

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



200 329 865

**ATRAÇÃO DE *Pagurus criniticornis* DANA, 1852 (DECAPODA, ANOMURA,
PAGURIDAE) PARA EVENTOS DE PREDACÃO SIMULADA**

ESTEVIÃO CARINO FERNANDES DE SOUZA

ORIENTADORA: PROF.ª DR.ª FOSCA PEDINI PEREIRA LEITE

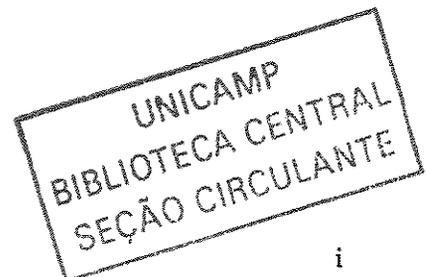
Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Estevião Carino Fernandes
de Souza
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fosca Pedini Pereira Leite

**Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia para a obtenção do título
de Mestre em Ecologia.**

Campinas - SP

Mai - 2003



UNIDADE	D. C.
Nº CHAMADA	50892
V	EX
TOMBO BCI	55585
PROC.	16-124103
C <input type="checkbox"/>	D <input checked="" type="checkbox"/>
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	
Nº CPD	

CM001BB607-8
BIBID 300665

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

So89a **Souza, Estevão Carino Fernandes de**
Atração de *Pagurus criniticornis* Dana, 1852 (Decapoda, Anomura, Paguridae)
para eventos de predação simulada / Estevão Carino Fernandes de Souza. --
Campinas, SP:[s.n.], 2003.

Orientadora: Fosca Pedini Pereira Leite
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1.Ecologia. 2.São Sebastião (SP)- - Aspectos ambientais. 3.Ermitão.
I.Leite, Fosca Pedini Pereira. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

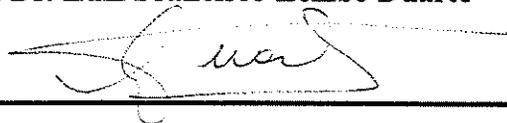
Data da Defesa: 12 / 05 / 2003

Banca Examinadora

Prof.ª Dr.ª Fosca Pedini Pereira Leite (Orientadora)



Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte



Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka



Prof.ª Dr.ª Cláudia Alves de Magalhães





**À minha irmãzinha, Luciana,
que chegou lá em casa em 2000
para mudar a vida de todos,
para sempre.**



AGRADECIMENTOS

"Assim como falham as palavras quando querem exprimir qualquer pensamento, assim falham os pensamentos quando querem exprimir qualquer realidade (...)"

(Alberto Caeiro)

Muitas pessoas me ajudaram muito em muita coisa! Por isso, não poderia deixar de agradecê-las neste momento. Obrigado:

À Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite, pela orientação deste trabalho e por ter me agüentado todo este tempo desde o início do projeto em 1999.

Ao Alex, pela amizade, apoio, sugestões e críticas em todas as fases deste trabalho, desde a coleta piloto.

Aos meus pais, João Alfredo e Lúcia, pela compreensão, apoio e pelo amor incondicional.

À Lê, pelo carinho, amor e compreensão em todos os momentos.

Ao Arthur, Araca, Alex e Márcia, Rei e Dani, e Cláudia, pela amizade e por compartilharmos projetos, ideais e sonhos que estamos perseguindo...

À direção e aos funcionários do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP), pelo apoio logístico que permitiu o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Elso, Zéilto, Adriano e Rafa, sempre dispostos a ajudar no que fosse preciso.

Ao Elias e ao Paulo, que sempre davam um jeito pras coisas funcionarem, principalmente a pia e a torneira da sala 5.

Às cozinheiras do CEBIMar, Dininha, Aurinha, Fatinha e Claucinha, né chefe!

Aos 1302 ermitões que "se prontificaram" a participar deste trabalho, e principalmente, aos 31 que morreram (prefiro pensar que eles deram suas vidas pelo progresso da ciência!).

Ao Elso e Zaharenko, pelas "missões" no Araçá.

Aos amigos Zaharenko (homem-ependorf), Ulió, Otto (homem-bom), Maria, Cyntia, Gustavo, Alessandra, Jana, Léo Anjo, Seu Marção, Gibran, Gamela, Gajo, Juan, Helena, Alice e Roberta, pelo convívio no CEBIMar nas épocas de trabalho de campo que certamente tornaram mais agradáveis as semanas passadas em São Sebá.

Ao Fazendão, Fifo's, bares e restaurantes da rua da praia, noites em Ilha Bela, às cervejas, rodízio de pizza de quarta-feira, sorvete no Rocha, esfihas no Mr. Sheik, fim de tarde em Guaecá e Barequeçaba e tantos outros lugares que também tornaram mais agradáveis as semanas passadas em São Sebá.

Ao povo do laboratório e agregados, Danishe, Mitrash, Lili, Lú, Elissaine, Silvana, Carol, DaniBoy, Rebecca, Ilana, Cau, Thais, Rita, Adriana, Renata, Dri, Camila, Flávia, Karina, Danilo, Renato, Carioca, Aline e Mary Angel, pelo dia a dia nestes anos de trabalho.

À Bete Bolete, Ritinha, Marisinha e Adam pela amizade e pela companhia nos tempos de “Virgílio Dalbem, 265”.

Ao povo do Labomar onde comecei na biologia marinha, Cecília, Tati, Marcinha, Alexandra, Paulão, Érica, Jolnnye, Lili, Lara, Eliane, Margarete, “a maga dos computadores” Silvana e Mônica.

Aos amigos desde os idos de 95, Horácio, Piriquito, Fofa, Sussú, Taninha, Nandinha, Roxinho, Joni, Alex, Fábio, Ed, Allan, Alik, Ana, Shau, Carolzinha, Tibúrcio, Béia, Jú, Patrícia, Andréa, Xaxá, Careca, Arthur, Araca, Marcinha, Lalas, Raquel, Geórgio, Helô, Spéglis, Dênis, Karina, Sônia, Flavinha, Marisa, Pedro, Glenda, Ângela Midori, Digão, Karla, Fernandinha, Baku, Rubão, Janduí, Glauquito, BZ, Zé do Brejo (certamente já esqueci vários), Renato, Lima. E depois Tati, Carlinha, Ana, Paquistroma, Aninha, Vanini, Paula Pira, Silvinha, Dúzia, Keka, Rossano, Patrick, Miúdo, Patrícia, Rafaelzão, Kubota, Raimundo, Kaína, Cogni, Teresa, Juzinha, Mick Dandee, Aluana, Gustavo, Léo, Humberto, Pirata, Dudu, Marcelo Adalberto (ou será Adalberto Marcelo???), Tiago e Lú, Betinha, Ritinha, Nakano, Edu, Christiano, Hipólito, Rogner, Tata, Vivi (certamente já esqueci muitos), Dani Fófis, Pit, Mit, Rach, Claudião, Klelinha, Flavião e Keka, Alexandre, Véro, Arlindo, Flávia, Breiloca, Adrianinha, André, Kico, Fran, Paiva, Márcio, Samanta, Mário, Soraia, Natália, Marção, Jiva, Tereza-mãe e aos muitos que não estão neste pequeno apanhado, não por não merecerem, mas por esquecimento porque estou atrasado pra entregar esta dissertação!!!

Aos dias e/ou tardes e/ou noites no Bello, futebol no gramado, répiateurs, festas, shows e tudo mais que eu e o povo do pequeno apanhado aí de cima fizemos nestes anos de Unicamp.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa (Processo 99/11233-7) que permitiu a realização deste projeto.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa (FAEP), pela concessão do Auxílio-ponte para finalização da dissertação.

Aos colegas, professores e funcionários do Departamento de Zoologia pela convivência e colaboração na realização deste trabalho.

Aos membros da pré-banca, Profs. Drs. A. Cecília Z. Amaral, Marcel Okamoto Tanaka e Luiz Francisco Lembo Duarte, pelas sugestões e críticas valiosas por ocasião da análise prévia.

À Prof.^a Dr.^a Cláudia Alves de Magalhães pelo exemplo a ser seguido, pelo apoio de sempre e por todas as sugestões, críticas e comentários na análise prévia.

Ao Juca, que sem saber me incentivou a escrever este projeto com seu trabalho de iniciação científica.

À Unicamp, por um ensino público – gratuito e de qualidade.

“Existem muitas hipóteses na ciência que são erradas. Isso é perfeitamente correto; elas são a abertura para descobrir o que é certo. A ciência é um processo autocorretivo. Para serem aceitas, novas idéias devem sobreviver aos mais rigorosos padrões de evidência e escrutínio”.

(Carl Sagan)

“Ciência não é uma perseguição insensível de informação objetiva. É uma atividade humana criativa, seus gênios agindo mais como artistas do que processadores de informação”.

(Stephen Jay Gould)

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	7
OBJETIVOS	13
ÁREA DE ESTUDO	14
MATERIAL E MÉTODOS	16
Procedimento de avaliação dos ermitões e suas conchas	16
Experimento 1. Seleção de conchas por <i>Pagurus criniticornis</i> em laboratório	17
Condição e adequação das conchas de <i>Cerithium atratum</i> utilizadas por <i>Pagurus criniticornis</i> numa população natural	19
Experimento 2. Atração de <i>Pagurus criniticornis</i> para eventos de predação simulada na natureza	20
2.1. Atração para iscas do gastrópode <i>Cerithium atratum</i>	20
2.2. Atração para 3 diferentes tipos de iscas: gastrópode (<i>C. atratum</i>), ermitão (<i>P. criniticornis</i>) e bivalve (<i>Anomalocardia brasiliana</i>)	21
2.3. Avaliação da adequação das conchas ocupadas pelos ermitões atraídos para iscas do gastrópode <i>C. atratum</i>	22
Relevância do método utilizado na amostragem e avaliação dos ermitões e suas conchas	23
RESULTADOS	24
Experimento 1. Seleção de conchas por <i>Pagurus criniticornis</i> em laboratório	24
Condição e adequação das conchas de <i>Cerithium atratum</i> utilizadas por <i>Pagurus criniticornis</i> numa população natural	30
Experimento 2. Atração de <i>Pagurus criniticornis</i> para eventos de predação simulada na natureza	36
2.1. Atração para iscas do gastrópode <i>Cerithium atratum</i>	36
2.2. Atração para 3 diferentes tipos de iscas: gastrópode (<i>C. atratum</i>), ermitão (<i>P. criniticornis</i>) e bivalve (<i>Anomalocardia brasiliana</i>)	41
2.3. Avaliação da adequação das conchas ocupadas pelos ermitões atraídos para iscas do gastrópode <i>C. atratum</i>	42
DISCUSSÃO	43
Seleção de conchas por <i>Pagurus criniticornis</i> em laboratório	43
Condição e adequação das conchas de <i>Cerithium atratum</i> utilizadas por <i>Pagurus criniticornis</i> numa população natural	46
Atração de <i>Pagurus criniticornis</i> para eventos de predação simulada na natureza	48
CONCLUSÕES	57
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58

RESUMO

Os ermitões são crustáceos decápodes que ocupam conchas de gastrópodes para obter proteção contra predadores e dessecação. A concha é trocada periodicamente devido à deterioração ou ao crescimento do ermitão. Eles podem encontrá-las vazias, no ambiente, obtê-las através da troca direta com outros indivíduos ou nos chamados eventos de predação de gastrópodes. Nestes eventos, substâncias químicas orgânicas são liberadas pela carne dos gastrópodes mortos sinalizando para os ermitões a disponibilidade de uma concha vazia. Neste trabalho estudou-se a atração do ermitão *Pagurus criniticornis* para eventos de predação simulada, em experimentos na natureza e em laboratório, com o objetivo de testar duas hipóteses: (1) indivíduos em conchas de baixa adequação, piores condições e mais danificadas, seriam mais atraídos para eventos de predação simulada e (2) ermitões não seriam igualmente atraídos para eventos de predação que contivessem diferentes tipos de isca, isto é, que haveria uma especificidade ao sinal químico. *Pagurus criniticornis* é um ermitão comum da região entremarés e infralitoral raso da região do Araçá (São Sebastião, SP) e utiliza preferencialmente, neste local, conchas do gastrópode *Cerithium atratum*. Os ermitões amostrados foram medidos, pesados e identificados quanto ao sexo. A adequação (“SAI”) e condição das conchas ocupadas também foram avaliadas. Tamanho e peso dos ermitões, peso, condição e adequação de suas conchas foram comparados entre indivíduos atraídos e não-atraídos da população. Machos e fêmeas apresentaram relações distintas com a concha selecionada. Ermitões atraídos para as iscas apresentaram mesmo tamanho e peso dos indivíduos da população, porém ocuparam conchas mais leves. Por isso, apresentaram valor de SAI menor, isto é, ocuparam conchas inadequadas, menores que as ideais. Além disso, estas conchas eram mais danificadas e mais incrustadas por epibiontes do que as conchas ocupadas pelos indivíduos da população do Araçá. Os ermitões foram atraídos preferencialmente para iscas de gastrópodes esmagados em comparação com iscas de ermitões e bivalves, o que representa uma evidência indireta de que existe uma especificidade ao sinal de atração. Os resultados deste estudo mostraram que ermitões em conchas inadequadas e em piores condições foram mais atraídos para eventos de predação de gastrópodes. Neles, os ermitões podem trocar suas conchas ruins por uma mais adequada ou em melhores condições.

ABSTRACT

Hermit crabs are decapods crustaceans that occupy empty gastropod shells to obtain protection against predators and desiccation. They must periodically obtain new shells because of crab growth and deterioration of shells. New shells are obtained by chance encounter of an empty shell, by shell exchange with another hermit crab, and by attending gastropod predation events. In these events, the flesh of dead or dying gastropods liberates organic chemical substances signaling to hermit crabs the possibility of obtaining new shells. *Pagurus criniticornis* attraction by simulated gastropod predation was studied in laboratory and field experiments with the objective of testing two hypotheses: (1) individuals in shells of low adequacy, poorer conditions and more damaged would be more attracted to simulated predation events and (2) that hermit crabs would not be equally attracted to predation events containing different types of baits (e.g. there would be a specificity in the response to particular chemical signals). *Pagurus criniticornis* is a hermit crab common to the intertidal and shallow sub tidal zone of the Araçá region, São Sebastião, SP and uses mainly shells of the gastropod *Cerithium atratum* in this local. Collected hermit crabs were measured, weighed, identified in relation to sex and evaluated in relation to the adequacy and condition of their shells. The size and weight of the hermit crabs, the weight, condition and the adequacy index (“SAI”) of its shells were compared between attracted and non-attracted individuals of the population. Males and females differed in their selection of shells. Attracted hermit crabs were the same size and weight as the population on average, but occupied lighter shells. As a result, these crabs displayed smaller values of SAI, showing that they occupied inadequate, smaller shells than ideal. In addition, the shells occupied by attracted hermit crabs had more physical damage and higher levels of encrustation by epibionts than average. Hermit crabs were mainly attracted to bait of crushed gastropods when compared with conspecific and bivalve ones representing indirect evidence that exists specificity of the attraction sign. The results of this study show that hermit crabs attracted to gastropod predation events occupy non-ideal and more damaged shells and that these events represent for them the opportunity to change their shells for a better one.

INTRODUÇÃO

Os ermitões formam um grupo bem sucedido de crustáceos decápodes com cerca de 900 espécies incluídas em 122 gêneros. Pertencem a infraordem Anomura e estão distribuídos em 7 famílias: Paguridae, Diogenidae, Parapaguridae, Coenobitidae, Pylochelidae, Pylojacquesidae e Lithodidae. Estes animais são caracterizados por apresentarem abdome assimétrico com exoesqueleto não esclerotizado. A principal característica que distingue estes organismos dos demais anomuros é que a maioria das espécies de ermitões utiliza conchas vazias de gastrópodes como abrigos móveis. Os ermitões originaram-se, provavelmente, de ancestrais que habitavam fendas em rochas e perderam evolutivamente a esclerotização abdominal para melhor se adequar a este tipo de abrigo. Estes organismos então passaram a utilizar conchas vazias de gastrópodes para abrigar o abdome, o que lhes permitiu conquistarem os diferentes ambientes que ocupam hoje (McLaughlin, 1983).

As conchas de gastrópodes são a principal forma de proteção do abdome utilizada pelos ermitões. Contudo, algumas espécies podem ainda ocupar outros tipos de abrigos como esponjas ou conchas cobertas por esponjas (Abrams *et al.*, 1986), tubos de poliquetas (Caine, 1980; Gherardi & Cassidy, 1994, 1995), conchas de escafópodes (Hazlett, 1966a) e de gastrópodes vermetídeos (Zibrowius, 1978).

Os ermitões são organismos cosmopolitas que ocorrem principalmente no ambiente marinho onde ocupam substratos lodosos, arenosos e rochosos. Neste ambiente, estão amplamente distribuídos desde a região entremarés até grandes profundidades (4500m) (Selbie, 1921 *apud* Lancaster, 1988). Há algumas espécies tipicamente terrestres e outras adaptadas às baixas salinidades das águas estuarinas, além de uma espécie (*Clibanarius fonticola*) exclusivamente de água doce (McLaughlin & Murray, 1990).

As principais fontes de nutrientes são detritos e a maioria das espécies de ermitões é considerada detritívora onívora (Hazlett, 1981a; Schembri, 1982). Muitos se alimentam de pedaços macroscópicos de animais (Hazlett, 1981a), tanto mortos (Hazlett, 1979) quanto vivos (McLaughlin & Bailey-Brock, 1975). Tendem a ser consumidores oportunistas. Podem apresentar hábitos alimentares incomuns como mergulhar a quela dentro da cavidade gástrica de anêmonas para remover o material parcialmente digerido (Brightwell,

1951) e apresentar canibalismo, muito comum em algumas espécies (Hazlett, 1972). Outras espécies, como *Isocheles wurdemani*, são filtradoras, possuindo adaptações relacionadas com a morfologia antenal para capturar material orgânico em suspensão (Caine, 1978).

A evolução do comportamento de utilizar conchas, nos ermitões, foi acompanhada de várias modificações morfológicas do plano corporal básico dos decápodes anomuros. Todas as modificações permitiram que o animal se acomodasse no interior da concha e se ancorasse nela. As modificações mais marcantes foram: assimetria do abdome, caracterizada pelo enrolamento dextrógiro e a existência de apêndices em apenas um dos lados do abdome; perda da esclerotização do exoesqueleto que cobre o abdome; redução do quarto par de pereiópodos (o quinto já é reduzido em todos os Anomura) (Ruppert & Barnes, 1994).

As adaptações para usar conchas de gastrópodes como abrigo foram tão severas ao longo da evolução dos ermitões, que os tornou extremamente vulneráveis quando não estão habitando uma concha. Por isso, os ermitões que ocupam exclusivamente conchas de gastrópodes não possuem alternativas ao seu uso e, para eles, as conchas são um recurso essencial para a sobrevivência. Por esta razão e por serem utilizadas ao longo de toda a vida, as conchas de gastrópodes exercem influência sobre muitos aspectos da história de vida dos ermitões. Em primeiro lugar, como eles possuem um abdome mole e não esclerotizado, as conchas proporcionam proteção contra a abrasão com o substrato. Além disso, também conferem proteção contra predadores (Hazlett, 1966a; Reese, 1969; Bertness, 1981a; Taylor, 1981), pois várias características da concha como tamanho, peso, forma da abertura, ornamentações externas podem ser muito eficazes para evitá-los (Vance, 1972b; Bertness & Cunningham, 1981). A concha também fornece proteção contra a dessecação (Turra & Denadai, 2001). Ermitões terrestres e que vivem na região entremarés enfrentam condições extremas de exposição ao ar e sol. Para se proteger, retraem na concha e mantêm um microclima úmido que possibilita a manutenção da temperatura corporal e o controle das taxas de evaporação e dessecação (Reese, 1969). Além disso, estes ermitões têm a capacidade de armazenar água dentro da concha (Seurat, 1904 apud Reese, 1969; McMahon & Burggren, 1979; Bertness, 1981a).

O tipo de concha ocupada por um ermitão influencia sua taxa de crescimento. Conchas leves e com grande volume interno permitem taxas de crescimento maiores do que conchas pesadas e com pequeno volume interno (Markham, 1968; Fotheringham, 1976a,

1976b; Bertness, 1981b, 1981c, 1981d). Existe uma interação forte entre ermitões e suas conchas durante a ontogenia; o tamanho e forma da concha influenciam o tamanho e forma do corpo do ermitão (Blackstone, 1985; Turra, 2003).

A concha utilizada influencia alguns aspectos do comportamento do ermitão, como a mobilidade (Reese, 1962; Hazlett, 1966a, 1981b) e a seleção de substrato (Rittschof *et al.*, 1995). O uso de conchas de tamanho inapropriado também pode aumentar sua agressividade (Hazlett, 1970a; Grant & Ulmer, 1974; Scully, 1983; Rittschof *et al.*, 1995). Nesta condição, o ermitão procura ativamente uma concha maior e, não encontrando uma vazia, tenta obter uma que já está ocupada (geralmente por um coespecífico). Muitas vezes, esta disputa envolve agressões físicas (Hazlett, 1966a).

A concha também influencia aspectos da reprodução dos ermitões, como a fecundidade. Ermitões que ocupam conchas inadequadas tendem a produzir menos ovos (Childress, 1972; Fotheringham, 1980; Wilber, 1989; Elwood *et al.*, 1995). Conchas de volume interno pequeno dificultam a acomodação e oxigenação de desovas grandes (Fotheringham, 1976a), enquanto conchas leves e de volume interno grande permitem a acomodação de desovas maiores (Bertness, 1981b). Em uma população de ermitões, a atividade reprodutiva (número de fêmeas ovadas presentes) também pode ser influenciada pelas conchas utilizadas. Bertness (1981d) mostrou que fêmeas que ocupam conchas relativamente pequenas que impedem o crescimento, reproduzem-se mais freqüentemente do que fêmeas em conchas maiores.

