), 1769-1782.
- Mantelatto, F.L.M.; Fransozo, A. 1997. Fecundity of the crab *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Decapoda, Brachyura, Portunidae) from Ubatuba region, São Paulo, Brazil. *Crustaceana*, 70(2): 214-226.
- Mantelatto, F.L.; Alarcon, V.F.; Garcia, R.B. 2002. Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil. *J Crust Biol.* 22(2):390-397.
- Mantelatto, F.L.; Martinelli, J.M.; Fransozo, A. 2004. Temporal-spatial distribution of the hermit crab *Loxopagurus loxochelis* (Decapoda, Anomura, Diogenidae) from Ubatuba Bay, São Paulo State, Brazil. *Revista de Biologia Tropical*, 52 (1): 47-55.
- Mantelatto, F.L.; Meireles, A.L. 2004. The importance of shell occupation and shell availability in the hermit crab *Pagurus brevidactylus* (Stimpson, 1859) (Paguridae) population from the Southern Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 75 (1): 27-35.

- Martinelli, J.M.; Mantelatto, F.L.; Fransozo, A. 2002. Population structure and breeding season of the South Atlantic hermit crab, *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from the Ubatuba region, Brazil. *Crustaceana*, 75(6): 791-802.
- Mclean, R.B. 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experientia*, 30: 206-208.
- Melo, G.A.S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral Brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. São Paulo, Editora Plêiade; p. 551.
- Miranda, I.; Meireles, A.L.; Biagi, R.; Mantelatto, F.L. 2006. Is the abundance of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) in the infralittoral region of southern Brazil determined by reproductive potential? *Crustacean Research*, 6(special number): 45-55.
- Moreira da Silva, A.D.C. 1977. Upwelling and its biological effects in Southern Brazil. *Publicações do Instituto de Pesquisa Marinha, Rio de Janeiro*, 112: 1-6.
- Negreiros-Fransozo, M.L.; Fransozo, A.; Hebling, N.J. 1991. Estrutura populacional e determinação do tamanho da concha em 4 espécies de ermitões (Crustacea, Decapoda, Anomura) do litoral paulista. *Biotemas*, 4(2): 135-148.
- Ohmori, H.; Wada, S. 1995. Effects of body size and shell availability on the shell utilization pattern of the hermit crab *Pagurus filholi* (Anomura: Paguridae). *Crustacean Research*, 24: 85-92.
- Pianka, E.R.; Parker, W.S. 1975. Age-Specific Reproductive Tactics. *American Naturalist*, 109(968): 453-464.
- Ribeiro, F.B. 2013. Ecologia e Biologia Reprodutiva de duas espécies de Caranguejos Ermitões (Decapoda: Anomura: Diogenidae): uma Abordagem Latitudinal. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Ceará, Brasil; p.102.
- Rios, E.C. 1994. Sea shells of Brazil. Rio Grande do Sul. Fundação Cidade do Rio Grande, Instituto Acqua, Museu Oceanográfico de Rio Grande, Universidade de Rio Grande, 2nd Ed; p. 368.
- Rittschof, D. 1980. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to simulated gastropod predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, 6:103-118.
- Sastry, A.N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg FJ, Vernberg WB (eds). *The Biology of Crustacea. Environmental adaptations*. New York, Academic Press, Inc. 8: 179-270.

- Scelzo, M.A. 1976. Larvas de los crustáceos decápodos anomuros identificados en las aguas marinas Argentinas. *Physis*, 35(90): 37-45.
- Scelzo, M.A.; Boschi, F.F. 1973. Aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los crustáceos decápodos anomura del Atlántico Sudoccidental, frente a las Costas Argentinas. *Trabalhos do V Congresso Latino Americano de Zoologia*, 1: 204-216.
- Scully, E.P. 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37: 139-152.
- Silva, A.R.; Galli, G.M.; Stanski, G.; Biasi, J.B.B.; Castilho, A.L. 2018. Reproductive and population aspects of *Pagurus brevidactylus* in the Marine State Park of Laje de Santos, Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 89: 815-822.
- Stanski, G.; Carvalho, M.M.; Garcia, J.R.; Goncalves, G.R.L.; Costa, R.C.; Castilho, A.L. 2018a. Geographical variation and local environment effects in the reproductive output and fecundity of the shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Decapoda: Caridea) in southeastern Brazil. *Invertebrate Reproduction & Development*, 62(2): 119-124.
- Stanski, G.; Silva, A.R.; Castilho, A.L. 2018b. Characterization of epibionts associated with gastropod shells inhabited by *Isocheles sawayai* (Crustacea: Decapoda: Anomura) on the north coast of Santa Catarina, *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 815-822.
- Taminato, R.; Fujikawa, A.; Barbosa, J.; Martin, P.S. 2009. Influência do Tamanho do Ermitão (Crustacea: Anomura) na Competição por Conchas. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (Machado G, Prado PIKL, Oliveira AA eds). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Terossi, M.; Wehrtmann, I.; Mantelatto, F.L. 2010. Interpopulation comparison of reproduction of the Atlantic Shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae). *J Crustac Biol.* 30(4):571–579.
- Torati, L.S.; Mantelatto, F.L. 2008. Uncommon mechanism of eggs incubation in the endemic southern hermit crab *Loxopagurus loxochelis*: how is this phenomenon related to egg production? *Acta Zoologica*, 89(1): 79-85.
- Turner, R.L.; Lawrence, J.M. 1979. Volume and composition of echinoderm eggs:

implications for use of eggs size in life-history models. In: Stancky SE. (ed). Reproductive Ecology of Marine Invertebrates. Belle W. Baruch Institute, 25- 40.

