

Universidade Estadual de Campinas

**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**

ALEXANDER TURRA

Orientação: Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Ciência Biológicas
(Ecologia)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Alexander Turra
e aprovada pela Comissão Julgadora.
Fosca Pedini Pereira Leite
24/10/98

CAMPINAS

1998

T865e

34735/BC

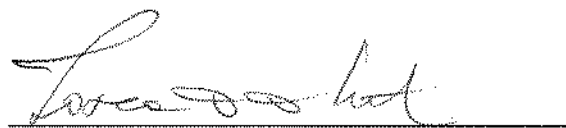
UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Local e Data: 24 de abril de 1996.

Banca examinadora:

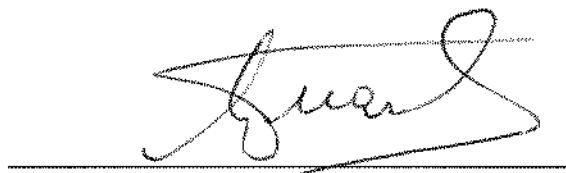
Titulares:

Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite
(Orientadora)



Assinatura

Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte



Assinatura

Prof. Dr. Adilson Fransozo



Assinatura

Suplentes:

Profa. Dra. A. Cecília Z. Amaral



Assinatura

AOS MEUS PAIS,

WILSON E MONIKA

E

AO MEU ANJO,

MÁRCIA



Índice

Agradecimentos	i
Resumo	ii
Abstract	iii
Apresentação	
INTRODUÇÃO GERAL	1
ÁREA DE ESTUDO	6
OS ERMITÕES DA ILHA DE PERNAMBUCO	9
OBJETIVOS	10
MATERIAL E MÉTODOS	11
Capítulo 1	
Distribuição Espacial	
INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS	13
RESULTADOS	18
DISCUSSÃO	25
Capítulo 2	
Estrutura Populacional	
INTRODUÇÃO	31
MATERIAL E MÉTODOS	32
RESULTADOS	33
DISCUSSÃO	40

Capítulo 3

Utilização de Conchas

INTRODUÇÃO	46
MATERIAL E MÉTODOS	47
RESULTADOS	48
DISCUSSÃO	65

Capítulo 4

Condição e Adequação das Conchas

INTRODUÇÃO	68
MATERIAL E MÉTODOS	69
RESULTADOS	72
DISCUSSÃO	82

Capítulo 5

Fecundidade

INTRODUÇÃO	88
MATERIAL E MÉTODOS	89
RESULTADOS	90
DISCUSSÃO	97

Considerações Finais	101
-----------------------------	-----

Literatura Citada	106
--------------------------	-----

Apêndices	119
------------------	-----

Agradecimentos

Agradeço à Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite pela oportunidade de desenvolver este trabalho sob sua orientação. Registro também seu importante papel como amiga e incentivadora de minha formação pessoal e profissional.

Ao curso de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, ofereço meu reconhecimento e minha gratidão pelo aprendizado que me proporcionou. Ao CNPq, à FAPESP e à FAEP, agradeço o suporte financeiro na forma de bolsas e de auxílios à pesquisa. Ao CEBIMar-USP, na figura de todos seus pesquisadores e funcionários, demonstro-me grato pelo apoio logístico sempre concedido.

Aos professores Dr. Adilson Fransozo, Dra. Cecília Amaral e Dr. Luiz Duarte, meus sinceros agradecimentos pelas sugestões no conteúdo e forma da dissertação durante a pré-banca. Pelas sugestões dadas a este projeto e à minha didática durante o processo de qualificação, ofereço meus agradecimentos aos professores Dra. Eloísa Morgado, Dr. Flávio dos Santos e Dr. Luiz Duarte. Ainda com relação à formação profissional, e porque não dizer pessoal, agradeço todos os docentes do Departamento de Zoologia, em especial à Cláudia Magalhães, à Dra. Cecília Amaral e ao Dr. Keith Brown.

Pelo apoio recebido e pelo companheirismo durante a coleta de dados, agradeço aos amigos Giuliano, Flávio, Germana e Antônio Carlos. Agradeço também à todos os meus amigos pelos momentos inesquecíveis de descontração.