A abundância de ermitões nas populações naturais pode ser alterada pela quantidade de conchas vazias no ambiente, já que elas são essenciais para sua sobrevivência (Hazlett, 1970b; Bach *et al.*, 1976; Raimondi & Lively, 1986). Vários estudos mostraram que flutuações nas populações naturais de gastrópodes, e conseqüentemente no número de conchas vazias disponíveis, são seguidas por alterações na abundância de ermitões (Vance, 1972a; Spight, 1977; Wilber & Herrnkind, 1984).

Os ermitões trocam periodicamente de concha devido ao seu crescimento (Hazlett & Herrnkind, 1980; Rittschof, 1980a) e alterações na condição e adequação das conchas utilizadas, provocadas por predadores ou epibiontes (Hazlett, 1981a; McLean, 1983; Wilber & Herrnkind, 1984). Como são incapazes de obtê-las diretamente de animais vivos (ver Randall, 1964 e Rutherford, 1977 para exceções), os ermitões obtêm conchas basicamente

de quatro formas na natureza:

(1) Podem encontrar uma concha e passar a utilizá-la imediatamente. Entretanto, conchas vazias e de boa qualidade normalmente são escassas no ambiente (Vance, 1972a; Kellogg, 1976; Hazlett, 1981a; Gherardi, 1990), pois são facilmente soterradas no substrato e sofrem danos através da erosão (Wilber & Herrnkind, 1984; Spight, 1985);

(2) Podem obter conchas através de trocas intra ou interespecíficas decorrentes de competição (Hazlett, 1978; Bertness, 1981e, 1981f). Como se trata de um recurso necessário a todos os indivíduos, sejam eles da mesma espécie ou não, os ermitões competem pela obtenção de conchas de gastrópodes. A competição pode ser por interferência e por exploração (Hazlett, 1966a, 1970b; Bach *et al.*, 1976; Abrams, 1980; Bertness, 1981e; Turra, 2003). A competição por interferência é caracterizada pelos ermitões exibirem disputas por conchas (que podem ser ritualizadas ou lutas com agressões mútuas) ou expulsarem outros ermitões do micro-ambiente que ocupam. Já a competição por exploração está associada com a habilidade das diferentes espécies em localizar e ocupar conchas de gastrópodes. Entretanto, a habilidade dos ermitões em competir por exploração parece estar inversamente relacionada à habilidade em competir por interferência (Bertness, 1981e);

(3) Podem atacar gastrópodes machucados ou morrendo. Estas situações são chamadas eventos de predação de gastrópodes (McLean, 1974; Hazlett & Herrnkind, 1980; Rittschof, 1980a, 1980b; Wilber & Herrnkind, 1982, 1984; Gilchrist & Abele, 1984; Lepore & Gilchrist, 1988; Rittschof *et al.*, 1990). Nestes eventos, substâncias químicas liberadas da carne dos gastrópodes mortos ou injuriados sinalizam para os ermitões a disponibilidade de uma concha vazia (Rittschof, 1980a, 1980b; Hazlett & Herrnkind, 1980; Wilber & Herrnkind, 1984; Kratt & Rittschof, 1991). Estes ermitões são atraídos e tentam trocar suas conchas;

(4) Podem atacar ermitões machucados ou morrendo. Ermitões também são atraídos por substâncias químicas liberadas de coespecíficos mortos ou injuriados (Rittschof *et al.*, 1992).

Estes sinais químicos, tanto de gastrópodes quanto de ermitões, são específicos (Rittschof *et al.*, 1992). Estudos recentes têm sido realizados sobre o comportamento dos ermitões em resposta a diferentes estímulos químicos, relacionados à obtenção de novas

conchas (Small & Thacker, 1994; Hazlett, 1996a, 1996b, 1997; Hazlett & Rittschof, 1997). Vários estudos mostram que os ermitões atraídos são geralmente os que têm concha relativamente pequena (Gilchrist & Abele, 1984), de baixa adequação (Rittschof, 1980a) ou altamente incrustada (Hazlett & Herrnkind, 1980). Dessa forma, a atração de ermitões para eventos de predação tem se mostrado uma estratégia eficiente para a obtenção de conchas por estes organismos.

No Brasil, a atração de ermitões para eventos de predação constitui uma linha de pesquisa muito pouco desenvolvida. Pezzuti *et al.* (2002) mostraram, em experimentos realizados na natureza, que ermitões atraídos para iscas de gastrópodes são em média menores e ocupam uma diversidade maior de tipos de conchas quando comparados aos ermitões não atraídos.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O conjunto de organismos e interações inter e intra-específicas centradas na concha de gastrópodes é chamado teia de utilizadores de concha (“shell habitat web”) (McLean, 1974, 1975, 1983). Este sistema é composto por gastrópodes predadores, que capturam e consomem outros gastrópodes; organismos que se alimentam destas presas, como peixes, caranguejos e outros gastrópodes e, vários outros organismos que utilizam suas conchas vazias (Rittschof, 1980a). Os ermitões fazem parte desta última categoria, pois utilizam as conchas como abrigos móveis.

McLean (1974), estudando este sistema, observa pela primeira vez em ambiente natural a obtenção de uma nova concha por um ermitão a partir de um evento de predação de gastrópode. Os ermitões presentes nas proximidades do evento são atraídos e, de acordo com a posição deles em relação à direção do fluxo de água, McLean sugere que a atração destes animais possa ser baseada em sinais químicos.

Em uma série de experimentos com eventos de predação simulada em ambiente natural, Rittschof (1980a) demonstra que pequenas moléculas liberadas passivamente da carne dos gastrópodes predados fornecem informação para ermitões e outros membros da

teia de utilizadores de concha. Alguns organismos se alimentam da presa enquanto os ermitões atraídos apresentam comportamentos relacionados com a aquisição da concha do gastrópode predado, que se torna vazia. Ele mostra que os sinais químicos que atraem os ermitões são liberados apenas dos gastrópodes predados e não de moluscos bivalves e caranguejos, iscas que também foram testadas. Outro indício da especificidade do sinal químico é que uma espécie de ermitão é preferencialmente atraída para uma espécie de gastrópode enquanto outra espécie de ermitão é preferencialmente atraída para uma espécie diferente de gastrópode. Esta correlação entre gastrópodes predados e ermitões atraídos foi novamente observada mais tarde por Gilchrist (1984a) e Lepore & Gilchrist (1988). Rittschof (1980a) mostra ainda que a presença do gastrópode predador não é essencial para que os ermitões sejam atraídos para o gastrópode ferido. Entretanto, a comparação de suas observações com as de McLean (1974, 1975), gera evidências de um papel de “facilitador” da atração dos ermitões para o gastrópode predador neste sistema de aquisição de conchas, já que nos eventos de predação em ambiente natural, onde os predadores estão presentes, os ermitões são atraídos num período de tempo bem mais curto do que nos eventos simulados onde um gastrópode é ferido. Em outro estudo, Rittschof (1980b) caracteriza o sinal químico liberado da carne dos gastrópodes predados e investiga os possíveis mecanismos de sua produção. Ele mostra que as moléculas que atraem os ermitões são peptídios produzidos pela ação de proteases endógenas e exógenas sobre proteínas musculares dos gastrópodes predados. Além disso, testando iscas com a adição de tripsina obteve uma evidência indireta de que as proteases responsáveis pela produção dos peptídios que atraem os ermitões originam-se dos gastrópodes predadores. No mesmo ano, Hazlett & Herrnkind (1980), estudando a atração de *Clibanarius vittatus* para eventos de predação de gastrópodes, não encontram relação entre a adequação das conchas ocupadas e a atração dos ermitões para estes eventos. Os ermitões ocupam, no campo, conchas similares às que poderiam obter em situações de livre escolha de conchas de vários tamanhos. Diante deste resultado os autores sugerem que, naquela população estudada, os indivíduos se orientam regularmente para eventos de predação e, assim, ocupam conchas relativamente boas.

Herrnkind *et al.* (1981) e Wilber & Herrnkind (1982) mostram que a obtenção de conchas por ermitões em eventos de predação de gastrópodes é um processo dinâmico, constante e eficiente. Este resultado contrastava com a idéia amplamente aceita, até então, de que as conchas das populações de gastrópodes são obtidas por ermitões em processos

esporádicos (Vance, 1972a; Childress, 1972; Scully, 1979; Abrams, 1980; Bertness, 1981f).

Hazlett (1982) estuda a influência de estímulos químicos sobre a orientação visual de *Clibanarius vittatus* pela emissão de odores dos gastrópodes cujas conchas são utilizadas. Ele mostra que a junção da orientação visual com a química pode aumentar as chances do ermitão encontrar uma concha vazia em um evento de predação. A identificação química da espécie predada pode ser bastante precisa, enquanto a identificação visual é mais acurada em um ambiente com padrões complexos de dispersão dos sinais químicos.

Mesce (1982) mostra que ermitões são capazes de perceber quimicamente o cálcio liberado da superfície das conchas de gastrópodes. Estes ermitões são atraídos e exibem comportamentos relacionados à seleção de conchas. Por se tratar de um recurso essencial para a sobrevivência dos ermitões, esta sensibilidade ao cálcio permite a eles encontrar conchas parcialmente enterradas, aumentando sua eficiência de ocupação de conchas vazias.

Wilber & Herrnkind (1984) mostram a influência direta da predação de gastrópodes sobre a população de ermitões. O suprimento de conchas disponível para ocupação por ermitões, bem como suas condições, dependem diretamente da abundância e do tipo de predadores presentes.

Gilchrist (1984a) estuda a atração de ermitões para eventos de predação sobre diferentes espécies de gastrópodes. Ela mostra que as espécies de ermitões atraídas pelos eventos relacionam-se ao tipo de gastrópode predado e, além disso, que a quantidade de carne utilizada nas iscas influencia o tamanho relativo dos indivíduos atraídos. Assim, os dados obtidos por ela, sugerem que o sinal químico liberado do gastrópode predado fornece informações sobre a identidade da concha, corroborando as observações feitas por McLean (1974, 1975) e Rittschof (1980a, 1980b), e sobre o tamanho relativo do recurso que seria disponibilizado.

Chase *et al.* (1988) descrevem a “cascata de troca de conchas” (“the vacancy chain process”), processo pelo qual vários ermitões de uma população trocam a concha que ocupam por uma mais adequada e em melhores condições. Neste mecanismo, um recurso vago (a concha vazia) entra numa população de usuários (os ermitões) e é ocupado por um primeiro indivíduo, que deixa seu recurso prévio vago, o qual é utilizado por um segundo indivíduo, e assim sucessivamente. A concha vazia que inicia o processo influencia direta e

indiretamente diversos ermitões que podem adquirir conchas novas e melhores. Eles estudam as implicações da cascata de troca de conchas sobre a ecologia dos ermitões e mostram que este processo ocorre frequentemente em eventos de predação de gastrópodes. Nas primeiras trocas feitas pelos ermitões as conchas grandes ficam vagas e, no decorrer do processo, o tamanho das conchas que ficam vagas é cada vez menor. Além disso, quanto maiores as conchas que iniciam a cascata maior o impacto sobre a população, ou seja, mais ermitões trocam de conchas. No final da cascata, as conchas que sobram são extremamente danificadas.

Rittschof *et al.* (1990) descrevem a anatomia das glândulas salivares de um gastrópode predador. Eles comprovam a hipótese sugerida por Rittschof (1980b) de que estas glândulas são a fonte das enzimas que digerem as proteínas musculares do gastrópode predado, liberando os peptídios que atraem os ermitões. Além disso, mostram que a especificidade da resposta dos ermitões registrada na literatura (Rittschof, 1980a; Lepore & Gilchrist, 1988) e observada em seus experimentos, está relacionada com a natureza do substrato, isto é, com os peptídios presentes na carne dos gastrópodes predados. No ano seguinte, Kratt & Rittschof (1991), estudando as interações substrato-enzima que geram os peptídios que atraem os ermitões, mostram que a atração para eventos de predação de gastrópodes está relacionada a peptídios específicos. Eles demonstram que determinados substratos e suas enzimas correspondentes são componentes necessários para se produzir o sinal químico que induz respostas dos ermitões.

Orihuela *et al.* (1992) e Diaz *et al.* (1994) retomam os estudos de Hazlett (1982) sobre a orientação visual de *Clibanarius vittatus*. Eles mostram que os ermitões, quando estimulados por substâncias químicas que sinalizam a disponibilidade de uma concha, exercem um comportamento de busca e escolhem silhuetas que simulam estas conchas. Estes estudos reforçam a idéia proposta por Hazlett (1982) de que a orientação visual seria importante para o ermitão encontrar uma concha vazia no ambiente. Mais tarde, Diaz *et al.* (1995) mostram que indivíduos de *C. vittatus* são capazes de discriminar visualmente diferentes espécies de conchas.

Rittschof *et al.* (1992) mostram que ermitões respondem comportamentalmente a substâncias químicas presentes na hemolinfa de coespecíficos esmagados. As respostas são semelhantes às relatadas para substâncias químicas liberadas de gastrópodes mortos (Rittschof, 1980a; McLean, 1983). Além disso, a adequação das conchas é semelhante entre

ermitões atraídos para coespecíficos e para gastrópodes mortos. Os ermitões apresentam 3 respostas comportamentais aos estímulos: investigam as conchas, retraem dentro delas permanecendo imóveis ou fogem da área, dependendo do seu tamanho e do tipo e adequação da concha ocupada. No ano seguinte, Katz & Rittschof (1993), também observam as mesmas respostas comportamentais dos ermitões aos estímulos de carne de gastrópodes e hemolinfa de coespecíficos. Eles mostram que as respostas dos ermitões estão intimamente relacionadas ao tamanho relativo da concha ocupada.

Small & Thacker (1994) estudam a atração de ermitões terrestres por odores de coespecíficos mortos. Os ermitões terrestres atraídos, assim como os marinhos, apresentam comportamentos relacionados à troca de conchas. A partir destas semelhanças, os autores sugerem que a localização de coespecíficos mortos como fonte de conchas pelos ermitões terrestres deve ser um comportamento conservado de seus antepassados marinhos. E as substâncias químicas responsáveis pela atração, devem ter origens moleculares similares. Os resultados deste estudo mostram que os ermitões terrestres podem utilizar substâncias químicas voláteis presentes na hemolinfa de coespecíficos para detectar uma fonte de conchas a grandes distâncias. Quando se aproximam da concha, podem encontrá-la visualmente. Esta estratégia seria importante para eles encontrarem conchas eficientemente durante a noite, período em que geralmente estão mais ativos (Hazlett, 1966a, Turra & Denadai, no prelo). No mesmo ano, Thacker (1994) mostra que ermitões terrestres atraídos por substâncias químicas liberadas da hemolinfa de coespecíficos ocupam conchas inadequadas e apresentam comportamentos relacionados à troca de conchas. Em seus experimentos, os ermitões respondem a substâncias químicas voláteis presentes tanto em ermitões terrestres quanto marinhos, porém, os marinhos não respondem a substâncias químicas presentes nos terrestres. Ele conclui que o sistema de detecção destas substâncias químicas voláteis evoluiu nos ermitões terrestres durante sua transição do ambiente marinho para o terrestre.

Hazlett (1996a) estuda a resposta comportamental de *Clibanarius vittatus* a diversos estímulos químicos. Os ermitões aumentam sua locomoção em resposta a odores do predador e alimento. Na presença de odores de predação de gastrópodes e hemolinfa de coespecíficos, realizam comportamentos de avaliação da concha de outros indivíduos (movimentos relacionados à troca de conchas). O autor mostra que diferentes combinações de 2 ou mais odores provocam tanto um aumento quanto uma inibição da resposta dos

ermitões de acordo com os odores combinados. Entretanto, *C. vittatus* apresenta uma tendência para responder a apenas um dos odores, freqüentemente aquele associado com a presença do predador. No mesmo ano, Hazlett (1996b) estuda as respostas comportamentais de quatro espécies de ermitões australianos a odores relacionados a situações de troca de conchas. Todas as espécies respondem aos odores de carne de gastrópodes com aumento de comportamento relacionado à troca de conchas. A única espécie testada com odores de hemolinfa, *Clibanarius infraspinatus*, responde com aumento de locomoção e de comportamentos relacionados à troca de conchas, tanto para odores de coespecíficos quanto para odores das outras espécies. Em relação à combinação de odores de gastrópode e de hemolinfa de coespecífico, *C. infraspinatus* responde da mesma maneira que responde aos odores da hemolinfa separadamente.

Rittschof & Hazlett (1997) testam a hipótese de que odores de predador alteram as respostas comportamentais dos ermitões a outros estímulos químicos, como hemolinfa de ermitões e carne de gastrópodes. Eles mostram que a presença dos odores do predador resulta na diminuição dos comportamentos relacionados à troca de conchas que são realizados em resposta a odores referentes a eventos de predação. Para eles, os ermitões respondem basicamente a dois fatores: (1) predadores, que irão, muito provavelmente, consumir qualquer ermitão indefeso que encontrarem (Brooks & Mariscal, 1985); e (2) conchas (McLean, 1983; Elwood & Neil, 1992). E concluem que a maioria dos ermitões foge rapidamente na presença de um odor de predador e procura conchas melhores na ausência de qualquer estímulo que sinalize perigo.

Hazlett & Rittschof (1997) estudam as respostas comportamentais de *Clibanarius vittatus* a odores de gastrópode. Eles observam que alguns indivíduos se aproximam de 2 ermitões que já estão engajados em um comportamento de troca de conchas, chamado “negociação” (Hazlett, 1978), e ocupam a concha que é liberada por um deles. Estes ermitões, que na verdade parasitam o processo de troca de conchas, representam outra forma de obtenção de conchas.

Hazlett (1997) volta a analisar as respostas comportamentais de ermitões à combinação de estímulos que induzem respostas conflitantes. Ele combina odores de carne de gastrópode em decomposição (sinal associado a conchas vazias) e odores de um predador. A intenção é testar a hipótese de que a força do estímulo do predador implica numa resposta comportamental dos ermitões que varia de maneira gradual, de acordo com o

estímulo. Os resultados obtidos mostram que os ermitões não respondem de maneira gradual à variação no estímulo do predador. A inibição dos comportamentos relacionados à troca de conchas ocorre na presença do odor do predador, independente da força do estímulo.

Mais recentemente, Pezzuti *et al.* (2002) realizam, no litoral norte do Estado de São Paulo, um estudo sobre ermitões capturados em eventos de predação simulada. Os indivíduos atraídos para as iscas são menores que os coletados em amostragens prévias, mas não diferem em condição e adequação das conchas ocupadas. Além disso, os autores mostram que os indivíduos são atraídos de modo semelhante para as 4 iscas testadas, não indicando uma especificidade na resposta dos ermitões.

OBJETIVOS

O objetivo geral deste estudo foi avaliar a atração de *Pagurus criniticornis* Dana, 1852 para eventos de predação simulada na natureza. Ermitão típico de infralitoral raso, como a maioria das espécies deste gênero (Hazlett, 1981), *P. criniticornis* ocorre em sedimentos areno-lodosos desde a região entremarés até 60 metros de profundidade (Nucci, 2002). Distribui-se ao longo da costa atlântica ocidental – Golfo do México, Antilhas, norte da América do Sul, Brasil (de Pernambuco ao Rio Grande do Sul), Uruguai e Argentina (Melo, 1999).

As seguintes hipóteses foram avaliadas neste trabalho:

(1) Indivíduos em conchas de baixa adequação, piores condições e mais danificadas, seriam mais atraídos para eventos de predação simulada. Assim, espera-se que a maioria dos indivíduos atraídos esteja ocupando conchas sub ótimas, uma vez que para eles, o evento de predação poderia sinalizar a possibilidade de obtenção de uma concha mais adequada ou em melhores condições.

(2) Os ermitões não seriam igualmente atraídos para eventos de predação que contivessem diferentes tipos de isca, ou seja, que haveria uma especificidade ao sinal químico. Dessa forma, espera-se que *P. criniticornis* seja mais atraído para iscas do

gastrópode cuja concha é utilizada preferencialmente por ele (*Cerithium atratum*) ou para coespecíficos que utilizem a mesma concha. Espera-se que não seja atraído pelas substâncias liberadas de um bivalve simpátrico, mostrando assim que *P. criniticornis* tem a capacidade de distinguir a presença de um odor específico, que represente para ele a obtenção de um recurso (a concha), de outros odores existentes no ambiente em que vive.

Para testar estas hipóteses foram realizados experimentos e observações na natureza e em laboratório, procurando:

(1) avaliar a adequação e a condição das conchas dos indivíduos de *P. criniticornis* presentes na população estudada, para comparar com as conchas dos indivíduos atraídos nos experimentos;

(2) comparar ermitões atraídos e não atraídos para os eventos de predação simulada na natureza, quanto ao seu tamanho e peso, e quanto ao tamanho, condição e adequação das conchas ocupadas;

(3) avaliar o grau de atração dos ermitões para diferentes tipos de “iscas”: gastrópode (*Cerithium atratum*), ermitão (coespecífico) em concha de *C. atratum* e bivalve (*Anomalocardia brasiliana*), em função de uma possível especificidade do sinal químico.

ÁREA DE ESTUDO

A região do Araçá (23^o48’S, 45^o24’W) é uma pequena enseada limitada por flancos rochosos localizada na porção central do Canal de São Sebastião, Município de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo (Figura 1). Apresenta um suave gradiente de declividade em toda a sua extensão, típico de um ambiente deposicional, e caracteriza-se pelo baixo hidrodinamismo e proteção contra ventos. É constituída de sedimentos arenosos e lodosos, finos a muito finos, e possui faixas de vegetação de mangue, recebendo afluxo de água doce com influência antrópica (Amaral & Morgado, 1994).