Worcester, S.E.; Gaines, S.D. 1997. Quantifying Hermit Crab Recruitment Rates and Megalopal Shell Selection on Wave Swept Shores. Marine Ecology Progress Series, 157: 307-310.

Zar, J.H. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Prentice Hall; p. 663.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Este trabalho dividido em três capítulos abordou aspectos ecológicos e reprodutivos de ermitões no substrato não consolidado ao longo do litoral Sudeste do Brasil.

No primeiro capítulo estudamos a composição de espécies e comparamos a diversidade entre Macaé, Ubatuba e Cananéia. Ubatuba apresentou os maiores índices de diversidade e maior riqueza, seguida por Cananéia e posteriormente Macaé. Essa alta riqueza em Ubatuba atribui-se por ser uma região de transição faunística, e um ambiente com muitos micro-habitats que além de favorecer a coexistência de muitas espécies também reduz a competição interespecífica. Em relação aos fatores ambientais; a temperatura foi o principal fator ambiental que apresentou influência na presença das espécies, outro fator abiótico que pode explicar a diferença de riqueza e diversidade entre as regiões é a abundância de conchas de gastrópodes disponíveis aos animais, as quais são vitais para a vida do ermitão. Das conchas de gastrópodes, Macaé apresentou a menor riqueza com apenas 13 espécies inferior a Cananéia (21 espécies) e Ubatuba (33 espécies). Portanto, os fatores abióticos locais influenciam na diversidade destas regiões e a condição de riqueza de espécies, o que corrobora nossa hipótese “As características ambientais de cada região influenciam significativamente os parâmetros de riqueza, diversidade e composição das espécies”.

No segundo capítulo analisamos o uso da concha pelo ermitão *Loxopagurus loxochelis*, espécie presente nas 3 regiões e com significativa abundância. Encontramos diferença entre as regiões no tamanho dos animais, tendo Ubatuba os maiores indivíduos, também a riqueza de conchas de espécies de gastrópodes utilizadas foram diferentes. Ubatuba foi à região que apresentou maior número de espécies de conchas de gastrópodes utilizadas, também foi à região onde ocorreram os melhores ajustes entre os parâmetros analisados dos animais e das variáveis das conchas utilizadas, condição que evidencia conchas adequadas para o animal nessa região. O tamanho corporal e as variáveis analisadas dos quelípodos não diferiam nas populações de Macaé e Cananéia, e nas regressões com todas as conchas ocupadas por região, ambas apresentaram baixos valores de  $R^2$  melhorando consideravelmente o valor desse parâmetro quando utilizado apenas as conchas mais ocupadas. Mediante esses resultados sugerimos que tanto em Macaé como Cananéia a disponibilidade de conchas é baixa ou aquelas existentes não são adequadas para *L. loxochelis* interferindo no crescimento dessas populações. Portanto, nossos resultados corroboram nossa hipótese: “riqueza diferente de conchas de espécies de gastrópodes entre regiões influencia o desenvolvimento do ermitão”.

No terceiro capítulo analisamos fêmeas ovígeras das 3 regiões (Macaé, Ubatuba e Cananéia). Encontramos diferenças no comprimento da carapaça, na fecundidade e o investimento reprodutivo entre as regiões. Sugerimos que essas diferenças sejam reflexo das características ambientais e recursos diferentes encontrados nos ambientes de coleta. Cananéia apresentou as menores fêmeas ovígeras possivelmente causados pela baixa disponibilidade de conchas adequadas nessa região que afetaram o crescimento e a reprodução dos animais, Macaé, está localizada em uma região que o efeito de ressurgência de Cabo Frio influencia as condições ambientais locais, o que garante ao local a presença de expressiva quantidade de nutrientes e baixas temperaturas na maior

parte do ano, condição favorável para a reprodução de *L.loxochelis*. Por outro lado, *L.loxochelis* apresentou um maior investimento reprodutivo em Ubatuba e sugerimos que isso seja causado pela pouca variação de temperatura durante o ano, e como a espécie estudada direcionada a reprodução para épocas mais frias, a reprodução em Ubatuba é mais sazonal, refletindo com maior gasto energético para favorecer o sucesso reprodutivo da espécie.

Dessa maneira, o uso diferencial das conchas de gastrópodes pelas espécies de ermitões encontradas de acordo com a disponibilidade do ambiente, reforça a importância desse recurso para a vida desses animais, pois em locais onde esse recurso é escasso o potencial reprodutivo da espécie é afetado, caso de Cananéia. Ademais, a composição de espécies distinta por região é devido ao cenário ambiental regional modulado pelo tipo de regime de massas de água e intensidade no aporte de águas estuarinas, distinto por região. Nossa hipótese “o período reprodutivo de uma espécie com ampla distribuição tende a ser mais concentrado (sazonal) quanto maior a amplitude de variação dos fatores ambientais, pois a espécie direciona a periodicidade reprodutiva para épocas com condições ambientais mais favoráveis ao desenvolvimento dos embriões e larvas.” Não foi corroborado.

Portanto, esse estudo contribuiu com informações abrangentes no âmbito em estudar a biodiversidade e a dinâmica populacional de ermitões estabelecidos em diferentes condições ambientais. De um modo geral, Ubatuba apresentou as mais favoráveis condições ambientais para estabelecimento e desenvolvimento tanto no desenvolvimento, disponibilidade de conchas, como nos aspectos reprodutivos dos ermitões. Além de um melhor conhecimento da distribuição temporal de todas as espécies encontradas, o estudo também mostrou que as espécies presentes nessas

regiões reagem de maneira diferente, frente às variações ambientais, o que evidencia ainda mais o sucesso do grupo em ocupar locais com características abióticas diferentes.