Em especial, agradeço à três pessoas que somam 99% de tudo que eu gostaria de ter na vida. Wilson e Monika, meus queridos pais, pela dedicação, pelo apoio, pelo carinho e pela felicidade que vocês têm me proporcionado incansavelmente. Márcia, mote dos meus sonhos e da minha vida, por tudo que você é e talvez ainda não saiba.

Enfim, agradeço a Deus por ter me dado saúde e por ter abaixado a maré quando precisei (...).

Resumo

Neste trabalho foram avaliados os modos de vida de três espécies simpátricas de ermitões do gênero *Clibanarius* (*C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*) na região entremarés da Ilha de Pernambuco (Araçá, São Sebastião, SP) visando compreender os mecanismos que possibilitam esta coexistência. Para tanto, as três populações foram acompanhadas mensalmente durante um ano para obter informações sobre distribuição espacial, estrutura populacional, estratégias reprodutivas e padrões de utilização de conchas. Verificou-se uma associação entre os diferentes modos de ocupação de espaço das espécies com suas tolerâncias à exposição ao ar. A espécie menos tolerante (*C. antillensis*) ocupou ambientes mais próximos à linha d'água que as espécies mais tolerantes (*C. sclopetarius* e *C. vittatus*). A distribuição espacial agrupada de *C. antillensis* esteve associada ao seu comportamento de formar agrupamentos, enquanto que a regularidade na distribuição de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* associou-se à grande capacidade de dispersão e à baixa tendência de formação de agrupamentos destas espécies. *Clibanarius antillensis* e *C. sclopetarius*, diferentemente de *C. vittatus*, não selecionaram experimentalmente os substratos que utilizaram na natureza, fato que evidencia alterações nos seus nichos realizados. Indivíduos de *C. sclopetarius* foram maiores que os de *C. vittatus*, os quais foram maiores que os de *C. antillensis*. A razão sexual desviou-se para fêmeas, as quais foram mais abundantes nas menores classes de tamanho (dimorfismo sexual). *Clibanarius antillensis* apresentou um ciclo reprodutivo heterogeneamente contínuo, enquanto que as outras duas espécies apresentaram um ciclo sazonal. Entretanto, todas as espécies apresentaram grande atividade reprodutiva entre os meses de março e maio. A partilha de conchas de gastrópodes (tipo, tamanho, condição e adequação) entre as espécies esteve relacionada principalmente a diferenças no tamanho dos seus indivíduos. A utilização de conchas não seguiu a disponibilidade destas na área estudada. Além disso, foi constatada uma grande alteração nos padrões de utilização de conchas para as três populações entre a natureza e os experimentos de seleção de conchas no laboratório. De uma forma geral, associa-se a coexistência destas espécies de ermitões à partilha de recursos no campo, o que é fortemente indicado pelas alterações nos seus nichos realizados quando em simpatria na natureza.

Abstract

Life history traits of three sympatric congeneric species of hermit crabs (*Clibanarius antillensis*, *C. sclopetarius* and *C. vittatus*) were studied in the intertidal region of Ilha de Pernambuco (Araçá, São Sebastião, SP) in order to understand what enables their coexistence. These three populations were monthly sampled during one year to get data on spatial distribution, population structure, reproductive strategies, and shell utilization patterns. Spatial distribution was associated with specific tolerances against air exposure. *Clibanarius antillensis* presented a contiguous distribution that was associated to its clustering behavior. *Clibanarius sclopetarius* and *C. vittatus* distributed regularly as a consequence of their dispersal ability. Modifications in the realized niche were observed in relation to microhabitat utilization for *C. antillensis* and *C. sclopetarius*, but not for *C. vittatus*. The largest individuals correspond to *C. sclopetarius*, followed by *C. vittatus* and *C. antillensis*. All populations presented a female skewed sex ratio and sexual dimorphism, with males being larger than females. *Clibanarius antillensis* presented a heterogenously continuous reproductive season, while the two other species showed a seasonal pattern with peaks between March and May. Shell partitioning (size, type, condition and adequacy) was correlated mainly with the size of the crabs of each species. Shell utilization didn't follow availability (alive gastropods) in this area. It was verified a strong alteration in the realized niche with relation to shell utilization (nature vs. selection experiments). In general, coexistence of these species is associated to resource partitioning, what is strongly suggested by the changes in species realized niches between experiments and nature.