A Enseada do Araçá caracteriza-se como uma área impactada, que teve sua vegetação original quase totalmente retirada e seu substrato modificado (Lopes, 1993; Amaral & Morgado, 1994) provavelmente pela construção do terminal da balsa, da

existência de um emissário submarino que começou a funcionar na região a partir de 1996 e pela realização de aterros clandestinos pela população local (Turra, 1998). Despejos frequentes de esgoto (Schaeffer-Novelli, 1990) levam a uma eutrofização da comunidade local, que é dominada por organismos oportunistas como tanaidáceos (Leite, 1995) e ermitões (Nucci *et al.*, 2001), os quais são tipicamente detritívoros (Hazlett, 1981a).

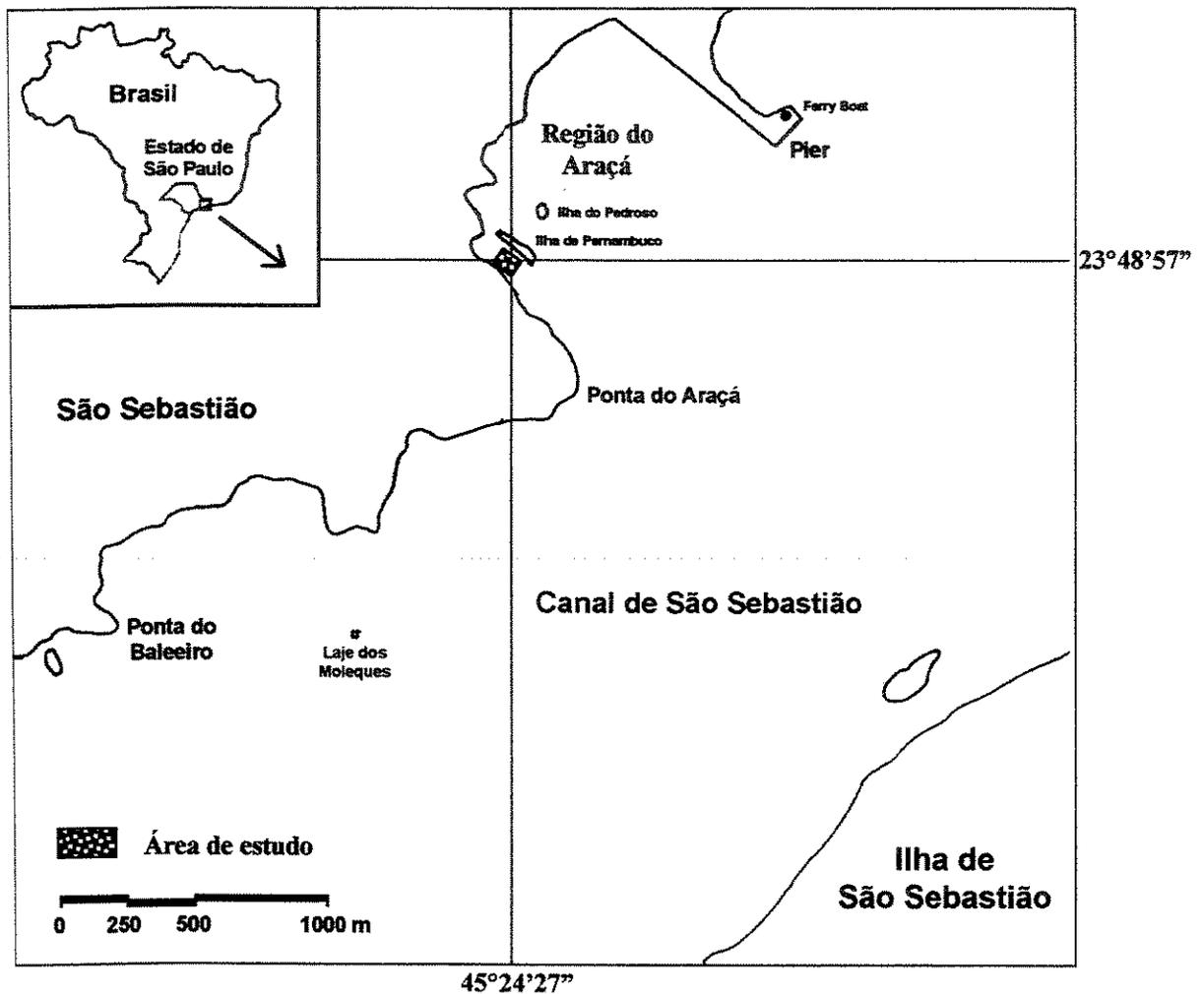


Figura 1: Região do Araçá no Canal de São Sebastião e localização da área de realização dos experimentos.

MATERIAL E MÉTODOS

Procedimento de avaliação dos ermitões e suas conchas

Os ermitões utilizados no desenvolvimento do projeto foram coletados na região do Araçá e levados ao laboratório do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar – USP). Os animais foram avaliados quanto ao seu tamanho e peso em relação ao tamanho, peso, condição e adequação de suas conchas.

Os indivíduos amostrados foram retirados das conchas através de aquecimento do ápice destas com uma lamparina a álcool, método muito utilizado e eficiente por causar uma mortalidade bastante baixa dos ermitões em estudo (A. Turra, comunicação pessoal).

Todos os animais permaneceram individualmente em potes plásticos com água do mar, enquanto suas conchas eram mantidas individualizadas em placas de Petri. A água era trocada todos os dias para que os ermitões permanecessem vivos. Potes e placas eram numerados para que cada ermitão recebesse de volta a sua concha ao final do experimento.

O peso úmido dos ermitões foi avaliado em balança analítica (precisão de 0,0001g) após cada indivíduo ter sido mantido um minuto sobre papel absorvente, para retirar o excesso de água. O comprimento do escudo cefalotorácico (da ponta do rostro até a sutura cervical) dos indivíduos foi medido com o auxílio de um microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Wild M8), sendo identificados também o sexo e a classe reprodutiva (machos – M, fêmeas não ovadas – F, fêmeas ovadas – Fov). As conchas foram secas a 120°C por 24 horas em estufa (tempo suficiente para que toda a água evaporasse) e posteriormente pesadas. O comprimento total e a largura da concha, assim como o comprimento e a largura de sua abertura foram medidos com paquímetro digital (precisão de 0,01 mm).

A condição das conchas foi avaliada seguindo-se McClintock (1985), baseando-se na presença de danos físicos e incrustações sobre as conchas (Tabela 1).

Tabela 1: Descrição da condição das conchas utilizadas pelos ermitões baseada na presença de danos físicos e incrustações.

Condição	Descrição
Intacta	Concha intacta (sem danos e incrustações)
Danificada	Concha com qualquer tipo de dano físico
Dabert	Abertura quebrada
Dperf	Presença de perfurações
Dapi	Ápice quebrado
Dtot	Apenas fragmentos de conchas
Incrustada	Concha com alguma incrustação
0	Sem nenhuma incrustação
1	Com algum tipo de incrustação
2	Totalmente coberta por incrustações

A adequação das conchas utilizadas pelos ermitões foi avaliada utilizando-se o índice de adequação de conchas (SAI) (Vance, 1972a, 1972b). Para calcular este índice, foi realizado um experimento de seleção de conchas por *Pagurus criniticornis*. Neste experimento, a variável da concha que tivesse o melhor coeficiente de correlação com o tamanho e/ou peso do ermitão seria escolhida como representativa da relação entre o ermitão e sua concha. Esta variável seria, a partir daí, utilizada para calcular o SAI de todos os ermitões obtidos no trabalho.

Antes de efetuar as análises estatísticas, os dados obtidos nos experimentos foram testados quanto à normalidade e homocedasticidade, pré-requisitos para a aplicação de testes paramétricos. O teste de Shapiro-Wilk foi empregado para testar a normalidade e o teste de Levene para testar a homogeneidade das variâncias (Zar, 1999).

Experimento 1. Seleção de conchas por *Pagurus criniticornis* em laboratório

Indivíduos de *P. criniticornis* foram amostrados, na região do Araçá, através da raspagem da superfície do sedimento com o auxílio de uma pá (aproximadamente 20 x 20 cm). As coletas foram realizadas durante a maré baixa, em pontos sorteados na região entremarés. A camada de sedimento era colocada em uma bandeja e triada com água do mar no próprio local. Este método mostrou-se eficaz, pois os ermitões ficam na camada superficial do sedimento e diminuem sua atividade na região entremarés durante a maré baixa, facilitando sua captura. Os animais coletados foram levados para o laboratório do

Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP). O experimento foi realizado em um sistema de vinte bandejas (30 x 45 x 7 cm) com água do mar corrente e fundo recoberto por sedimento. Em cada bandeja, um ermitão (com sua concha) era mantido (de acordo com García-Berthou & Hulbert, 1999) por 24 horas, com um suprimento de 20 conchas de *Cerithium atratum*. As dimensões destas cobriam totalmente a amplitude de variação das conchas utilizadas por eles na natureza.

Ao final do experimento os ermitões foram retirados das conchas selecionadas, medidos (comprimento do escudo cefalotorácico – CEC), pesados (PE) e tiveram o sexo identificado. As conchas foram pesadas (PC) e o comprimento total (CC), largura (LC), comprimento (CAC) e largura (LAC) da abertura foram medidos.

Todas as variáveis medidas nas conchas selecionadas pelos ermitões foram comparadas conjuntamente com o índice de correlação de Pearson.

As relações entre tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões e as variáveis das conchas selecionadas por eles foram avaliadas utilizando-se a função de potência ($y=ax^b$). Os coeficientes de correlação (r) obtidos para estas relações foram comparados entre as variáveis da concha utilizando-se o teste Z para comparação de 2 coeficientes de correlação (Zar, 1999). Este procedimento, testa a hipótese nula de que todas as variáveis da concha relacionam-se ao tamanho e peso dos ermitões com a mesma força. O teste t de Student foi utilizado para comparar os coeficientes de correlação das relações com o tamanho e o peso dos ermitões para cada variável da concha. Este procedimento, testa a hipótese nula de que tamanho (CEC) e peso (PE) do ermitão podem ser igualmente utilizados para estimar as variáveis das conchas selecionadas pelos ermitões. O teste t de Student também foi utilizado para testar a hipótese nula de isometria entre as dimensões do ermitão e da concha selecionada por ele: $b=1$ (dimensões lineares vs. lineares ou dimensões cúbicas vs. cúbicas); $b=3$ (dimensões lineares vs. cúbicas); $b=1/3$ (dimensões cúbicas vs. lineares).

As regressões feitas entre as variáveis dos ermitões e das conchas selecionadas por eles foram comparadas para verificar se havia diferenças entre os sexos na relação ermitão/concha. Para fazer estas comparações utilizou-se o teste t de Student de maneira análoga ao teste de comparação de médias de 2 populações, de acordo com Zar (1999). Este tipo de análise compara os coeficientes de regressão (a inclinação dos modelos exponenciais descritos acima) de 2 regressões. Caso houvesse diferença na relação de

ermitões e suas conchas entre os sexos, o cálculo do SAI seria feito com modelos exponenciais distintos para machos e fêmeas.

Estes dados foram utilizados para o cálculo do índice de adequação (SAI) (Vance, 1972a, 1972b) das conchas utilizadas pelos ermitões obtidos no trabalho. A equação do modelo exponencial mais bem ajustado à regressão da variável representativa da relação ermitão/concha foi utilizada para estimar o tamanho ótimo dos ermitões em uma concha de dimensões conhecidas.

Assim:

$$\text{SAI} = \frac{\text{Comprimento do escudo cefalotorácico ótimo}}{\text{Comprimento do escudo cefalotorácico real}}$$

Desta forma, se SAI=1, considera-se que a concha está adequada ao ermitão em questão. Se SAI>1, o ermitão está ocupando uma concha inadequada, maior ou mais pesada que o previsto pelo modelo acima descrito. Se SAI<1, o ermitão também está ocupando uma concha inadequada, porém menor ou mais leve do que o esperado.

Condição e adequação das conchas de *Cerithium atratum* utilizadas por *Pagurus criniticornis* numa população natural

Ermitões presentes na área de estudo foram coletados com o auxílio de uma draga retangular (15 x 35 cm) com malha de 1 mm. Foram realizadas 5 dragagens (1 minuto de duração) no sedimento do Araçá, em período de maré alta diurna. Os ermitões coletados foram levados para o laboratório do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP), onde foram retirados de suas conchas, medidos, pesados e tiveram o sexo identificado. As conchas ocupadas por eles foram secas, pesadas, medidas e, sua condição e adequação foram avaliadas.

O objetivo desta amostragem foi fazer um levantamento da condição e adequação das conchas ocupadas pelos indivíduos desta população no período de desenvolvimento dos experimentos. Todas as medidas obtidas formaram um banco de dados para comparação com a condição e a adequação das conchas dos experimentos de atração.

O tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões, as variáveis medidas nas conchas

ocupadas por eles e a adequação das conchas (SAI) foram comparadas entre as classes reprodutivas (M, F, Fov) com o teste de Kruskal-Wallis, uma análise de variância não-paramétrica (Zar, 1999). O teste G foi empregado para comparar, entre as classes reprodutivas, a condição das conchas ocupadas pelos ermitões da população do Araçá.

Experimento 2. Atração de *Pagurus criniticornis* para eventos de predação simulada na natureza

2.1. Atração para iscas do gastrópode *Cerithium atratum*

O experimento foi realizado com armadilhas feitas com tecido tipo “voil” de malha 0,2 mm costurado em uma armação circular de ferro de raio igual a 30 cm, as quais foram colocadas no fundo, nos períodos diurnos de maré alta, com bóias presas por linha de pesca para que pudessem ser localizadas. Essas armadilhas ficavam à cerca de 1 metro de profundidade, distantes 5 metros umas das outras.

O experimento apresentava três tratamentos:

- (1) - armadilhas com iscas esmagadas;
- (2) - armadilhas com conchas vazias dentro de sacos de tela de nylon (controle 1);
- (3) - armadilhas com sacos de tela de nylon vazios (controle 2).

Os tratamentos foram dispostos em 6 blocos aleatórios no substrato da região do Araçá. Cada bloco continha 3 armadilhas, uma com cada um dos tratamentos, totalizando 18 armadilhas sendo 6 de cada tratamento. Foram realizadas 3 baterias de atração de ermitões para totalizar, ao final do experimento, 18 armadilhas de cada tratamento. A isca utilizada foi o gastrópode *C. atratum* esmagado com alicate, para simular uma predação por caranguejo. Este foi o gastrópode escolhido, pois sua concha é a mais utilizada por *P. criniticornis* na área amostrada.

Experimentos preliminares realizados num projeto piloto mostraram que um período de 30 minutos era adequado para captura de ermitões atraídos para as iscas. Após este período, todos os ermitões coletados sobre as armadilhas com iscas foram considerados atraídos, enquanto os coletados sobre as armadilhas controle foram considerados não atraídos. Os ermitões foram levados para o laboratório do Centro de Biologia Marinha

(CEBIMar-USP), onde foram retirados de suas conchas, medidos, pesados e tiveram o sexo identificado. As conchas ocupadas por eles foram secas, pesadas, medidas e a condição e adequação avaliadas. Ermitões de outras espécies, eventualmente atraídos, também foram avaliados.

O número de indivíduos atraídos para as armadilhas foi comparado entre os 3 tratamentos com o teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). Para a comparação do tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões, peso das conchas ocupadas (PC) por eles e índice de adequação das conchas (SAI) entre indivíduos atraídos para as iscas e os da população do Araçá, foi utilizado o teste de Mann-Whitney (Zar, 1999). Estas mesmas comparações foram feitas entre as classes reprodutivas (M, F, Fov) dos ermitões atraídos para as iscas com o teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). O teste G foi empregado para comparar a condição das conchas ocupadas entre os ermitões atraídos e os da população do Araçá e entre as classes reprodutivas dos ermitões atraídos nos experimentos.

2.2. Atração para 3 diferentes tipos de iscas: gastrópode (*C. atratum*), ermitão (*P. criniticornis*) e bivalve (*Anomalocardia brasiliana*)

Este experimento foi realizado para verificar se os ermitões são igualmente atraídos para diferentes iscas. Foi utilizado o mesmo procedimento do Experimento 3.1, porém com cinco tratamentos:

- (1) - armadilhas com gastrópode (*Cerithium atratum*) esmagado;
- (2) - armadilhas com ermitão (*Pagurus criniticornis*) em concha de *C. atratum*, esmagado;
- (3) - armadilhas com bivalve (*Anomalocardia brasiliana*) esmagado;
- (4) - armadilhas com conchas de *C. atratum* vazias dentro de sacos de tela de nylon (controle 1);
- (5) - armadilhas com sacos de tela de nylon vazios (controle 2).

Os tratamentos foram dispostos em 3 blocos aleatórios no substrato da região do Araçá. Cada bloco continha 5 armadilhas, uma com cada um dos tratamentos, totalizando 15 armadilhas sendo 3 de cada tratamento. Foram realizadas 3 baterias de atração de ermitões para totalizar, ao final do experimento, 9 armadilhas de cada tratamento. As iscas

escolhidas foram o gastrópode *C. atratum*, por ser a concha mais utilizada por *P. criniticornis* na região do Araçá; *A. brasiliana*, por ser o bivalve mais abundante na área de estudo, como comprovado em experimentos preliminares; e *P. criniticornis*, por já existir na literatura (Rittschof *et al.*, 1992; Small & Thacker, 1994; Thacker, 1994) dados que mostram que ermitões são atraídos também para eventos de predação de coespecíficos.

Os ermitões coletados foram levados para o laboratório do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP), onde foram retirados de suas conchas, medidos, pesados e tiveram o sexo identificado. As conchas ocupadas por eles foram secas, pesadas, medidas e a condição e adequação avaliadas.

O número de indivíduos atraídos para as armadilhas foi comparado entre os 5 tratamentos com o teste de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). O tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões, o peso das conchas ocupadas (PC) por eles e o índice de adequação das conchas (SAI) foram comparados entre os indivíduos atraídos pelas diferentes iscas e os indivíduos da população do Araçá com o teste de Mann-Whitney (Zar, 1999). O teste G foi empregado para comparar a condição das conchas ocupadas entre os ermitões atraídos para as iscas e os indivíduos da população.

2.3. Avaliação da adequação das conchas ocupadas pelos ermitões atraídos para iscas do gastrópode *C. atratum*

Indivíduos da população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá foram coletados com as armadilhas de atração da mesma maneira que no Experimento 3.1. Foram utilizados apenas ermitões da espécie *P. criniticornis* e que ocupavam conchas do gastrópode *Cerithium atratum* atraídos para iscas deste mesmo gastrópode. Indivíduos que utilizavam conchas de outras espécies de gastrópodes e ermitões de outras espécies que foram atraídos no experimento foram devolvidos à área de coleta, assim como indivíduos atraídos para armadilhas controle. Os ermitões coletados foram levados para o laboratório do Centro de Biologia Marinha (CEBIMar-USP), onde foram retirados de suas conchas, medidos, pesados e tiveram o sexo identificado. As conchas ocupadas por eles foram secas, pesadas, medidas e a condição e adequação avaliadas.

Em seguida, os ermitões foram separados em três categorias de acordo com o valor do índice de adequação (SAI) de suas conchas:

Concha adequada – $SAI = 1$

Concha inadequada pequena – $SAI < 1$

Concha inadequada grande – $SAI > 1$

As três categorias foram determinadas a partir da adequação das conchas (SAI) ocupadas pelos indivíduos do experimento de seleção de conchas. O intervalo de confiança ao redor da média dos valores de SAI dos ermitões deste experimento determinou os limites, inferior e superior, para que o valor de SAI de um dado ermitão fosse estatisticamente igual a 1, isto é, que ele pudesse ser considerado como ocupante de uma concha adequada. A partir disso, ermitões com SAI menor que o valor do limite inferior foram considerados ocupantes de conchas inadequadas pequenas e ermitões com SAI maior que o valor do limite superior foram considerados ocupantes de conchas inadequadas grandes.

O número de ermitões foi comparado entre as 3 categorias com o teste G, para se testar a hipótese de que o número de indivíduos atraídos que ocupam conchas inadequadas é maior que o de indivíduos em conchas adequadas.

Relevância do método utilizado na amostragem e avaliação dos ermitões e suas conchas

Durante a realização dos experimentos foram utilizados 1302 ermitões. Estes animais foram coletados na região do Araçá (local de realização dos experimentos), levados para o laboratório para identificação do sexo, medições e pesagens e, ao final do procedimento, levados de volta para o ponto onde haviam sido coletados. Apenas 31 animais morreram. Esta taxa de mortalidade inferior a 3% (2,38%) evidencia que a postura adotada para a realização do projeto, com o intuito de reduzir a interferência na estrutura e dinâmica da população de *Pagurus criniticornis* da área de estudo, foi correta e mostrou-se eficiente. Além disso, mostra que é possível a realização de estudos de ecologia de invertebrados marinhos sem que haja a morte e fixação de todos os animais utilizados, prática ainda pouco comum, infelizmente.

RESULTADOS

Experimento 1. Seleção de conchas por *Pagurus criniticornis* em laboratório

Foram realizadas 6 baterias de seleção de concha com um total de 111 ermitões, sendo 61 machos e 50 fêmeas. As variáveis medidas nas conchas selecionadas apresentaram altos valores de correlação ($r > 0,9$) (correlação de Pearson, $p < 0,001$ para todas as comparações). Todas as regressões realizadas entre tamanho e peso dos ermitões e as dimensões das conchas selecionadas por eles foram positivas e significativas tanto para machos quanto para fêmeas (Tabelas 2 e 3; Figuras 2 e 3). Os modelos ajustados para todas as regressões ermitão/concha explicaram mais de 70% da relação observada ($r^2 > 0,7$). Os menores valores de r^2 foram registrados para as relações entre tamanho e peso de fêmeas com a largura da abertura das conchas selecionadas (Tabelas 2 e 3). Os maiores valores de r^2 foram registrados para as relações dos ermitões com o comprimento total das conchas selecionadas (Tabelas 2 e 3).

Em geral, os modelos ajustados para as relações ermitão/concha foram isométricos. Alometria negativa foi verificada apenas nas relações entre machos (CEC e PE) com a largura e o peso das conchas selecionadas e entre tamanho de fêmeas e comprimento total das conchas selecionadas. Em nenhuma relação avaliada foi verificada alometria positiva (Tabelas 2 e 3).

Tabela 2: Análises de regressão ($y=ax^b$) entre o comprimento do escudo cefalotorácico (CEC) dos ermitões e o comprimento total, largura, comprimento da abertura, largura da abertura e o peso das conchas selecionadas por *Pagurus criniticornis* em experimentos de livre acesso. O número de observações é mostrado dentro dos parênteses. O teste t de Student foi empregado para testar a hipótese nula de isometria ($b=1$ ou $b=3$). * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$; ^{ns} $p>0,05$.

Regressão	r^2	p	Equação	B
<u>Machos (n=58)</u>				
CEC x comprimento total da concha	0,887	<0,001	$y=9,449x^{0,983}$	=1 ^{ns}
CEC x largura da concha	0,867	<0,001	$y=4,613x^{0,826}$	<1***
CEC x comprimento da abertura	0,871	<0,001	$y=3,696x^{0,994}$	=1 ^{ns}
CEC x largura da abertura	0,791	<0,001	$y=1,820x^{1,109}$	=1 ^{ns}
CEC x peso da concha	0,846	<0,001	$y=0,079x^{2,555}$	<1*
<u>Fêmeas (n=42)</u>				
CEC x comprimento total da concha	0,918	<0,001	$y=8,343x^{1,189}$	<1**
CEC x largura da concha	0,903	<0,001	$y=4,087x^{0,970}$	=1 ^{ns}
CEC x comprimento da abertura	0,898	<0,001	$y=3,329x^{1,102}$	=1 ^{ns}
CEC x largura da abertura	0,710	<0,001	$y=1,603x^{1,161}$	=1 ^{ns}
CEC x peso da concha	0,918	<0,001	$y=0,051x^{2,998}$	=3 ^{ns}

Tabela 3: Análises de regressão ($y=ax^b$) entre o peso dos ermitões (PE) e o comprimento total, largura, comprimento da abertura, largura da abertura e o peso das conchas selecionadas por *Pagurus criniticornis* em experimentos de livre acesso. O número de observações é mostrado dentro dos parênteses. O teste t de Student foi empregado para testar a hipótese nula de isometria ($b=1/3$ ou $b=1$). * $p<0,05$; *** $p<0,001$; ^{ns} $p>0,05$.

Regressão	r^2	p	Equação	B
<u>Machos (n=58)</u>				
PE x comprimento total da concha	0,924	<0,001	$y=51,214x^{0,306}$	=1/3 ^{ns}
PE x largura da concha	0,884	<0,001	$y=18,927x^{0,254}$	<1***
PE x comprimento da abertura	0,885	<0,001	$y=20,131x^{0,304}$	=1/3 ^{ns}
PE x largura da abertura	0,839	<0,001	$y=12,427x^{0,351}$	=1/3 ^{ns}
PE x peso da concha	0,906	<0,001	$y=7,470x^{0,874}$	<1*
<u>Fêmeas (n=42)</u>				
PE x comprimento total da concha	0,869	<0,001	$y=70,624x^{0,383}$	=1/3 ^{ns}
PE x largura da concha	0,872	<0,001	$y=23,659x^{0,316}$	=1/3 ^{ns}
PE x comprimento da abertura	0,860	<0,001	$y=24,220x^{0,356}$	=1/3 ^{ns}
PE x largura da abertura	0,679	<0,001	$y=12,810x^{0,372}$	=1/3 ^{ns}
PE x peso da concha	0,835	<0,001	$y=10,451x^{0,943}$	=1 ^{ns}

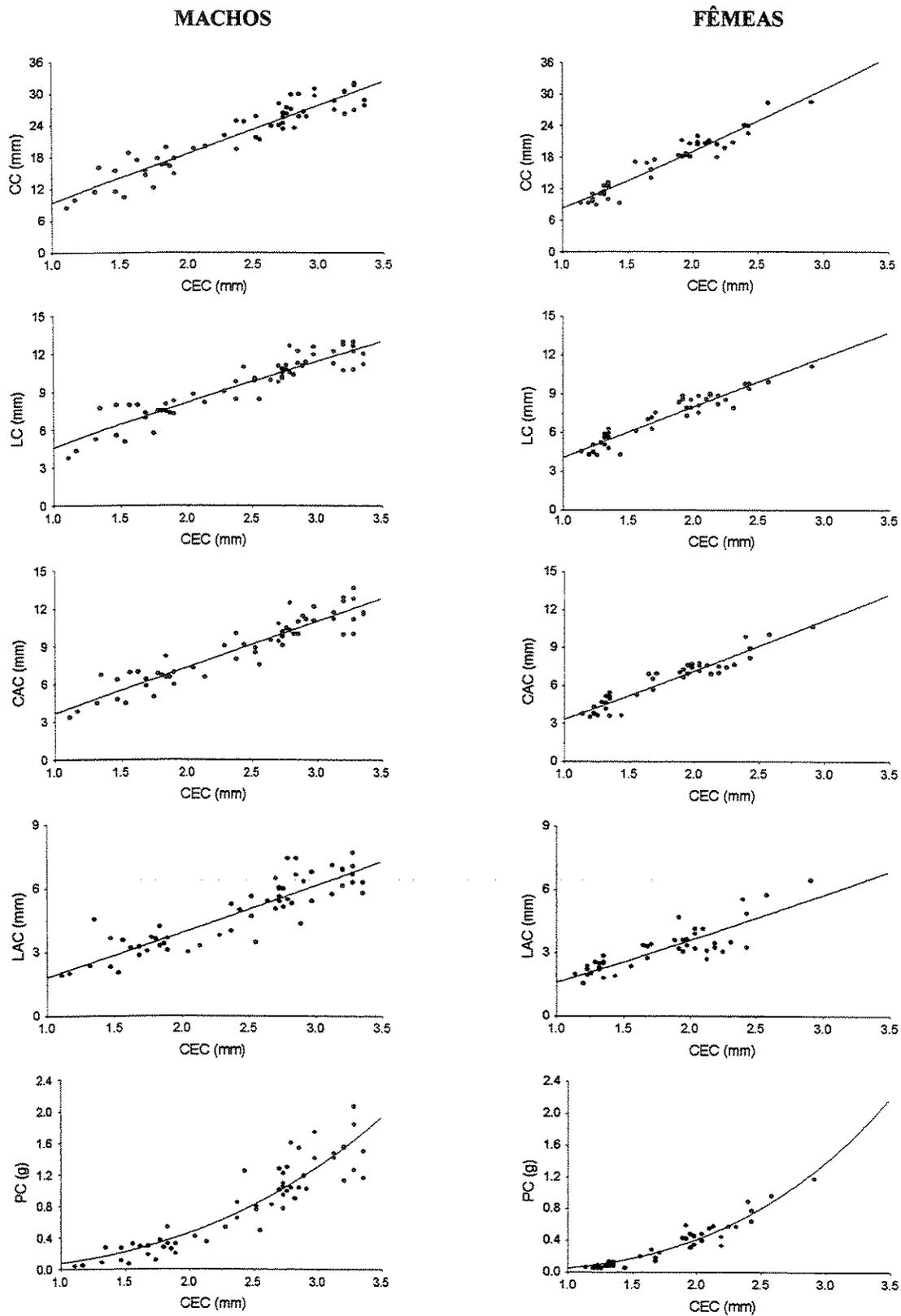


Figura 2: Relação entre o comprimento do escudo cefalotorácico (CEC) dos ermitões e as dimensões medidas nas conchas selecionadas nos experimentos de livre acesso. CC = comprimento total da concha; LC = largura da concha; CAC = comprimento da abertura da concha; LAC = largura da abertura da concha; PC = peso da concha.

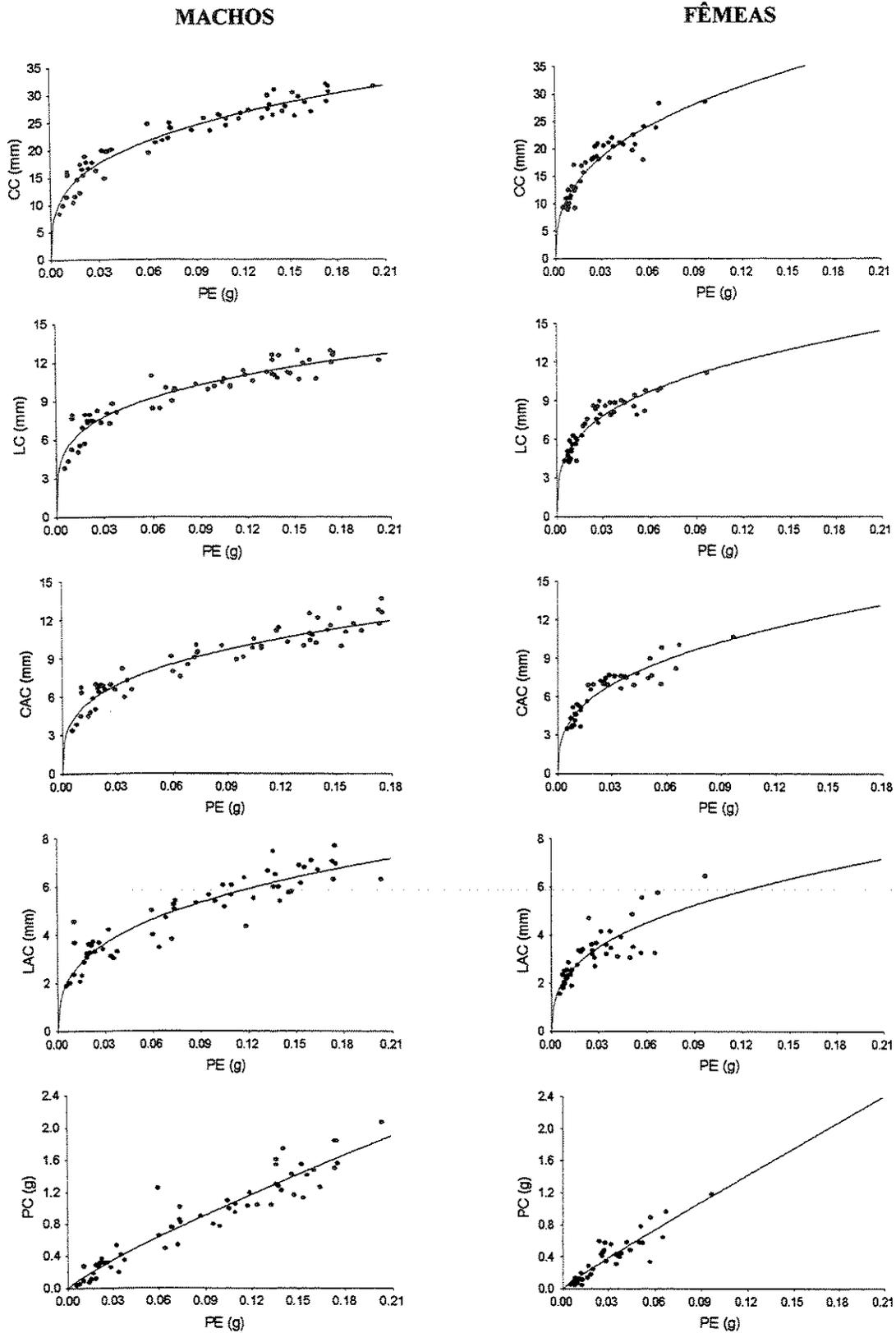


Figura 3: Relação entre o peso (PE) dos ermitões e as dimensões medidas nas conchas seleccionadas nos experimentos de livre acesso. CC = comprimento total da concha; LC = largura da concha; CAC = comprimento da abertura da concha; LAC = largura da abertura da concha; PC = peso da concha.

Os coeficientes de correlação das regressões feitas para machos e fêmeas foram comparados individualmente para cada uma das regressões feitas entre as variáveis dos ermitões e as variáveis das conchas que eles selecionaram. Os coeficientes não diferiram entre os sexos para nenhuma das relações analisadas (Tabela 4). Em seguida, foi utilizado o mesmo teste para comparar os coeficientes de correlação das regressões feitas entre tamanho do ermitão (CEC) e dimensões da concha contra o peso do ermitão (PE) e dimensões da concha. Os coeficientes de correlação não diferiram, tanto para machos quanto para fêmeas, entre tamanho e peso dos ermitões relacionados com as mesmas variáveis das conchas (Tabela 4).

Tabela 4: Comparações (teste Z) entre os coeficientes de correlação (r) das regressões de machos e fêmeas, feitas entre o tamanho (CEC) e o peso (PE) dos ermitões e o comprimento total (CC), largura (LC), comprimento da abertura (CAC), largura da abertura (LAC) e peso (PC) das conchas selecionadas em experimentos de livre acesso.

pares de regressões comparadas (r)				gl	Z	p
Machos		Fêmeas				
CEC x CC	(0,942)	CEC x CC	(0,958)	∞	-0,791	p>0,05
CEC x LC	(0,931)	CEC x LC	(0,950)	∞	-0,793	p>0,05
CEC x CAC	(0,933)	CEC x CAC	(0,948)	∞	-0,623	p>0,05
CEC x LAC	(0,889)	CEC x LAC	(0,843)	∞	0,887	p>0,05
CEC x PC	(0,920)	CEC x PC	(0,958)	∞	-1,586	p>0,05
PE x CC	(0,961)	PE x CC	(0,932)	∞	1,363	p>0,05
PE x LC	(0,940)	PE x LC	(0,934)	∞	0,235	p>0,05
PE x CAC	(0,941)	PE x CAC	(0,927)	∞	0,526	p>0,05
PE x LAC	(0,916)	PE x LAC	(0,824)	∞	1,885	p>0,05
PE x PC	(0,952)	PE x PC	(0,914)	∞	1,440	p>0,05
Machos		Machos				
CEC x CC	(0,942)	PE x CC	(0,961)	∞	-1,066	p>0,05
CEC x LC	(0,931)	PE x LC	(0,940)	∞	-0,379	p>0,05
CEC x CAC	(0,933)	PE x CAC	(0,941)	∞	-0,344	p>0,05
CEC x LAC	(0,889)	PE x LAC	(0,916)	∞	-0,768	p>0,05
CEC x PC	(0,920)	PE x PC	(0,952)	∞	-1,383	p>0,05
Fêmeas		Fêmeas				
CEC x CC	(0,958)	PE x CC	(0,932)	∞	1,093	p>0,05
CEC x LC	(0,950)	PE x LC	(0,934)	∞	0,631	p>0,05
CEC x CAC	(0,948)	PE x CAC	(0,927)	∞	0,773	p>0,05
CEC x LAC	(0,843)	PE x LAC	(0,824)	∞	0,275	p>0,05
CEC x PC	(0,958)	PE x PC	(0,914)	∞	1,632	p>0,05

Em seguida, as regressões feitas entre tamanho dos ermitões e dimensões das conchas de machos e de fêmeas foram comparadas, para verificar se havia diferenças entre os sexos nas relações dos ermitões com as conchas utilizadas. Para isso, foram comparadas as inclinações (b) dos modelos exponenciais ajustados para as relações ermitão/concha com o teste t de Student (Zar, 1999). Os resultados mostraram que existe diferença entre os sexos apenas na relação do tamanho (CEC) dos ermitões com o peso (PC) das conchas selecionadas (Tabela 5).

Tabela 5: Comparação (teste t de Student) das inclinações (b) das regressões feitas para machos e fêmeas, sobre a relação do tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões com as dimensões das conchas selecionadas em experimentos de livre acesso.

Regressão	gl	t	p
CEC x comprimento total da concha	96	-1,086	p>0,05
CEC x largura da concha	96	-1,927	p>0,05
CEC x comprimento da abertura da concha	96	- 1,355	p>0,05
CEC x largura da abertura da concha	96	-0,774	p>0,05
CEC x peso da concha	96	-25,644	p<0,001
PE x comprimento total da concha	96	-0,009	p>0,05
PE x largura da concha	96	-0,018	p>0,05
PE x comprimento da abertura da concha	96	-0,014	p>0,05
PE x largura da abertura da concha	96	-0,007	p>0,05
PE x peso da concha	96	-0,099	p>0,05

A adequação (SAI) das conchas ocupadas pelos ermitões utilizados neste estudo foi calculada baseando-se no peso delas, pois se trata de uma medida que pode ser feita em conchas de qualquer tipo e condição. Como machos e fêmeas apresentaram relações distintas com o peso das conchas escolhidas, o cálculo do SAI dos ermitões utilizados nos experimentos foi feito separadamente. Para isso, utilizou-se a relação entre tamanho do ermitão (CEC) e peso da concha selecionada (PC) para se estimar o tamanho ótimo (variável dependente) do indivíduo baseando-se no peso conhecido (variável independente) da sua concha. Assim, as equações utilizadas foram, para machos $CEC_{\text{ótimo}}=2,709(PC)^{0,300}$ e para fêmeas $CEC_{\text{ótimo}}=2,554(PC)^{0,266}$. O tamanho ótimo dos ermitões foi então utilizado para calcular o SAI de cada indivíduo envolvido nos experimentos deste estudo.

Os ermitões do experimento de seleção de conchas apresentaram valor médio de SAI igual a $1,006 \pm 0,018$. O intervalo de confiança em torno da média determinou os

limites, superior e inferior, dos valores do índice de adequação de conchas (SAI) para que um dado ermitão seja considerado ocupante de uma concha adequada. Assim, neste estudo, ermitões com valor de SAI menor que 0,988 ocupavam conchas inadequadas, pequenas para seu tamanho, ermitões com SAI maior que 1,024 ocupavam conchas inadequadas, grandes para seu tamanho e, ermitões com SAI entre 0,988 e 1,024 ocupavam conchas adequadas ao seu tamanho. A adequação das conchas selecionadas pelos ermitões foi comparada com a das conchas ocupadas pelos indivíduos capturados nos demais experimentos, como forma de avaliar se estes indivíduos estariam utilizando conchas adequadas ao seu tamanho.

Condição e adequação das conchas de *Cerithium atratum* utilizadas por *Pagurus criniticornis* numa população natural

Para avaliação da população foram coletados 451 indivíduos que ocupavam conchas de *Cerithium atratum*. Ermitões que ocupavam conchas de outras espécies de gastrópodes foram devolvidos ao ambiente. Foram coletados 214 machos, 172 fêmeas ovadas e 65 fêmeas não ovadas.

Houve diferenças significativas de tamanho (CEC) e peso entre as classes reprodutivas (Tabela 6 e Figura 4). O tamanho (CEC) de machos e fêmeas ovadas não diferiu ($p=0,236$) e foi maior que o de fêmeas não ovadas ($p<0,01$). Machos e fêmeas ovadas também não diferiram em peso ($p>0,01$) e são mais pesados que fêmeas não ovadas ($p<0,01$). Com relação às conchas utilizadas pelos ermitões, houve diferenças significativas entre as classes reprodutivas no comprimento total, na largura, no comprimento e na largura da abertura e no peso (Tabela 6 e Figura 4). Machos ocupavam conchas mais pesadas, mais compridas e largas e com aberturas maiores do que fêmeas ovadas e estas, por sua vez, ocupavam conchas maiores do que fêmeas não ovadas ($p<0,01$ para todas as comparações) em todas as dimensões avaliadas (Tabela 6).

Houve diferença de adequação de conchas (SAI) entre as classes reprodutivas (Tabela 6 e Figura 4). O valor de SAI das conchas de machos e fêmeas não ovadas não diferiu ($p=0,238$) e foram maiores que o das fêmeas ovadas ($p<0,001$) de *P. criniticornis*. A adequação das conchas ocupadas pela população do Araçá foi comparada com as selecionadas pelos ermitões no experimento de seleção de conchas. A comparação mostrou que os ermitões da população estão ocupando em média conchas adequadas ao seu tamanho (Mann-Whitney, $U=20308$; $p=0,120$). Entretanto, quando a comparação foi efetuada separadamente para as classes reprodutivas, revelou-se que as fêmeas ovadas da população ocupam conchas inadequadas (Mann-Whitney, $U=5448$; $p<0,001$) menores que as ideais, enquanto machos (Mann-Whitney, $U=10317,5$; $p=0,610$) e fêmeas não ovadas ocupam conchas adequadas (Mann-Whitney, $U=2722,5$; $p=0,080$).

Tabela 6: Comparação (Kruskal-Wallis) do tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões e comprimento total (CC), largura (LC), comprimento da abertura (CAC), largura da abertura (LAC), peso (PC) e índice de adequação (SAI) das conchas entre as classes reprodutivas dos indivíduos da população do Araçá.

Variáveis	M			Fov			F			H	p
	n	X	EP	n	X	EP	n	X	EP		
CEC (mm)	214	2,570	0,038	172	2,531	0,025	65	2,072	0,053	58,328	<0,01
PE (g)	214	0,111	0,005	172	0,090	0,002	65	0,044	0,003	84,056	<0,01
CC (mm)	191	24,914	0,329	153	23,337	0,268	46	20,597	0,696	46,277	<0,01
LC (mm)	203	10,293	0,116	163	9,754	0,090	54	8,969	0,242	40,860	<0,01
CAC (mm)	148	10,069	0,160	97	9,425	0,113	35	8,103	0,342	39,079	<0,01
LAC (mm)	149	5,436	0,095	96	5,110	0,060	35	4,258	0,210	34,496	<0,01
PC (g)	214	0,945	0,029	172	0,812	0,022	65	0,548	0,036	52,620	<0,01
SAI	214	1,029	0,011	172	0,952	0,009	65	1,026	0,014	45,869	<0,001

As conchas ocupadas por *P. criniticornis* na região do Araçá eram, de maneira geral, bastante danificadas e incrustadas. Das conchas utilizadas pela população, 44,1% estavam em perfeitas condições e 55,9% possuíam algum tipo de dano físico (Figura 5). Entre as conchas danificadas, abertura quebrada (36,8%) e perfuração (27,5%) foram os danos mais comuns (Figura 6). A perfuração na concha foi causada por gastrópodes perfuradores (51%) e devido a choques mecânicos no ambiente e/ou tentativa de predação por predadores quebradores de concha (49%).