Apresentação

INTRODUÇÃO GERAL

Os ermitões representam um grupo bem sucedido de crustáceos com cerca de 800 espécies em todo o mundo (Hazlett 1981). No Brasil podem ser registradas 33 espécies (Forest e Saint Laurent 1967, Hebling e Rieger 1986) das 37 que ocorrem na costa atlântica da América Latina (Forest e Saint Laurent 1967). Todas estas 33 espécies estão agrupadas em 13 gêneros pertencentes a apenas duas famílias (Paguridae e Diogenidae). Na região entremarés da costa brasileira podem ser encontradas 7 espécies de ermitões: *Clibanarius antillensis* (Stimpson 1859), *C. sclopetarius* (Herbst 1796), *C. vittatus* (Bosc 1802), *Calcinus tibicen* (Herbst 1791), *Pagurus criniticornis* (Dana 1852), *P. brevidactylus* (Stimpson 1858) e *Paguristes tortugae* Schmitt 1933 (Forest e Saint Laurent 1967, Fransozo e Negreiros-Fransozo 1996, Leite *et al.* no prelo).

Os ermitões são caracterizados por apresentarem abdômen assimétrico com exoesqueleto não calcificado. Abrigam-se em conchas de gastrópodes (Hazlett 1981), em tubos de poliquetas (Caine 1980, Gherardi e Cassidy 1994 e 1995), além de ocuparem também conchas de escafópodes (Hazlett 1966) e de gastrópodes vermetídeos (Zibrowius 1978). Estes organismos são cosmopolitas, ocorrendo principalmente no ambiente marinho. Algumas espécies são tipicamente terrestres, enquanto que outras estão adaptadas às baixas salinidades das águas estuarinas. No ambiente marinho os ermitões estão distribuídos amplamente, desde a região entremarés até grandes profundidades (mais de 600 m), ocupando substratos lodosos, arenosos e rochosos.

A região entremarés corresponde a um ecótono entre os ambientes marinho e terrestre, sendo sujeita frequentemente a oscilações de marés e aportes de água doce (rios e chuva). Segundo Reese (1969), embora sejam mais frequentes no sublitoral que no mediolitoral, os ermitões são abundantes, amplamente distribuídos e bem sucedidos na região entremarés. Isto se deve às condições microclimáticas presentes neste ambiente e ao comportamento de utilização de conchas, o qual permite que os ermitões fiquem protegidos contra a dessecação e contra predadores, mesmo quando expostos ao ar ou submersos em

atividade. Além disso, o constante anfluxo de alimento, proporcionado por ondas e pelas marés, garante uma fonte constante de energia para estes organismos (Reese 1969), dado que os ermitões são típicos comedores de detritos e de depósitos (Roberts 1968, Hazlett 1981, Schembri 1982). Finalmente, os ermitões que habitam a região entremarés desenvolveram algumas adaptações fisiológicas como, por exemplo, grandes tolerâncias às variações na salinidade da água e a flutuações no volume corpóreo (Davenport 1972), grande habilidade na osmorregulação (Sabourin e Stickle 1980) e alta capacidade de estabilizar o consumo de oxigênio e de realizar metabolismo anaeróbico para contrabalancear grandes variações na temperatura ambiental (Burggren e McMahon 1981).

A abundância dos ermitões está fortemente relacionada com a presença de alimento (Reese 1969, Bertness 1981a) e de conchas de gastrópodes (Provenzano 1960, Hazlett 1970a, Childress 1972, Vance 1972a, Bach *et al.* 1976, Fotheringham 1976a, Spight 1977, Raimondi e Lively 1986). Uma alta complexidade ambiental também parece ter uma influência direta sobre a diversidade de espécies de ermitões, provavelmente devido a um aumento no número de nichos disponíveis em substratos complexos (Reese 1969). Além disso, os tipos de conchas presentes num determinado local podem determinar o tamanho dos indivíduos e a riqueza de espécies de ermitões presentes (Mitchell 1975).