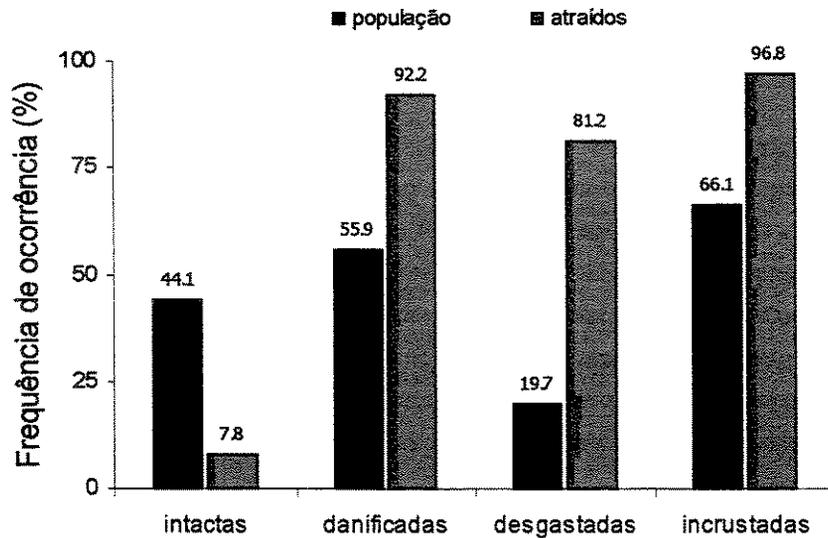


Figura 5: Condição das conchas utilizadas pela população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá e dos indivíduos atraídos pelos eventos de predação simulada.

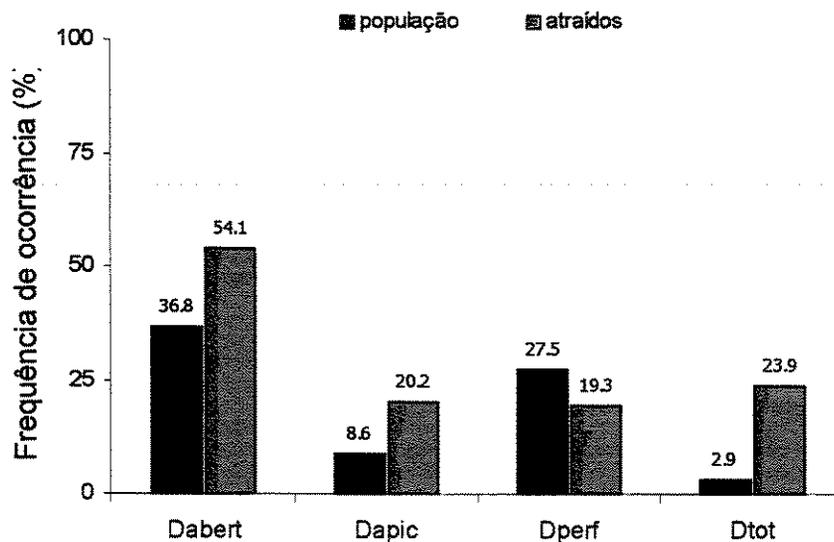


Figura 6: Tipos de danos físicos (Dabert – abertura quebrada; Dapic – ápice quebrado; Dperf – presença de perfurações; Dtot – apenas fragmento de concha) observados nas conchas utilizadas pela população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá e dos indivíduos atraídos pelos eventos de predação simulada.

Não houve diferença entre as classes reprodutivas quanto à presença de danos físicos e incrustações nas conchas utilizadas (Tabela 7).

Tabela 7: Comparação (teste G) das conchas ocupadas por *P. criniticornis* entre as classes reprodutivas (M=214; Fov=172; F=65) quanto à condição das conchas (danos físicos e incrustações).

Condição	M	Fov	F	G	gl	p
Concha intacta	101	65	33	1,356	2	p>0,05
Concha danificada	113	107	32	1,047	2	p>0,05
Dano na abertura	72	68	26	0,557	2	p>0,05
Dano por perfuração	63	51	10	2,351	2	p>0,05
Dano no ápice	11	25	3	5,377	2	p>0,05
Totalmente danificada (fragmento)	9	3	1	1,265	2	p>0,05
Incrustada	149	105	44	0,551	2	p>0,05
Sem incrustações	65	67	21	1,049	2	p>0,05
Com algum tipo de incrustação	72	57	23	0,035	2	p>0,05
Totalmente coberta por incrustações	77	48	21	0,971	2	p>0,05

Em geral, as conchas utilizadas pela população de *P. criniticornis* não eram incrustadas (36%) ou apresentavam pouca incrustação (33%) (Figura 7). Entre os organismos incrustantes, as algas foram os mais comuns (85%). Briozoários, cracas, ostras e poliquetas serpulídeos também foram encontrados, porém numa parcela muito pequena das conchas amostradas (Figura 8).



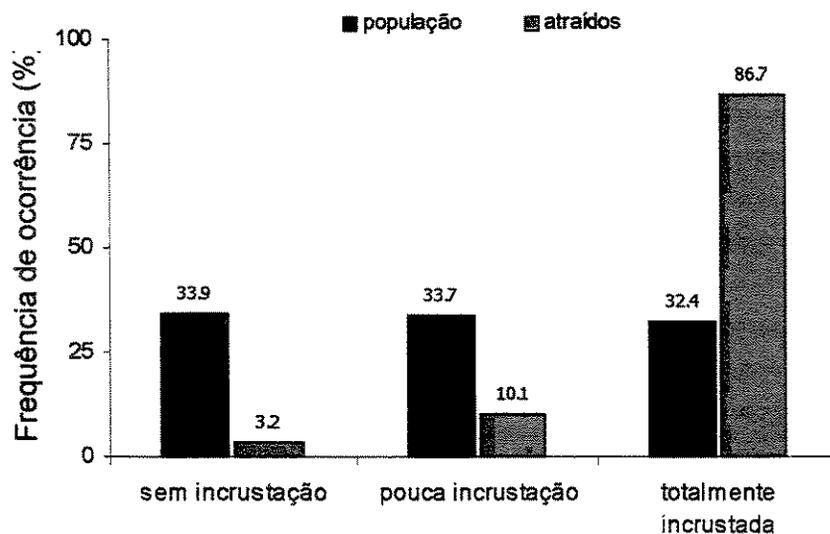


Figura 7: Níveis de incrustação observados nas conchas utilizadas pela população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá e dos indivíduos atraídos pelos eventos de predação simulada.

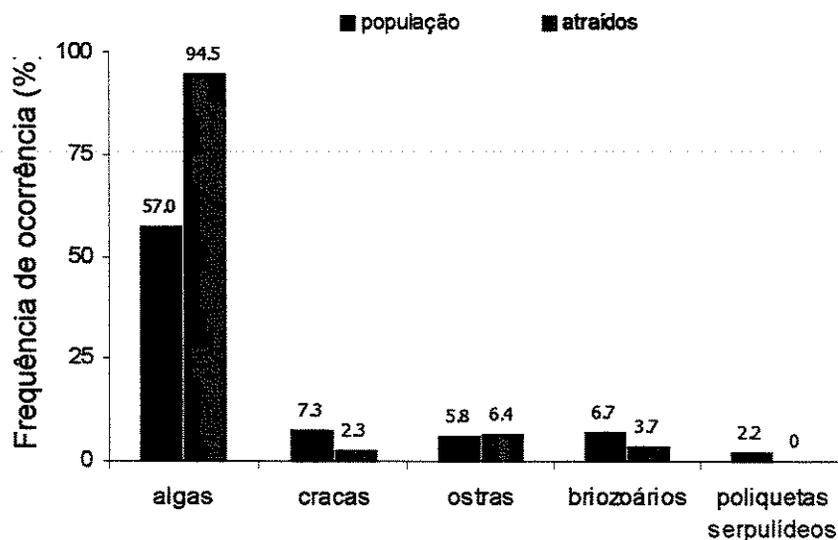


Figura 8: Ocorrência dos organismos incrustantes observados nas conchas da população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá e dos indivíduos atraídos pelos eventos de predação simulada.

Experimento 2. Atração de *Pagurus criniticornis* para eventos de predação simulada na natureza

2.1. Atração para iscas do gastrópode *Cerithium atratum*

Neste experimento foram obtidos 236 ermitões, sendo 226 atraídos para armadilhas com *Cerithium atratum* esmagado e 10 ermitões coletados nas armadilhas controle (controle 1 + controle 2). Comparando-se o número de indivíduos capturados nas armadilhas com os diferentes tratamentos, comprovou-se que os ermitões foram atraídos preferencialmente pelas iscas de *C. atratum* esmagado (Kruskal-Wallis, $H=40,487$; $gl=2$; $p<0,001$) e não capturados ao acaso nas armadilhas.

Destes 236 ermitões, 227 eram *Pagurus criniticornis* (218 em armadilhas com isca e 9 em armadilhas controle), 6 eram *Clibanarius antillensis* (5 em armadilhas com isca e 1 em armadilha controle) e 3 *Clibanarius vittatus* (todos em armadilhas com isca), que utilizavam conchas de 8 espécies de gastrópodes (Tabela 8).

Tabela 8: Espécies de ermitões e conchas utilizadas, obtidos nas armadilhas (tratamentos + controles) colocadas na região do Araçá para o experimento de atração dos ermitões para iscas de *Cerithium atratum*.

Conchas utilizadas	<i>Pagurus criniticornis</i>	<i>Clibanarius antillensis</i>	<i>Clibanarius vittatus</i>
<i>Cerithium atratum</i>	198	6	
<i>Chicoreus senegalensis</i>	11		1
<i>Mórua nodulosa</i>	6		
<i>Nassarius vibex</i>	4		
<i>Neritina virginea</i>	4		
<i>Tegula viridula</i>	2		
<i>Cymatium partenopeum</i>	1		2
<i>Bulla striata</i>	1		
Total	227	6	3

O número de indivíduos capturados nas armadilhas controle e que seriam considerados não atraídos foi muito pequeno e por isso os ermitões atraídos foram comparados com os ermitões da amostragem da população. Entre os 218 *Pagurus criniticornis* atraídos para iscas, 190 ocupavam conchas de *Cerithium atratum* e 28

ocupavam conchas de outras 7 espécies de gastrópodes. Comparando-se as adequações (SAI) das conchas utilizadas entre ermitões que utilizavam conchas de *C. atratum* e os que utilizavam outras espécies de conchas, não houve diferença significativa (Mann-Whitney, $U=2204$; $p=0,143$) e por isso eles foram agrupados como ermitões atraídos para a comparação com a população da região do Araçá.

Ermitões atraídos pelas iscas e os da população do Araçá não diferiram em tamanho (CEC), peso (PE) ($p>0,05$ para ambas as comparações) (Tabela 9 e Figura 9) e razão sexual (teste G; $G=3,487$; $gl=1$; $p>0,05$). Os indivíduos atraídos ocupavam conchas significativamente mais leves que os da população do Araçá ($p<0,001$) e com índice de adequação de conchas (SAI) significativamente menor ($p<0,001$) (Tabela 9 e Figura 9).

Tabela 9: Comparação (Mann-Whitney) do tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões e peso (PC) e índice de adequação (SAI) das conchas entre os indivíduos da população do Araçá e os atraídos pelas iscas do gastrópode *C. atratum*.

Variáveis	População do Araçá			Experimento de atração			U	p
	n	X	EP	n	X	EP		
CEC (mm)	451	2,483	0,023	218	2,508	0,041	47724,5	0,540
PE (g)	451	0,093	0,003	218	0,090	0,004	45492	0,118
PC (g)	451	0,837	0,018	218	0,700	0,030	38287,5	<0,001
SAI	451	0,999	0,007	218	0,919	0,009	29928,5	<0,001

As conchas ocupadas pelos ermitões atraídos pelas iscas estavam em piores condições que as conchas utilizadas pelos indivíduos da população (Tabela 10). Apenas 7,8% das conchas eram intactas, enquanto a grande maioria era danificada (92,2%) e/ou desgastada (81,2%) (Figura 5). Os danos mais comuns observados nas conchas dos ermitões atraídos foram abertura quebrada (54,1%) e conchas totalmente destruídas (23,9%) (Figura 6). Além disso, cerca de 96% destas conchas estava incrustada por epibiontes (Figura 7), a maioria por algas (Figura 8).

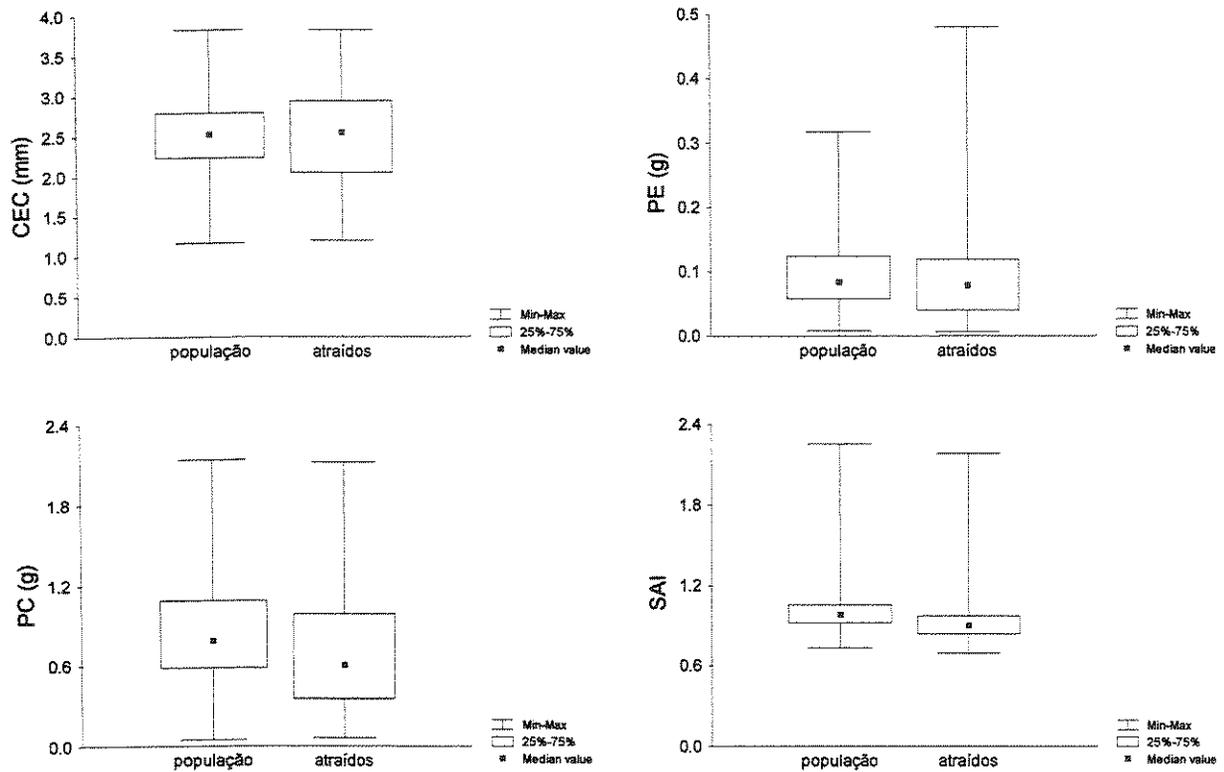


Figura 9: Comparação do tamanho (CEC) e peso (PC) dos ermitões, peso (PC) e índice de adequação (SAI) das conchas entre os indivíduos da população do Araçá e os atraídos pelas iscas de *C. atratum*.

Tabela 10: Comparação (teste G) das conchas ocupadas por *P. criniticornis* entre a população da região do Araçá ($n_1=451$) e indivíduos atraídos nos experimentos ($n_2=218$) quanto à condição das conchas (danos físicos e incrustações).

Condição	n_1	n_2	G	gl	p
Concha intacta	199	17	76,006	1	$p<0,001$
Concha danificada	252	200	26,642	1	$p<0,001$
Dano na abertura	166	118	9,982	1	$p<0,01$
Dano por perfuração	120	41	3,880	1	$p<0,05$
Dano no ápice	39	44	14,670	1	$p<0,001$
Totalmente danificada (fragmento)	13	52	61,814	1	$p<0,001$
Incrustada	298	211	17,516	1	$p<0,001$
Sem incrustações	153	7	78,860	1	$p<0,001$
Com algum tipo de incrustação	152	22	37,124	1	$p<0,001$
Totalmente coberta por incrustações	146	189	80,114	1	$p<0,001$

Dos 218 ermitões atraídos pelas iscas de *C. atratum*, 86 eram machos, 76 fêmeas ovadas e 56 fêmeas não ovadas. As classes reprodutivas diferiram em tamanho ($p < 0,001$), peso ($p < 0,001$) e peso das conchas ocupadas ($p < 0,001$) (Tabela 11 e Figura 10). Machos eram maiores, mais pesados e ocupavam conchas mais pesadas que fêmeas ovadas e estas, por sua vez, que fêmeas não ovadas ($p < 0,05$ para todas as comparações). O valor do SAI diferiu entre as classes reprodutivas ($p < 0,05$), com fêmeas não ovadas apresentando um SAI ligeiramente superior ao de machos, ainda que não significativo ($p = 0,089$), e ambos maiores que o SAI de fêmeas ovadas ($p < 0,05$ para ambas as comparações) (Tabela 11 e Figura 10). As conchas ocupadas pelos ermitões atraídos pelas iscas também foram comparadas com as selecionadas pelos ermitões do experimento de seleção de conchas quanto ao valor de SAI (Tabela 12 e Figura 11) e mostraram-se inadequadas ($p < 0,001$). Quando comparados separadamente, machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas ocuparam conchas inadequadas ao seu tamanho ($p < 0,001$ para todas as comparações) (Tabela 12 e Figura 11).

Tabela 11: Comparação (Kruskal-Wallis) do tamanho (CEC) e peso (PE) dos ermitões, peso (PC) e índice de adequação (SAI) das conchas entre as classes reprodutivas dos indivíduos atraídos pelas iscas de *C. atratum*.

Variáveis	M			Fov			F			H	p
	n	X	EP	n	X	EP	n	X	EP		
CEC (mm)	86	2,747	0,069	76	2,519	0,055	56	2,125	0,070	34,532	<0,001
PE (g)	86	0,128	0,008	76	0,078	0,004	56	0,048	0,005	39,700	<0,001
PC (g)	86	0,870	0,052	76	0,670	0,046	56	0,484	0,048	25,647	<0,001
SAI	86	0,930	0,018	76	0,884	0,010	56	0,950	0,014	12,929	<0,05

Tabela 12: Comparação (Mann-Whitney) do índice de adequação (SAI) das conchas ocupadas entre indivíduos de *P. criniticornis* atraídos pelas iscas de *C. atratum* e ermitões do experimento de seleção de conchas (M – machos, Fov – fêmeas ovadas, F – fêmeas não ovadas).

Comparações	U	p
Ermitões atraídos x ermitões da de seleção de conchas	5334	<0,001
M atraídos x M da de seleção de conchas	2151	<0,001
Fov atraídas x F da de seleção de conchas	1268	<0,001
F atraídas x F da de seleção de conchas	1915	<0,001

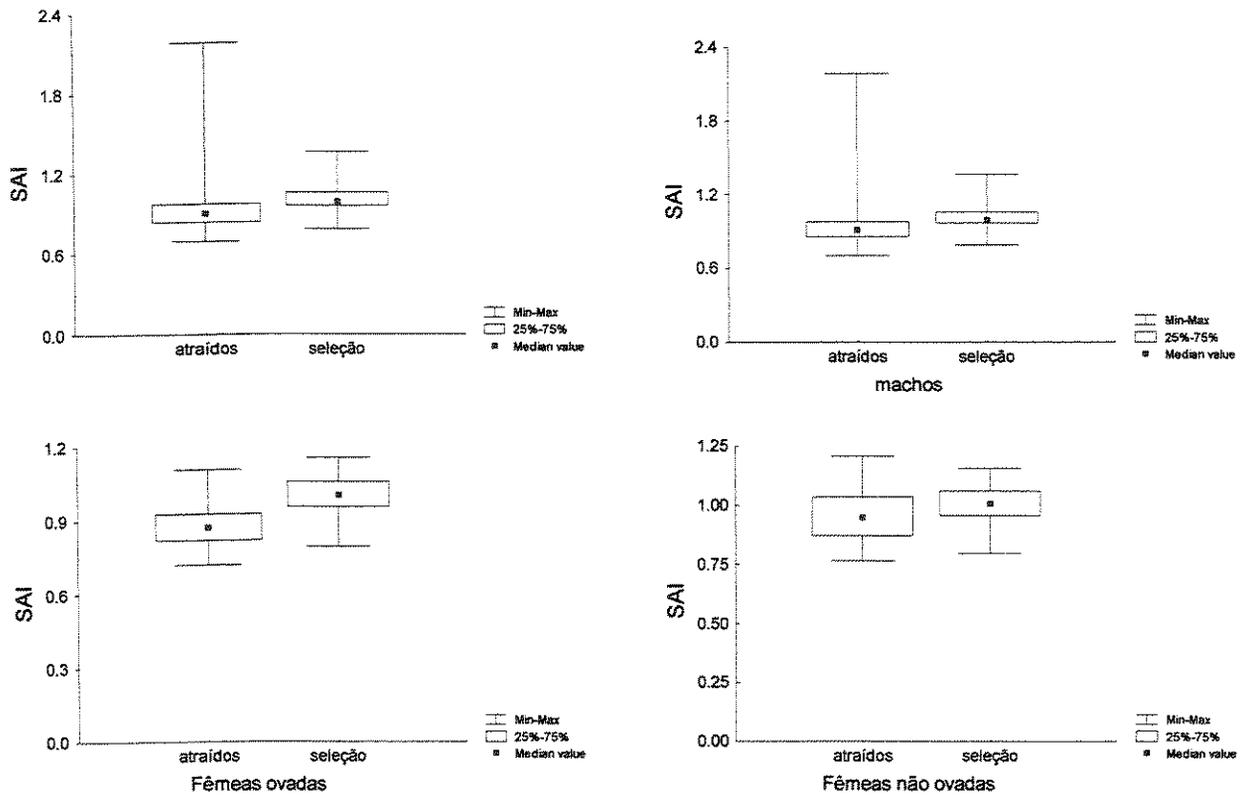


Figura 11: Comparação do índice de adequação (SAI) das conchas entre as classes reprodutivas (M, Fov, F) dos ermitões atraídos pelas iscas de *C. atratum* e os indivíduos do experimento de seleção de conchas.

2.2. Atração para 3 diferentes tipos de iscas: gastrópode (*C. atratum*), ermitão (*P. criniticornis*) e bivalve (*Anomalocardia brasiliana*)

Neste experimento foram obtidos 135 ermitões, sendo 132 atraídos para armadilhas com iscas e 3 ermitões coletados nas armadilhas controle. Destes 135 ermitões, 132 eram *Pagurus criniticornis* (todos em armadilhas com isca) e 3 eram *Clibanarius vittatus* (todos em armadilhas controle), que utilizavam conchas de 5 espécies de gastrópodes (Tabela 13). Destes 132 *P. criniticornis* atraídos para as iscas, 115 foram atraídos para iscas de gastrópode (111 ocupando conchas de *Cerithium atratum* e 4 ocupando conchas de outros gastrópodes), 15 para iscas de ermitão (14 ocupando conchas de *C. atratum* e 1 ocupando concha de outro gastrópode) e 2 para iscas de bivalve (ambos ocupando conchas de *C. atratum*).

Tabela 13: Espécies de ermitões e de conchas utilizadas por eles, obtidas nas armadilhas colocadas na região do Araçá para o experimento de atração dos ermitões para diferentes tipos de iscas.

Conchas utilizadas	<i>Pagurus criniticornis</i>	<i>Clibanarius vittatus</i>
<i>Cerithium atratum</i>	127	1
<i>Chicoreus senegalensis</i>	3	
<i>Morula nodulosa</i>	2	
<i>Cymatium partenopeum</i>		1
<i>Strombus pugilis</i>		1
Total	132	3

Os ermitões foram atraídos preferencialmente pelas iscas esmagadas de *C. atratum* (12,8 indivíduos por armadilha), em seguida pelas iscas esmagadas de *P. criniticornis* (1,7 indivíduos por armadilha) e *Anomalocardia brasiliana* (0,2 indivíduos por armadilha). Nenhum ermitão foi capturado nas armadilhas que continham os controles “concha” e “vazio”. Comparando-se o número de indivíduos de *P. criniticornis* capturados nas armadilhas com os diferentes tratamentos, comprovou-se que os ermitões foram significativamente mais atraídos pelas iscas (Kruskal-Wallis, $H=38,276$; $gl=4$; $p<0,001$) e não capturados ao acaso nas armadilhas.

2.3. Avaliação da adequação das conchas ocupadas pelos ermitões atraídos para iscas do gastrópode *C. atratum*

Neste experimento foram obtidos 369 indivíduos de *Pagurus criniticornis*, sendo 50 ermitões em conchas adequadas (2,8 indivíduos por armadilha), 102 em conchas inadequadas maiores que as ideais (5,7 indivíduos por armadilha) e 217 em conchas inadequadas menores que as ideais (12,1 indivíduos por armadilha). Comparando-se o número de indivíduos de *P. criniticornis* atraídos pelas iscas comprovou-se que os ermitões em conchas inadequadas foram significativamente mais atraídos para os eventos de predação simulada (teste G; $G=118,180$; $gl=2$; $p<0,001$) do que os ermitões em conchas adequadas.

Entre os 217 ermitões que ocupavam conchas inadequadas menores que as ideais, houve um número muito maior de fêmeas ovadas e um número muito menor de fêmeas não ovadas do que o esperado (teste G; $G=79,796$; $gl=2$; $p<0,001$). Já entre os ermitões que

ocupavam conchas adequadas ao seu tamanho, houve um número maior de machos e menor de fêmeas não ovadas que o esperado (teste G; $G=10,074$; $gl=2$; $p<0,01$). Entre os ermitões que ocupavam conchas inadequadas maiores que as ideais, houve um número maior de machos e menor de fêmeas ovadas do que o esperado (teste G; $G=6,708$; $gl=2$; $p<0,05$).

DISCUSSÃO

Seleção de conchas por *Pagurus criniticornis* em laboratório

As relações entre tamanho e peso dos ermitões e as variáveis das conchas selecionadas por eles foram positivas e significativas, padrão já observado em outros estudos de seleção de conchas (Abrams, 1978; Bertness, 1980; Turra & Leite, 2002). Todas as variáveis das conchas selecionadas foram igualmente correlacionadas com o tamanho e peso dos ermitões (Tabela 4) mostrando que tamanho e peso são equivalentes para se estimar a relação dos ermitões com suas conchas. Estes resultados são uma consequência direta da alta correlação entre as variáveis das conchas selecionadas pelos ermitões, padrão também observado por Turra (2003). Isto indica que, no momento de selecionar suas conchas, os ermitões não avaliam uma característica especificamente como mostrado por Abrams (1978), Conover (1978) e Floeter *et al.* (2000). Se isto ocorresse, seria esperada uma correlação mais alta entre um determinado parâmetro da concha e o ermitão em comparação com as demais, o que não foi observado. Os ermitões avaliam, de fato, o conjunto de características da concha procurando reconhecer a qualidade dela para lhes oferecer benefícios como abrigo, espaço para crescimento e proteção contra predadores. Vários autores sugerem que os ermitões poderiam selecionar suas conchas buscando benefícios específicos. Conover (1978) sugere que os ermitões selecionam conchas que oferecem proteção e são fáceis de carregar, enquanto Reese (1963) sugere que as conchas são selecionadas principalmente por seu peso e volume interno. Entretanto, é mais provável que a combinação de dois ou mais parâmetros da concha possam ser avaliados pelo ermitão no momento de selecioná-la. Hazlett (1970a) afirma que, para os ermitões, o peso poderia ser mais relevante em uma concha grande, enquanto que em uma concha pequena seria o volume.

As relações do tamanho e peso dos ermitões com as variáveis das conchas

selecionadas por eles foram, em sua maioria, isométricas, mostrando uma tendência dos ermitões selecionarem conchas proporcionais ao seu tamanho. Por outro lado, machos apresentaram relações alométricas negativas com a largura e o peso das conchas selecionadas, evidência de que estão selecionando conchas relativamente mais leves e mais estreitas. A maior parte da população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá utiliza conchas de *Cerithium atratum*. Estas conchas possuem uma espira alta e bastante volume interno em comparação com outras espécies da região, por isso, os ermitões poderiam selecionar conchas mais leves, pois diminuiriam o gasto de energia para carregá-las e ainda assim teriam um espaço adequado para crescimento e acomodação. Nenhuma relação ermitão/concha avaliada apresentou alometria positiva.

Todas as relações dos ermitões com suas conchas foram fortes ($r^2 > 0,7$), principalmente as relações com o comprimento total da concha, tanto para machos quanto para fêmeas. Entretanto, a variável escolhida para calcular o índice de adequação de conchas (SAI) dos indivíduos obtidos na amostragem da população e nos experimentos de atração foi o peso das conchas ocupadas pelos ermitões. Foi utilizada a relação entre o peso da concha e o tamanho (CEC) do ermitão. Esta decisão foi tomada, pois as demais variáveis avaliadas são inadequadas para o cálculo do SAI já que, freqüentemente, o índice (SAI) não pode ser calculado, porque estas medidas não podem ser obtidas devido a danos nas conchas. A presença de danos físicos nas conchas ocupadas por ermitões nas populações naturais é muito comum, como verificado no presente estudo e também por Bertness & Cunningham (1981) e Borjesson & Szelistowski (1989). Este problema não ocorre quando a regressão ermitão/concha é feita com dados de experimentos de seleção de conchas, pois as conchas utilizadas são intactas e permitem que todas as medidas sejam feitas. Mas, quando são utilizadas conchas presentes nas populações naturais pode ocorrer este problema. Na região do Araçá, devido à abundância de predadores “quebradores de concha” grande parte das conchas ocupadas pela população de ermitões apresenta danos físicos. Por isso, caso fosse utilizado o comprimento total da concha ou de sua abertura para o cálculo do SAI neste estudo, muitas medidas não poderiam ser obtidas. Dessa forma, os dados poderiam influenciar os resultados das análises. É importante utilizar o peso, pois se trata de um parâmetro que pode ser medido em qualquer concha amostrada. Uma vez que grande parte das conchas utilizadas pela população de *P. criniticornis* na área estudada é danificada, como verificado no presente estudo e por Turra (2003), esta medida tornou-se

eficiente, pois pôde ser obtida em todos os indivíduos amostrados. Além disso, o peso pode ser usado para calcular o SAI em conchas de diferentes tipos permitindo comparações com indivíduos que ocupavam conchas diferentes da que é utilizada pela maior parte da população (*Cerithium atratum*). Porém, as relações analisadas foram resultados de experimentos de seleção de conchas onde os ermitões têm acesso a conchas intactas e por isso podiam avaliar todas as suas características. Na natureza, como visto pela amostragem da região do Araçá, os ermitões utilizam uma grande quantidade de conchas danificadas e assim o peso delas poderia ser preponderante na escolha do animal. Mantelatto & Dominciano (2002) e Garcia & Mantelatto (2001) mostraram que a escolha de conchas por ermitões, na natureza, é baseada em seu peso.

A comparação entre os sexos quanto à relação entre o tamanho (CEC) dos ermitões e o peso (PC) das conchas utilizadas por eles mostrou que existe diferença entre machos e fêmeas em sua relação com a concha ocupada. Machos podem selecionar conchas baseando-se preponderantemente no peso delas pela sua dominância competitiva sobre fêmeas e maior habilidade em explorar conchas (Bertness, 1981e). Além disso, como não precisam produzir e manter desovas, os machos poderiam gastar mais energia em crescimento e atingir tamanhos maiores que fêmeas, o que permitiria a eles utilizar conchas maiores e mais pesadas. As fêmeas, por sua vez, devem procurar na concha outras qualidades, como um grande volume interno e peso menor. Assim, numa concha de maior volume as fêmeas poderiam obter espaço suficiente para abrigar desovas grandes e oxigená-las adequadamente (Bertness, 1981b). Já em conchas mais leves, a menor quantidade de energia gasta para carregá-las, permitiria às fêmeas investir mais energia em reprodução. Além de variar com o sexo do ermitão, o padrão de preferência por conchas pode ser influenciado pelo suprimento de conchas disponível para ocupação em sua área de vida (Scully, 1979) e pela experiência passada dos ermitões com determinados tipos de concha (Elwood *et al.*, 1979; Hazlett, 1992, 1996c). Segundo Turra (2003), a mesma espécie de ermitão pode ser exposta a diferentes suprimentos de conchas e experiências passadas, já que a disponibilidade de conchas (Leite *et al.*, 1998) e a composição de ermitões (Bach *et al.*, 1976; Leite *et al.*, 1998) podem variar entre áreas distintas. Assim, os resultados obtidos no presente estudo somados aos argumentos apresentados acima evidenciam a importância de se considerar o sexo dos ermitões e o local de estudo em experimentos futuros de seleção de concha e cálculo de índices de adequação (Vance,

1972a; Bertness, 1980; Gilchrist, 1984b).

Condição e adequação das conchas de *Cerithium atratum* utilizadas por *Pagurus criniticornis* numa população natural

Machos e fêmeas ovadas apresentaram tamanho e peso semelhantes e foram maiores e mais pesados que fêmeas não ovadas. A diferença de tamanho observada entre fêmeas ovadas e não ovadas não é freqüente entre ermitões (Turra & Leite, 1999; 2000). No entanto, a semelhança entre machos e fêmeas ovadas poderia ser uma indicação de que as fêmeas estariam investindo energia em crescimento e maturação para atingir grandes tamanhos antes de iniciar a reprodução. Assim, elas poderiam produzir mais ovos já que entre ermitões existe uma correlação positiva entre o tamanho do animal e o tamanho de sua desova (Bach *et al*, 1976; Fotheringham, 1976a, 1976b, 1980; Bertness, 1981b). Segundo Bertness (1981b) a estratégia de crescimento imediato e reprodução futura é esperada para populações que não estejam submetidas a uma forte limitação de conchas.

Grande parte da população de *Pagurus criniticornis* da região do Araçá utiliza conchas danificadas e incrustadas, como verificado neste estudo e mostrado por Turra & Leite (2002). Tal padrão já foi observado para outras espécies de ermitões (Bertness, 1981e; Scully, 1983). Além disso, apesar de *Cerithium atratum*, gastrópode cuja concha é utilizada preferencialmente pela população de *P. criniticornis*, ser muito abundante na região do Araçá, conchas vazias são raras e estão concentradas na linha da praia (Turra, 2003). Apesar desta forte limitação de conchas, os ermitões da população do Araçá estão ocupando, em média, conchas adequadas ao seu tamanho, indicando que estão selecionando conchas ideais baseando-se primordialmente no peso delas. Dessa forma, os ermitões podem selecionar conchas independentemente da presença de danos físicos e, avaliando a adequação a partir do peso delas, podem selecionar qualquer concha presente na área em que vivem. Isso diminui os efeitos da limitação de conchas sobre a população.

O número de indivíduos e a adequação das conchas das classes reprodutivas refletem as estratégias, discutidas anteriormente, dos diferentes sexos na utilização de conchas. Machos poderiam conseguir conchas mais adequadas por apresentarem dominância competitiva sobre fêmeas e maior habilidade em explorar conchas (Bertness, 1981e), além de não precisarem de espaço na concha para abrigar ovos. Entretanto, machos

e fêmeas ovadas não diferiram em tamanho e foram maiores que fêmeas não ovadas. Além disso, fêmeas ovadas ocuparam, em média, conchas inadequadas menores que as ideais. A forte limitação de conchas impede o investimento em crescimento imediato e reprodução futura. Isso explicaria o grande número amostrado na população de fêmeas ovadas em conchas inadequadas. Estas fêmeas estariam cessando o crescimento e investindo em reprodução imediata (Bertness, 1981b). Já o pequeno número amostrado de fêmeas não ovadas (em conchas adequadas) indicaria que, em meio a forte limitação de conchas imposta à população do Araçá, as poucas fêmeas que conseguem uma concha grande investem em crescimento imediato, retardando a reprodução e atingindo tamanhos semelhantes aos de machos.

A grande quantidade de danos físicos na abertura das conchas utilizadas pelos ermitões pode indicar uma alta taxa de predação por caranguejos e/ou siris sobre as populações de gastrópodes e/ou ermitões (Bertness & Cunningham, 1981; Kuhlmann, 1992). Ermitões evitam usar conchas perfuradas por gastrópodes, mas utilizam conchas com outros tipos de danos e, em laboratório, selecionam conchas apertadas em vez de perfuradas (Pechenik & Lewis, 2000). Conchas perfuradas são evitadas pelos ermitões, pois as perfurações podem enfraquecer a concha e torná-la mais vulnerável a predadores “quebradores de conchas” (McClintock, 1985; Barnes, 1999), aumentar a vulnerabilidade dos embriões de fêmeas ovadas a predação e tornar o acesso ao ermitão mais fácil para pequenos carnívoros como jovens poliquetas nereídeos (Pechenik & Lewis, 2000). A expulsão da concha por outros ermitões pode ainda ser facilitada, permitindo o acesso direto até o ocupante pelo buraco ou, indiretamente, através da alteração da força ou frequência de vibração com a qual os sinais de “batidas na concha” são transmitidos ao ocupante (Briffa & Elwood, 2000). Perfurações nas conchas podem aumentar a vulnerabilidade dos ermitões ao estresse osmótico (Shumway, 1978). E, quando localizadas nas espiras terminais, impedem o armazenamento de água no interior da concha durante a maré baixa, podendo aumentar o risco de dessecação dos ermitões (Reese, 1969).

O alto grau de incrustação apresentado pelas conchas pode estar relacionado com a abundância dos gastrópodes (*Cerithium atratum*) na região do Araçá, cuja concha é utilizada preferencialmente por *P. criniticornis*. O tamanho da população de *C. atratum* na área estudada pode não ser suficiente para que haja um aporte constante de novas conchas vazias para serem utilizadas pelos ermitões, fato que está de acordo com Scully (1983). Ele

verificou um aumento na quantidade de incrustações em conchas utilizadas por ermitões em locais onde estas estão em baixa disponibilidade, já que as mesmas conchas são utilizadas por muito tempo na população.

Atração de *Pagurus criniticornis* para eventos de predação simulada na natureza

Indivíduos de *Pagurus criniticornis* foram atraídos para eventos de predação simulada do gastrópode *Cerithium atratum*, na natureza. Este fato, observado pela primeira vez para *P. criniticornis*, já foi relatado para diversas espécies de ermitões (McLean, 1974; Hazlett & Herrnkind, 1980; Rittschof, 1980a; Small & Thacker, 1994; Hazlett, 1996b, 1997; Pezzuti *et al.*, 2002).

Nestes eventos de predação, substâncias químicas liberadas dos gastrópodes feridos, ou mortos, sinalizam a disponibilidade de uma concha para os ermitões (Rittschof, 1980a). Observações de campo (McLean, 1974; Rittschof, 1980a) mostraram que, depois de chegar ao evento, os ermitões verificam quais objetos são conchas e, dentre as conchas ocupadas, quais são adequadas ao seu tamanho. Para isso, os ermitões se comunicam e se avaliam através de diversas interações sociais (Hazlett, 1966a, 1966b, 1970a, 1978, 1980, 1985) e se posicionam numa hierarquia de tamanho (McLean, 1974; Rittschof, 1980a). Este procedimento aumenta a probabilidade de um ermitão obter uma concha maior do que a sua (Chase *et al.*, 1988) porque depois que o primeiro ermitão troca sua concha pela liberada no evento de predação, todos os demais que ocupam conchas menores que a dele na hierarquia, trocarão também, formando uma cascata de troca de conchas (McLean, 1974; Rittschof, 1980a; Chase *et al.*, 1988). Como resultado deste processo, em vez de um único ermitão trocar sua concha pela que é liberada no evento de predação de um único gastrópode, vários ermitões se beneficiam trocando suas conchas.

Os ermitões atraídos para os eventos de predação simulada não diferiram em tamanho dos indivíduos amostrados da população, mas ocupavam conchas mais leves. Por causa disso, estes ermitões apresentaram um índice de adequação de conchas (SAI) inferior a 1, ou seja, ocupavam conchas inadequadas, menores que as ideais. Uma vez que o evento de predação de um gastrópode representa para o ermitão a oportunidade de trocar sua concha por outra melhor, era de se esperar que os indivíduos que ocupassem conchas inadequadas e/ou em piores condições em relação a danos físicos e incrustação por

epibiontes fossem mais atraídos para tal evento, como observado por Rittschof (1980a) e Thacker (1994). Katz & Rittschof (1993) mostraram que ermitões colocados em conchas menores aumentam a realização de comportamentos relacionados à troca de concha, mas, quando colocados em conchas maiores, a frequência de tais comportamentos é menor. O estudo de Rittschof *et al.* (1992) também mostrou que pequenas mudanças na adequação da concha ocupada causam grandes mudanças no comportamento do ermitão. Eles observaram que havia uma forte relação entre a adequação da concha ocupada por um ermitão e sua resposta aos eventos de predação. Além disso, os ermitões atraídos ocupam conchas inadequadas e de tamanho menor, porém, contrastando com o presente estudo, os ermitões também são menores que os da população. No estudo de Rittschof *et al.* (1992), os maiores ermitões e que ocupam conchas grandes não respondem aos sinais de atração, enquanto ermitões pequenos em conchas adequadas ou grandes fogem do local. Esta resposta relaciona-se ao fato de que um ermitão pequeno em uma concha adequada poderia perder sua concha, caso encontrasse um ermitão maior que pudesse tomar sua concha à força. Spight (1985) propôs que ermitões grandes em conchas pequenas conseguem conchas grandes através do seu encontro com ermitões pequenos em conchas grandes.

Os ermitões atraídos para os eventos de predação de gastrópodes no Araçá ocupavam conchas mais leves e mais danificadas que as utilizadas pela população e, frequentemente, não tinham espaço para se retrair e se abrigar. Em testes de laboratório, ermitões em conchas menores e mais apertadas têm taxas de crescimento significativamente menores e são mais suscetíveis a predação (Angel, 2000). O uso de conchas grandes permitiria que os ermitões investissem mais em crescimento (Blackstone, 1985; Asakura, 1992) além de obterem maior proteção contra predadores (Bertness, 1981a; Borjesson & Szelistowsky, 1989), ainda que conchas maiores possam ser mais pesadas, exigindo um maior gasto de energia do ermitão para transportá-las.

Contrastando com os resultados obtidos no presente estudo, Hazlett & Herrnkind (1980) e Pezzuti *et al.* (2002) não observam diferenças de adequação das conchas entre ermitões atraídos para eventos de predação e ermitões amostrados em coletas prévias. Hazlett & Herrnkind (1980) sugerem que os ermitões estudados poderiam se orientar para eventos de predação regularmente e por isso ocupam conchas relativamente boas. Já Pezzuti *et al.* (2002) atribuem o resultado obtido ao fato de todas as conchas utilizadas na área de estudo serem de baixa qualidade e terem altos níveis de incrustações e danos

físicos.

Os ermitões atraídos para os eventos de predação eram, dentro da população do Araçá, os que ocupavam conchas mais danificadas e mais incrustadas por epibiontes. A presença de danos físicos em uma concha pode caracterizá-la como inadequada para o ermitão que a carrega dependendo do tipo e tamanho do dano. Conchas danificadas aumentam a vulnerabilidade do ermitão a predadores (Vance, 1972b; McClintock, 1985; Barnes, 1999; Pechenick & Lewis, 2000) e ao estresse osmótico (Shumway, 1978), aumentam o risco de dessecação (Reese, 1969; Turra & Denadai, 2001) e podem ainda interferir na comunicação entre ermitões (Briffa & Elwood, 2000). Segundo Bertness & Cunningham (1981), grande quantidade de danos na abertura das conchas pode indicar uma alta taxa de predação por caranguejos e/ou siris sobre as populações de gastrópodes e ermitões. Turra (2003) mostra que o uso de conchas por ermitões é influenciado pelo tipo de predação sofrida por gastrópodes.

Na região do Araçá, os principais predadores, tanto de gastrópodes como de ermitões, são os caranguejos *Menippe nodifrons*, *Panopeus occidentalis* e *Eriphia gonagra*, da família Xanthidae, e o siri azul *Callinectes danae*, da família Portunidae, fato que se reflete na grande quantidade de conchas com abertura danificada observada na amostragem da população. Eles apresentam uma clara separação de microhabitat, com *Callinectes* ocorrendo quase exclusivamente no substrato lodoso e as outras três espécies ocorrendo no substrato com pedras e no costão (Turra, 2003). Os indivíduos de *P. criniticornis* ocorrem preferencialmente no substrato lodoso da região do Araçá (Turra *et al.*, 2000) e *C. atratum*, gastrópode cuja concha é preferencialmente utilizada por eles (Leite *et al.*, 1998), é um gastrópode de fundo não consolidado que está freqüentemente associado a costões e bancos de algas (Denadai, 2001). Por esta razão, todos estes predadores exercem influência sobre a população de *P. criniticornis* no Araçá, seja diretamente sobre eles ou indiretamente, através da predação do gastrópode cuja concha eles ocupam. Estes predadores são chamados de “quebradores de conchas” pela maneira como predam gastrópodes e ermitões, e utilizam basicamente duas técnicas para consumir suas presas: (1) “esmagar”, técnica que destrói totalmente a concha e, (2) “descascar”, técnica que danifica apenas a abertura da concha (Vermeij, 1978). Isto quer dizer que a forma como estes predadores consomem suas presas relaciona-se diretamente com a condição das conchas ocupadas pelos ermitões. As diferentes espécies e estratégias de predadores “quebradores de concha” produzem uma

série de danos nas conchas de gastrópodes (Bertness & Cunningham, 1981; McLean, 1983; Lau, 1987) que ainda assim permitem que elas sejam utilizadas por ermitões. E isto foi observado, não apenas nos danos encontrados nas conchas ocupadas pelos indivíduos da população, mas principalmente nos ermitões atraídos para os eventos de predação simulada, já que “Abertura quebrada” (Dabert) e “Fragmento de concha” (Dtot) foram exatamente os tipos mais comuns de dano físico entre as conchas ocupadas pelos ermitões atraídos nos experimentos (Figura 6). Turra (2003) afirma que, para *P. criniticornis* na região do Araçá, mais de 68% das conchas de *Cerithium* utilizadas (74% de todas as conchas utilizadas) possuem danos que evidenciam a predação sobre os ocupantes anteriores das conchas, sejam gastrópodes ou ermitões. Este resultado corrobora o observado no presente estudo de que 55,9% dos ermitões da amostragem da população ocupavam conchas com algum tipo de dano físico (Figura 5).

Além de danificadas, quase todas as conchas ocupadas pelos ermitões atraídos para os eventos de predação simulada apresentavam algum nível de incrustação (Figura 7). Organismos sésseis e incrustantes podem colonizar conchas de ermitões (Conover, 1979) e alterar as características da concha e sua escolha (Brooks & Mariscal, 1985). Organismos incrustantes podem reduzir as capacidades defensivas das conchas (Buckley & Ebersole, 1994) enquanto incrustações por hidróides podem aumentar a proteção dos ermitões contra predadores (Ross, 1971; McLean, 1983; Brooks, 1989). As incrustações podem ainda ser vantajosas quando camuflam os ermitões no ambiente onde vivem (Partdrige, 1980; Gherardi, 1991). No presente estudo as conchas estavam incrustadas (Figuras 7 e 8), em sua grande maioria, pela alga *Ulva lactuca*. Este tipo de incrustação poderia, a princípio, fornecer uma proteção maior para *P. criniticornis* na área de estudo por torná-lo mais críptico no substrato, já que nos limites de sua distribuição no Araçá existem bancos de algas. Porém, a presença de algas no Araçá se dá em uma porção muito pequena da área de ocorrência desta espécie e a quantidade de incrustações observada nas conchas era muito grande – em certos momentos foram observadas frondes de algas sobre as conchas dos ermitões – o que pode ser desvantajoso para o ermitão devido ao incremento em peso para ser carregado.

Além de enfrentar a forte limitação de conchas de *Cerithium atratum* na região do Araçá, *P. criniticornis* ainda tem que competir para obtê-las com o ermitão simpátrico *Clibanarius antillensis*. Estas duas espécies apresentam uma alta sobreposição no uso de

conchas e sua coexistência é permitida por diferenças na qualidade das conchas utilizadas (Turra, 2003). A competição por conchas de *C. atratum* é diminuída na natureza devido à separação de microhabitat (Turra *et al.*, 2000), já que *C. antillensis* está geralmente associado a substratos rochosos e arenosos enquanto *P. criniticornis* é proporcionalmente mais comum em substratos lodosos. Além disso, *C. antillensis* ocupa áreas superiores da região entremarés devido sua maior tolerância à dessecação, comparado à *P. criniticornis* (Turra & Denadai, 2001). Apesar de ambas espécies utilizarem preferencialmente conchas de *C. atratum*, os maiores indivíduos de *C. antillensis* utilizam conchas de outras espécies de gastrópodes (Turra & Leite, 2002), reduzindo a competição com *P. criniticornis*. Além dos fatores supracitados, a coexistência destas espécies ainda é permitida pelas diferentes estratégias de competição utilizadas por elas (Turra, 2003). *Pagurus criniticornis* é melhor competidor por exploração, como demonstrado em experimentos de laboratório onde ele respondeu mais rapidamente que *C. antillensis* a eventos de predação simulada (Turra, 2003) e observado no presente estudo pelo grande número de indivíduos atraídos pelas iscas em menos de 30 minutos. *Clibanarius antillensis*, por sua vez, é melhor competidor por interferência e utiliza conchas de *C. atratum* de melhor qualidade pela sua maior habilidade em disputas por concha, isto é, em subjugar *P. criniticornis* (Turra, 2003). Bertness (1981e, 1981f) observou uma situação semelhante ocorrendo com 3 espécies de ermitões simpátricos no Panamá, *Calcinus obscurus*, *Clibanarius albidigitus* e *Pagurus* sp. No entanto, *Clibanarius* era melhor competidor por exploração que as demais espécies e melhor competidor por interferência que *Pagurus*, apesar destas duas espécies se encontrarem pouco devido a suas distribuições na área estudada serem distintas. Os resultados destes estudos indicam que a competição por conchas influencia diretamente a qualidade da concha utilizada e a distribuição espacial dos ermitões.

Pagurus criniticornis foi significativamente mais atraído para iscas do gastrópode *C. atratum*, cuja concha é utilizada preferencialmente pelos indivíduos da população do Araçá, do que para iscas de coespecíficos e praticamente não foi atraído para iscas do bivalve *A. brasiliana*. Este resultado é uma evidência indireta da especificidade do sinal químico de atração para gastrópodes. Rittschof (1980a) observou que *Clibanarius vittatus* e *Pagurus longicarpus* são atraídos para iscas de gastrópodes e não respondem às iscas de bivalves e caranguejos. Thacker (1994) observou que o ermitão terrestre *Coenobita compressus* é atraído para iscas de gastrópodes e coespecíficos, mas não responde às iscas

de uma espécie de siri simpátrico. Assim, os resultados obtidos no presente estudo para *P. criniticornis* reforçam o padrão de especificidade do sinal químico de atração para eventos de predação, já observado em outras três espécies de ermitões.

Entre os ermitões atraídos para os eventos de predação simulada do gastrópode *C. atratum*, as fêmeas ovadas ocorreram proporcionalmente em maior número entre os que ocupavam conchas inadequadas menores que as ideais, e em menor número entre os que ocupavam conchas inadequadas maiores que as ideais. As fêmeas não ovadas por sua vez, ocorreram proporcionalmente em menor número entre os indivíduos que ocupavam conchas inadequadas menores que as ideais e os que ocupavam conchas adequadas. Este resultado deveu-se a forte limitação de conchas sofrida por *P. criniticornis* na região do Araçá (Turra & Leite, 2002). Como as conchas são de baixa qualidade, as fêmeas cessam o investimento de energia em crescimento e passam a investir em reprodução. Este fato pode explicar o grande número de fêmeas ovadas em conchas apertadas e pequeno em conchas maiores, as quais permitiriam a produção de desovas maiores (Fotheringham, 1976a, Bertness, 1981b). Além disso, esta limitação de conchas de boa qualidade poderia explicar também o baixo número observado de fêmeas não ovadas e alto de fêmeas ovadas nos experimentos deste estudo. As poucas fêmeas que conseguem uma concha adequada, investem em crescimento e retardam a reprodução, com o intuito de produzirem desovas maiores mais tarde (Bertness, 1981b). Este fato pode explicar o menor número observado de fêmeas não ovadas entre os indivíduos atraídos que ocupavam conchas adequadas e inadequadas menores que as ideais. Além disso, estas poucas fêmeas que conseguem conchas de boa qualidade, percebem quimicamente o evento de predação e fogem do local (Rittschof *et al.*, 1992) para evitarem perder suas conchas para ermitões mais fortes. Os machos que foram observados proporcionalmente em maior número entre os indivíduos que utilizavam conchas adequadas ou inadequadas maiores que as ideais, conseguem conchas maiores e de boa qualidade pela sua dominância competitiva sobre as fêmeas (Bertness, 1981e).

As iscas utilizadas nos experimentos de atração do presente estudo foram feitas quebrando-se a concha do indivíduo com um alicate para simular uma predação por caranguejos ou siris quebradores de concha, predadores muito comuns na região do Araçá. De maneira diferente, na maioria dos estudos que utilizavam a simulação de eventos de predação, o método empregado era o congelamento da isca e descongelamento no momento

de realização do experimento. Este procedimento deve-se ao fato de grande parte destes experimentos terem sido realizados em regiões de clima temperado (Rittschof, 1980a; Gilchrist, 1984a; Rittschof *et al.*, 1990; Kratt & Rittschof, 1991; Orihuela *et al.*, 1992; Diaz *et al.*, 1994, 1995; Hazlett *et al.*, 1996; Hazlett, 1996a; Hazlett & Rittschof, 1997; Rittschof & Hazlett, 1997), locais onde ocorre naturalmente a morte de animais por congelamento nas épocas frias. Nestas áreas, gastrópodes da região entremarés que ficam expostos no período de maré baixa morrem congelados e, quando a maré torna a subir, estes animais são descongelados pela água e atraem ermitões à procura de conchas. Como este tipo de morte por congelamento não ocorre nos gastrópodes da região entremarés do Araçá, optou-se no presente estudo por simular a predação dos gastrópodes de maneira semelhante à enfrentada naturalmente por eles.

Um total de 218 indivíduos de *P. criniticornis* foi atraído para 18 eventos simulados de predação do gastrópode *C. atratum*, resultando numa média de 12,1 indivíduos atraídos por evento. Apesar de ser um número expressivo de ermitões atendentes se comparado a outros estudos com eventos de predação de gastrópodes (McLean, 1974; Rittschof, 1980a, 1980b; Hazlett & Herrnkind, 1980), este número pode ter sido subestimado. Isto porque as armadilhas eram deixadas por um período de 30 minutos no substrato e, ao final do experimento, retiradas sem que houvesse um acompanhamento visual das iscas. Quando as armadilhas eram retiradas, os ermitões presentes eram considerados atraídos. Porém em vários momentos foram observados siris azuis do gênero *Callinectes* sobre as armadilhas. Como este siri é um predador natural de ermitões e atraído quimicamente por suas presas, a sua presença perto das iscas pode ter afugentado alguns ermitões que tenham sido atraídos, mas preferiram não tentar trocar suas conchas, correndo o risco de serem predados. Gilchrist (1984) observa que eventos de predação de gastrópodes causada por siris azuis atraem menos ermitões quando comparados a eventos causados por gastrópodes predadores.

Um evento de predação de gastrópode é produzido quando este é predado por outro gastrópode ou por um crustáceo. Rittschof (1980a) argumenta que a presença do gastrópode predador não é essencial para que ermitões sejam atraídos para gastrópodes feridos. Entretanto ele mesmo afirma, comparando seus resultados com os de McLean (1974, 1975), que os ermitões são atraídos mais rapidamente na presença do gastrópode predador. No estudo de Rittschof (1980a) os ermitões são atraídos, na ausência do predador, em cerca

de 45 minutos, enquanto nos estudos de McLean (1974,1975) eles são atraídos em cerca de 15 minutos para eventos de predação naturais (na presença do predador). No presente estudo, os ermitões atraídos para as iscas foram capturados após 30 minutos de colocação das armadilhas. Nestas armadilhas, foram utilizadas iscas esmagadas que simulavam uma predação e, portanto, na ausência do predador, mas mesmo assim os ermitões foram atraídos em menos de 30 minutos, contrastando com Rittschof (1980a). Esta diferença poderia ser explicada por 3 fatores. (1) *Pagurus criniticornis* é a espécie de ermitão numericamente dominante na região do Araçá e, no substrato lodoso onde foram realizados os experimentos, ocorre quase exclusivamente e em elevado número. (2) O local de realização dos experimentos, uma enseada com baixa declividade, substrato lodoso e baixo hidrodinamismo, poderia ser caracterizada como uma área de padrões previsíveis de movimentação da água e, por isso, favorecer a orientação a fontes de estímulos químicos (Hazlett, 1996b). Hazlett & Herrnkind (1980) também sugerem que ermitões poderiam se orientar melhor química e visualmente em um ambiente calmo como uma enseada protegida. (3) Durante a realização deste estudo foram capturados, em quase todas as armadilhas, gastrópodes da espécie *Nassarius vibex* alimentando-se das iscas esmagadas de *Cerithium atratum*. Este gastrópode, tradicional comedor de carniça, ocorre em baixa densidade na região do Araçá. A presença destes indivíduos de *N. vibex* pode ter agido como “facilitadora” (Rittschof, 1980a) do processo de atração dos ermitões. Rittschof *et al.* (1990) mostram que proteases presentes na saliva de gastrópodes predadores degradam proteínas musculares de gastrópodes predados originando peptídios que sinalizam para os ermitões a disponibilidade de concha.

Todos os experimentos realizados neste estudo, envolvendo atração dos ermitões para eventos de predação simulada, foram conduzidos com controles das iscas que seriam testadas. Os ermitões foram atraídos preferencialmente para as iscas e praticamente não foram capturados nas armadilhas controles. Estes ermitões atraídos foram então comparados com os indivíduos da população da área de estudo. Para isso, além dos experimentos de atração, foi feita uma amostragem da população de *P. criniticornis* da região do Araçá, através de dragagens do sedimento. Alguns estudos já realizados (Hazlett & Herrnkind, 1980; Gilchrist & Abele, 1984; Pezzuti *et al.*, 2002), diferentemente deste, não continham controles das iscas testadas. Neles, os ermitões atraídos para eventos de predação foram sempre comparados, quanto ao seu tamanho, condição e adequação das

conchas ocupadas, com ermitões amostrados em coletas prévias ou simultâneas através de um método de busca visual em transectos. Este método pode prejudicar a qualidade da amostra por não permitir a coleta de ermitões pequenos e indivíduos que se escondam ou se camuflam no substrato, que podem passar despercebidos aos olhos do amostrador. Segundo Gilchrist (1981), ermitões coletados pelo método de busca visual em transectos são grandes e ocupam conchas relativamente não danificadas, fato que pode ser devido, pelo menos em parte, ao método de amostragem, já que estes ermitões são mais facilmente encontrados visualmente. As dragagens do sedimento, realizadas neste estudo para coletar os ermitões da população, permitiram que todos os animais presentes no ponto de coleta, independente de seu tamanho, fossem amostrados. Estes ermitões da população apresentaram tamanho e razão sexual semelhantes aos atraídos pelas iscas no experimento de atração. Este resultado revela que as armadilhas que simulam eventos de predação são amostradores eficientes da população de ermitões, contrastando com Gilchrist (1981). Ainda que não sejam bons amostradores das conchas utilizadas (a maioria danificada e incrustada) por eles, isto significa que as armadilhas podem ser utilizadas em outros estudos como método de amostragem de populações de ermitões.

O trabalho de Rittschof (1980a), assim como o presente estudo, apresenta conchas vazias como controle dos gastrópodes utilizados como isca. Porém, diferentemente dos resultados obtidos neste estudo, os ermitões são proporcionalmente mais atraídos para as conchas. Mesce (1982) mostra que ermitões têm a capacidade de perceber quimicamente o cálcio liberado da superfície de conchas vazias de gastrópodes. Esta sensibilidade ao cálcio permitiria ao ermitão localizar conchas parcialmente enterradas no substrato e distingui-las de conchas de gastrópodes vivos ou de pequenas pedras. No estudo de Rittschof (1980a), os primeiros ermitões atraídos para os eventos de predação chegam depois de pelo menos 1 hora do início do experimento e são amostrados durante 2 dias, enquanto no presente estudo toda a amostragem de ermitões atraídos foi feita num período de 30 minutos. A diferença nos resultados obtidos no presente estudo e no de Rittschof (1980a), sobre a abundância de indivíduos atraídos para as conchas vazias, poderia ser explicada pela sensibilidade dos ermitões ao cálcio liberado pela superfície de conchas vazias mostrada por Mesce (1982). Entretanto, para responder esta questão, novos experimentos devem ser realizados para verificar se a abundância de ermitões atraídos para conchas vazias aumenta em iscas deixadas por maiores períodos de tempo no campo.

CONCLUSÕES

Pagurus criniticornis foi atraído para eventos de predação simulada sobre o gastrópode *Cerithium atratum*. Os ermitões atraídos para os eventos de predação foram, na população do Araçá, os que ocuparam as conchas mais inadequadas ao seu tamanho, mais danificadas e mais incrustadas por epibiontes. Além disso, os ermitões foram atraídos preferencialmente para eventos de predação simulada que continham iscas do gastrópode *C. atratum* quando comparados com iscas de *P. criniticornis* e com iscas do bivalve *A. brasiliiana*, evidência indireta da existência de uma especificidade do sinal químico de atração. Este resultado se soma ao observado para outras três espécies de ermitões, *Clibanarius vittatus*, *Pagurus longicarpus* e *Coenobita compressus*, na busca de um padrão geral de especificidade do sinal químico de atração para eventos de predação de gastrópodes, que se aplique aos ermitões de uma forma geral.

Machos e fêmeas de *P. criniticornis* apresentaram relações diferentes com a concha selecionada, evidenciando que estudos futuros sobre seleção de conchas e cálculo de índices de adequação (SAI, por exemplo) em ermitões, devem ter a preocupação desde seu planejamento de tratar de maneira diferente os sexos durante a obtenção dos dados.

As armadilhas com iscas que simulam eventos de predação de gastrópodes revelaram-se bons amostradores de ermitões. Isto indica que elas podem ser utilizadas de maneira eficiente para amostrar indivíduos de uma dada população para a realização de estudos.

Os resultados obtidos nos experimentos realizados durante o desenvolvimento do projeto permitem que se aceite as duas hipóteses alternativas que estavam sendo testadas: (1) de que indivíduos de *P. criniticornis* que ocupassem conchas de baixa adequação, em piores condições e mais danificadas, seriam mais atraídos para eventos de predação simulada; e (2) de que os ermitões não seriam igualmente atraídos para eventos de predação que contivessem diferentes tipos de isca, isto é, que haveria uma especificidade ao sinal químico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMS, P. 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). **Oecologia** **34**: 239-253.
- ABRAMS, P. 1980. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. **Oecologia** **46**: 365-379.
- ABRAMS, P.; NYBLADE, C. & SHELDON, S. 1986. Resource partitioning and competition for shells in a sub tidal hermit crab species assemblage. **Oecologia** **69**: 429-445.
- AMARAL, A.C.Z. & MORGADO, E.H. 1994. Alteraciones en la fauna de anelideos poliquetos de Araçá, São Sebastião (SP, Brasil). **Revista da Academia Colombiana de Ciências** **19(72)**: 147-152.
- 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(2)**: 169-184.
- ASAKURA, A. 1992. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus* Terao. V. Ecological implications in the pattern of molting. **Journal of Crustacean Biology** **12(4)**: 537-545.
- BACH, C.B., HAZLETT, B.A. & RITTSCHOF, D. 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. **Ecology** **57**: 579-586.
- BARNES, D.K.A. 1999. Ecology of tropical hermit crabs at Quirimba Island. Mozambique: Shell characteristics and utilization. **Marine Ecology Progress Series** **183**: 241-251.
- BERTNESS, M.D. & CUNNINGHAM, C. 1981. Crab shell-crushing predation and gastropod architectural defense. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **50**: 213-230.
- BERTNESS, M.D. 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of

- the Bay of Panama. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 48: 1-16.
- BERTNESS, M.D. 1981a. Predation, physical stress and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. **Ecology** 62(2): 411-425.
- BERTNESS, M.D. 1981b. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). **Crustaceana** 40(2): 197-205.
- BERTNESS, M.D. 1981c. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. **American Naturalist** 118: 432-437.
- BERTNESS, M.D. 1981d. Pattern and plasticity in tropical hermit crab growth and reproduction. **American Naturalist** 117: 754-773.
- BERTNESS, M.D. 1981e. Interference, exploitation, and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 49: 189-202.
- BERTNESS, M.D. 1981f. Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. **Ecology** 62(3): 751-761.
- BLACKSTONE, N.W. 1985. The effects of shell size and shape on growth and form in hermit crabs *Pagurus longicarpus*. **Biological Bulletin** 168:75-90.
- BORJESSON, D.L. & SZELISTOWSKY, W.A. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* (Stimpson) in a tropical mangrove estuary. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 133: 213-228.
- BRIFFA, M. & ELWOOD, R.W. 2000. The power of shell rapping influences rates of eviction in hermit crabs. **Behavioral Ecology** 11: 288-293.
- BRIGHTWELL, L.R. 1951. Some experiments with the common hermit crab *Eupagurus bernhardus* (Linn.) and transparent univalve shells. **Proceedings of the Zoological Society of London** 121: 279-283.
- BROOKS, W.R. & MARISCAL, R.N. 1985. Shell entry and shell selection of hydroid-colonized shells by three species of hermit crabs from the northern Gulf of Mexico. **Biological Bulletin** 168: 1-17.

- BROOKS, W.R. 1989. Hermit crab alter sea anemone placement patterns for shell balance and reduced predation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **132**: 109-121.
- BUCKLEY, W.J. & EBERSOLE, J.P. 1994. Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **182**: 49-64.
- CAINE, E.A. 1978. Habitat adaptations of *Isocheles wurdemani* Stimpson (Crustacea: Anomura: Diogenidae) and seasonality of occurrences in northwestern Florida. **Marine Science** **21**: 117-123.
- CAINE, E.A. 1980. Adaptations of a species of hermit crab (Decapoda, Paguridea) inhabiting sessile worm tubes. **Crustaceana** **38(3)**: 306-310.
- CHASE, I.D., WEISSBURG, M. & DEWITT, T.H. 1988. The vacancy chain process: A new mechanism of resource distribution in animals with application to hermit crabs. **Animal Behaviour** **36**: 1265-1274.
- CHILDRESS, J.R. 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. **Ecology** **53**: 960-964.
- CONOVER, M.R. 1978. The importance of various shell characteristics to the shell selection behavior of hermit crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **32**: 131-142.
- CONOVER, M.R. 1979. Effects of gastropod shell characteristics and hermit crabs on shell epifauna. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **40**: 81-94.
- DENADAI, M.R. 2001. **Moluscos de praias do litoral norte do Estado de São Paulo: Comunidades de ambientes entremarés de baixo hidrodinamismo; Biologia populacional e produção secundária de *Cerithium atratum* (Born, 1778)**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Unesp, Rio Claro, SP. 87p.
- DIAZ, H., FORWARD, R.B., Jr., ORIHUELA, B. & RITTSCHOF, D. 1994. Chemically stimulated visual orientation and shape discrimination by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc). **Journal of Crustacean Biology** **14**: 20-26.
- DIAZ, H., ORIHUELA, B., RITTSCHOF, D. & FORWARD, R.B., Jr. 1995. Visual orientation to gastropod shells by chemically stimulated hermit crabs, *Clibanarius*

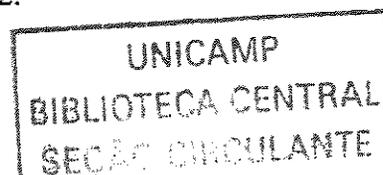
- vittatus* (Bosc). **Journal of Crustacean Biology** 15: 70-78.
- ELWOOD, R.W. & NEIL, S.J. 1992. **Assessments and decisions: A study of information gathering by hermit crabs**. Chapman & Hall, London, New York. 192p.
- ELWOOD, R.W., McCLEAN, A. & WEBB, L. 1979. Development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Animal Behaviour** 27: 940-946.
- 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: 431-434.
- FLOETER, S.R., NALESSO, R.C., RODRIGUES, M.M.P. & TURRA, A. 2000. Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 80: 1053-1059.
- FOTHERINGHAM, N. 1976a. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. **Ecology** 57: 570-578.
- FOTHERINGHAM, N. 1976b. Hermit crab shells as a limiting resource (Decapoda, Paguridea). **Crustaceana** 31(2): 193-199.
- FOTHERINGHAM, N. 1980. Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. **Marine Biology** 55: 287-293.
- GARCIA, R.B. & MANTELATTO, F.L.M. 2001. Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from Southern Brazil. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 265(1): 1-14.
- GARCÍA-BERTHOUS, E. & HURLBERT, S.H. 1999. Pseudoreplication in hermit crab shell selection experiments: Comment to Wilber. **Bulletin of Marine Science** 65(3): 893-895.
- GHERARDI, F. & CASSIDY, P.M. 1994. Sabellarian tubes as the housing of the hermit crab *Discorsopagurus schmitti*. **Canadian Journal of Zoology** 72: 526-532.
- GHERARDI, F. & CASSIDY, P.M. 1995. Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting polychaete tubes. **Biological Bulletin** 188: 68-77.
- 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.
- GILCHRIST, S.L. & ABELE, L.G. 1984. Effects of sampling method on the estimation of population parameters in hermit crabs. **Journal of Crustacean Biology** **4**: 645-654.
- GILCHRIST, S.L. 1981. Hermit crab shell selection patterns as a function of sampling technique. **American Zoologist** **21(4)**: 991-991.
- GILCHRIST, S.L. 1984a. Specificity of hermit crab attraction to gastropod predation sites. **Journal of Chemical Ecology** **10(4)**: 569-582.
- GILCHRIST, S.L. 1984b. Evaluation of hermit crab shell indices. **Marine Biology** **78**: 147-151.
- GRANT, W.C., Jr. & ULMER, K.M. 1974. Shell selection and aggressive behaviour in two sympatric species of hermit crabs. **Biological Bulletin** **146**: 32-43.
- HAZLETT, B.A. & HERRNKIND, W. 1980. Orientation to shell events by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bose) (Decapoda, Paguridae). **Crustaceana** **39(3)**: 311-314.
- HAZLETT, B.A. & RITTSCHOF, D. 1997. Multiple mechanisms of resource acquisition in hermit crabs: Scrums and odor-induced grasping (Decapoda, Diogenidae). **Crustaceana** **70(1)**: 68-74.
- HAZLETT, B.A. 1966a. Social behaviour of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. **Studies of the Fauna of Curaçao** **88**: 1-143.
- HAZLETT, B.A. 1966b. Observations on the social behaviour of the land hermit crab *Coenobita clypeatus* (Herbst). **Ecology** **47(2)**: 316-317.
- HAZLETT, B.A. 1970a. Tactile stimuli in the social behavior of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridea). **Behaviour** **36**: 20-48.
- HAZLETT, B.A. 1970b. Interspecific shell fighting in three sympatric species of hermit crabs in Hawaii. **Pacific Science** **24**: 472-482.
- HAZLETT, B.A. 1972. Shell fighting and sexual behaviour in the hermit crab genera *Paguristes* and *Calcinus* with comments on *Pagurus*. **Bulletin of Marine Science**

22: 806-823.

- HAZLETT, B.A. 1978. Shell exchanges in hermit crabs: Agression, negotiation or both? **Animal Behaviour** 26: 1278-1279.
- HAZLETT, B.A. 1979. Individual distance in crustacea. IV. Distance and dominance hierarchies in *Pagurus pollicaris*. **Marine Behaviour and Physiology** 6: 225-242.
- HAZLETT, B.A. 1980. Communication and mutual resource exchange in north Florida hermit crabs. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 6(3): 177-184.
- HAZLETT, B.A. 1981a. The behavioral ecology of hermit crabs. **Annual Review of Ecology and Systematics** 12: 1-22.
- HAZLETT, B.A. 1981b. Daily movements of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. **Bulletin of Marine Science** 31(1): 177-183.
- HAZLETT, B.A. 1982. Chemical induction of visual orientation in the hermit crab *Clibanarius vittatus*. **Animal Behaviour** 30: 1259-1260.
- HAZLETT, B.A. 1985. Communication about shell condition during hermit crab shell exchanges. **American Zoologist** 25(4): A4-A4.
- HAZLETT, B.A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 25: 119-128.
- HAZLETT, B.A. 1992. The effect of past experience on the size of shells selected by hermit crabs. **Animal Behaviour** 44: 203-205.
- HAZLETT, B.A. 1996a. Organisation of hermit crab behaviour: Responses to multiple chemical inputs. **Behaviour** 133: 619-642.
- HAZLETT, B.A. 1996b. Comparative study of hermit crab responses to shell-related chemical cues. **Journal of Chemical Ecology** 22(12): 2317-2329.
- HAZLETT, B.A. 1996c. Recent experience and the shell-size preference of hermit crabs. **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology** 28: 177-182.
- HAZLETT, B.A. 1997. The organisation of behaviour in hermit crabs: Responses to variation in stimulus strength. **Behaviour** 134: 59-70.
- HERRNKIND, W., WILBER, P. & LOFTIN, J. 1981. Shells traveling from snails to hermit crabs: A rapid transit system? **American Zoologist** 21(4): 991-991

- KATZ, J.N. & RITTSCHOF, D. 1993. Alarm/investigation responses of hermit crabs as related to shell fit and crab size. **Marine Behaviour and Physiology 22**: 171-182.
- KELLOGG, C.W. 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 22**: 101-111.
- KRATT, C.M. & RITTSCHOF, D. 1991. Peptide attraction of hermit crabs *Clibanarius vittatus* Bosc: Roles of enzymes and substrates. **Journal of Chemical Ecology 17(12)**: 2347-2365.
- KUHLMANN, M.L. 1992. Behavioral avoidance of predation in an intertidal hermit crab. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 157**: 143-158.
- LANCASTER, I. 1988. *Pagurus bernhardus* (L.) – An introduction to the natural history of hermit crabs. **Field Studies 7**: 189-238.
- LAU, C.J. 1987. Feeding behavior of the Hawaiian slipper lobster, *Scyllarides squammosus*, with a review of decapod crustacean tactics on molluscan prey. **Bulletin of Marine Science 41**: 378-391.
- LEITE, F.P.P. 1995. Distribuição temporal e espacial de *Kalliapseudes schubarti* Mañe-Garzon, 1949 (Tanaidacea, Crustacea) da Região do Araçá, São Sebastião (SP). **Arquivos de Biologia e Tecnologia 38**: 605-618.
- LEITE, F.P.P., TURRA, A. & GANDOLFI, S.M. 1998. Hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura), gastropod shells and environmental structure: Their relationship in southeastern Brazil. **Journal of Natural History 32(10/11)**: 1599-1608.
- LEPORE, M. & GILCHRIST, S. 1988. Hermit crab attraction to gastropod predation sites. **American Zoologist 28(4)**: 93A-93A.
- LOPES, P.P. 1993. **Estrutura da comunidade de poliquetos da zona entremarés da região do Araçá, São Sebastião (SP)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia, Unicamp. 106p.
- MANTELATTO, F.L.M. & DOMINCIANO, L.C.C. 2001. Pattern of shell utilization by the hermit crab *Paguristes tortugae* (Diogenidae) from Anchieta Island, southern Brazil. **Scientia Marina 66(3)**: 265-272.



- MARKHAM, J.C. 1968. Notes on growth patterns and shell utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus* (L). **Ophelia** **5**: 189-205.
- McCLINTOCK, T.S. 1985. Effects of shell condition and size upon the shell choice behaviour of a hermit crab. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **88**: 271-285.
- McLAUGHLIN, P.A. & BAILEY-BROCK, J.H. 1975. A new Hawaiian hermit crab of the genus *Trizopagurus* (Crustacea, Decapoda, Diogenidae), with notes on its behaviour. **Pacific Science** **29**: 259-266.
- McLAUGHLIN, P.A. & MURRAY, T. 1990. *Clibanarius fonticola*, new species (Anomura: Paguridea: Diogenidae), from a fresh-water pool on Espiritu Santo, Vanuatu. **Journal of Crustacean Biology** **10**(4): 695-702.
- McLAUGHLIN, P.A. 1983. Hermit crabs – are they really polyphyletic? **Journal of Crustacean Biology** **3**(4): 608-621.
- McLEAN, R.B. 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. **Experientia** **30**: 206-208.
- McLEAN, R.B. 1975. **A description of a marine benthic faunal habitat web**. PhD Thesis, Florida State University.
- McLEAN, R.B. 1983. Gastropod shells: A dynamic resource that helps shape benthic community structure. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **69**: 151-174.
- McMAHON, B.R. & BURGGREN, W.W. 1979. Respiration and adaptation to the terrestrial habitat in the land hermit crab *Coenobita clypeatus*. **Journal of Experimental Biology** **79**: 265-281.
- MELO, G.A.S. 1999. **Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea**. Editora Plêiade/FAPESP, São Paulo. 551p.
- MESCE, K. 1982. Calcium –bearing objects elicit shell selection behavior in a hermit crab. **Science** **215**: 993-995.
- NUCCI, P.R. 2002. **Taxonomia e biogeografia da superfamília Paguroidea Latreille**

(Crustacea, Decapoda, Anomura) no litoral brasileiro. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Unesp, Rio Claro, SP. 194p.

- NUCCI, P.R., TURRA, A. & MORGADO, E.H. 2001. Diversity and distribution of crustaceans from 13 sheltered sandy beaches along São Sebastião Channel, south-eastern Brazil. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 81**: 475-484.
- ORIHUELA, B., DIAZ, H., FORWARD, R.B., Jr. & RITTSCHOF, D. 1992. Orientation of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc) to visual cues: Effects of mollusc chemical cues. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 164**: 193-208.
- PARTRIDGE, B.L. 1980. Background camouflage: an additional parameter in hermit crab shell selection and subsequent behavior. **Bulletin of Marine Science 30(4)**: 914-916.
- PECHENIK, J.A. & LEWIS, S. 2000. Avoidance of drilled gastropod shells by the hermit crab *Pagurus longicarpus* at Nahant, Massachusetts. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 253**: 17-32.
- PEZZUTI, J.C.B., TURRA, A. & LEITE, F.P.P. 2002. Hermit crab (Decapoda, Anomura) attraction to dead gastropod baits in an infralittoral algae bank. **Brazilian Archives of Biology and Technology 45(2)**: 245-250.
- RAIMONDI, P.T. & LIVELY, C.M. 1986. Positive abundance and negative distribution effects of a gastropod on an intertidal hermit crab. **Oecologia 69**: 213-216.
- RANDALL, J.E. 1964. Contribution to the biology of the queen conch, *Strombus gigas*. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean 14**: 246-295.
- REESE, E.S. 1962. Shell selection behavior of hermit crabs. **Animal Behaviour 10**: 347-360.
- REESE, E.S. 1963. The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. **Behaviour 21**: 78-126.
- REESE, E.S. 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. **American Zoologist 9(2)**: 343-355.

- RITTSCHOF, D. & HAZLETT, B.A. 1997. Behavioural responses of hermit crabs to shell cues, predator haemolymph and body odour. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 77: 737-751.
- RITTSCHOF, D. 1980a. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to simulated gastropod predation sites. **Journal of Chemical Ecology** 6(1): 103-118.
- RITTSCHOF, D. 1980b. Enzymatic production of small molecules attracting hermit crabs to simulated gastropod predation sites. **Journal of Chemical Ecology** 6(3): 665-676.
- RITTSCHOF, D., KRATT, C.M. & CLARE, A.S. 1990. Gastropod predation sites: The role of predator and prey in chemical attraction of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom** 70: 583-596.
- RITTSCHOF, D., SARRICA, J. & RUBENSTEIN, D. 1995. Shell dynamics and microhabitat selection by striped legged hermit crabs *Clibanarius vittatus* (Bosc). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 192: 157-172.
- RITTSCHOF, D., TSAI, D.W., MASSEY, P.G., BLANCO, L., KUEBER JR., G.L. & HAAS JR., R.J. 1992. Chemical mediation of behavior in hermit crabs: Alarm and aggregation cues. **Journal of Chemical Ecology** 18(7): 959-984.
- ROSS, D.M. 1971. Protection of hermit crab (*Dardanus* spp.) from octopus by commensal sea anemones (*Calliacts* spp.). **Nature** 230: 401-402.
- RUPPERT, E.E. & BARNES, R.D. 1994. **Invertebrate Zoology**. Harcourt Brace, 6th Edition. 1054p.
- RUTHERFORD, J.C. 1977. Removal of living snails from their shells by a hermit crab. **The Veliger** 19(4): 438-439.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 1990. Vulnerabilidade do litoral norte do Estado de São Paulo a vazamento de petróleo e derivados. In: Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, função e manejo, II, Águas de Lindóia. **Anais. ACIESP**, supl. 72, São Paulo, vol. 2: 375-399.
- SCHEMBRI, P.J. 1982. Feeding behavior of fifteen species of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Otago region, southeastern New Zealand. **Journal of**

Natural History 16: 859-878.

- SCULLY, E.P. 1979. The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus* Say. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 37: 139-152.**
- SCULLY, E.P. 1983. The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus* Say. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 72: 221-236.**
- SELBIE, C.M. 1921. The Decapoda Reptantia of the coasts of Ireland. Part II. Paguridae. **Fisheries, Ireland, Scientific Investigations 1: 1-68 (apud Lancaster 1988).**
- SEURAT, L.G. 1904. Observations biologiques sur les Cénobites (*Cenobita perlata*, Edwards). **Bulletin du Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris: 238-242 (apud Reese 1969).**
- SHUMWAY, S.E. 1978. Osmotic balance and respiration in the hermit crab, *Pagurus bernhardus*, exposed to fluctuating salinities. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 58(4): 869-876.**
- SMALL, M.P. & THACKER, R.W. 1994. Land hermit crabs use odors of died conspecifics to locate shells. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 182: 169-182.**
- SPIGHT, T.M. 1977. Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. **Biological Bulletin 152: 120-133.**
- SPIGHT, T.M. 1985. Why small hermit crabs have large shells? **Researches on Population Ecology 27: 39-54.**
- TAYLOR, P.R. 1981. Hermit crab fitness: the effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 52: 205-218.**
- THACKER, R.W. 1994. Volatile shell investigation cues of land hermit crabs: Effect of shell fit, detection of cues from other hermit crab species, and cue isolation. **Journal of Chemical Ecology 20(7): 1457-1482.**
- TURRA, A. 1998. Estratégias de vida de três espécies simpátricas de ermitões do

- gênero *Clibanarius* (Decapoda, Anomura, Diogenidae) na região entremarés da Ilha de Pernambuco, São Sebastião, SP, Brasil.** Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Unicamp. 118p.
- TURRA, A. 2003. **História natural, comportamento e ecologia dos caranguejos ermitões (Decapoda, Anomura).** Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Unicamp. 175p.
- TURRA, A. & DENADAI, M.R. 2001. Desiccation tolerance of four sympatric tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura). **Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 34:** 227-238.
- TURRA, A. & DENADAI, M.R. Daily activity of four tropical hermit crab species from South-eastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology 64(1)** no prelo.
- TURRA, A., JACOBUCCI, G.B., ARAÚJO, F.M.P. & LEITE, F.P.P. 2000. Spatial distribution of four sympatric species of hermit crabs (Decapoda, Anomura). Pages 261-273. in J. C. von V. Klein & F. Schram, eds. **The biodiversity crisis and crustacea.** A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands.
- TURRA, A. & LEITE, F.P.P. 1999. Population structure and fecundity of the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson 1862 (Anomura, Diogenidae) in southeastern Brazil. **Bulletin of Marine Science 64(2):** 281-289.
- TURRA, A. & LEITE, F.P.P. 2000. Clustering behavior of hermit crabs (Decapoda, Anomura) in na intertidal rocky shore at São Sebastião, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia 60(1):** 39-44.
- TURRA, A. & LEITE, F.P.P. 2002. Shell utilization patterns of a tropical intertidal hermit crab assemblage. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82:** 97-107.
- VANCE, R.R. 1972a. Competition and mechanisms of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. **Ecology 53:** 1062-1074.
- VANCE, R.R. 1972b. The role of shell adequacy in behaviour interactions in hermit crabs. **Ecology 53:** 1075-1083.
- VERMEIJ, G.J. 1978. **Biogeography and adaptation: Patterns of marine life.** Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. 416p.

- WILBER, T.P., Jr. & HERRNKIND, W.F. 1982. Rate of new shell acquisition by hermit crabs in a salt marsh habitat. **Journal of Crustacean Biology** 2: 588-592.
- WILBER, T.P., Jr. & HERRNKIND, W.F. 1984. Predaceous gastropod regulate new shell supply to salt marsh hermit crabs. **Marine Biology** 79: 145-150.
- WILBER, T.P., Jr. 1989. Associations between gastropod shell characteristics and egg production in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. **Oecologia** 81: 6-15.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, 4th Edition. 929p.
- ZIBROWIUS, H. 1978. Première observation du Pagure *Calcinus orcinatus* dans le Parc National de Port-Cros (côte méditerranéenne de France). **Travaux scientifiques du Parc National de Port-Cros** 4: 149-155.