De uma forma geral, as conchas de gastrópodes são um recurso essencial e limitante para os ermitões (Provenzano 1960, Reese 1969, Vance 1972a), estando, geralmente, em baixa disponibilidade (Bollay 1964, Childress 1972, Mitchell 1975, Spight 1977, Bertness 1981a), principalmente para os maiores indivíduos das populações (MacGnite 1955, Hazlett 1970a, Vance 1972a, Grant e Ulmer 1974, Kellogg 1976, Conover 1978). Entretanto, Spight (1977 e 1985) e Hazlett (1981) sugerem que conchas são recursos com alta rotatividade, de forma que a disponibilidade não pode ser avaliada tão somente pelo número de conchas vazias presentes numa determinada área.

Os ermitões precisam de conchas novas e maiores a medida que crescem (Markham 1968, Fotheringham 1976a e b, Spight 1977), podendo obtê-las de várias maneiras. Podem encontrar conchas vazias e passar a utilizá-las imediatamente (Scully 1983a). Entretanto, gastrópodes vivos são raramente atacados (Rutherford 1977 e Randall 1964), exceto quando estes estão machucados ou morrendo (Brightwell 1952, McLean 1974, Hazlett 1979, Hazlett e Herrnkind 1980, Rittschof 1980a, Rittschof *et al.* 1990, Krat e Rittschof 1991). Outra fonte de conchas para os ermitões são as trocas intra ou interespecíficas decorrentes de competição ou “negociação” (Hazlett 1978 e 1981, Bertness 1981b, Scully

1983a e b) e as situações onde os ermitões obtêm conchas de outros ermitões que estão machucados e morrendo (Rittschof *et al.* 1992, Small e Thacker 1994, Thacker 1994).

As conchas de gastrópodes podem influenciar a história de vida dos ermitões de várias maneiras. Podem limitar o tamanho populacional (Provenzano 1960, Hazlett 1970a, Childress 1972, Vance 1972a, Bach *et al.* 1976, Fotheringham 1976a, Kellogg 1976, Spight 1977, Bertness 1981c, Raimondi e Lively 1986) e o tamanho e crescimento dos ermitões (Passano 1960, Drapkin 1963, Markham 1968, Nyblade 1974, Fotheringham 1976a e b, Bertness 1981a, c e d, Blackstone 1985, Asakura 1992). Por outro lado, as conchas fornecem proteção eficiente contra predadores (Hazlett 1966, Reese 1969, Vance 1972a e b, Bertness 1981e, Bertness e Cunningham 1981, Borjesson e Szelistowsky 1989), contra a dessecação (Bollay 1964, Reese 1969, McMahon e Burggren 1979, Bertness 1981e) e contra a ação das ondas (Reese 1969). Quanto ao comportamento, pode-se ressaltar que as conchas podem influenciar a mobilidade (Reese 1962, Hazlett 1966, Rittschof *et al.* 1995), a agressividade (Hazlett 1966, 1970b, Grant e Ulmer 1974, Scully 1983a, Rittschof *et al.* 1992) e seleção de substrato (Rittschof *et al.* 1995) por parte dos ermitões.

Por fim, as conchas têm um papel importante na reprodução dos ermitões. Neste sentido, podem reduzir a fecundidade (Bollay 1964, Childress 1972, Vance 1972a e b, Bach *et al.* 1976, Hazlett 1989, Elwood *et al.* 1995) e influenciar a atividade reprodutiva (número de fêmeas ovadas presentes) de uma população (Passano 1960, Bach *et al.* 1976, Bertness 1981a, Hazlett 1989, Elwood *et al.* 1995). Além disso, o sucesso reprodutivo de indivíduos em uma população também pode ser modulado pelos tipos de concha utilizadas (Hazlett 1989, Hazlett e Baron 1989).

A coexistência de espécies de ermitões é um fato bem relatado na literatura (Vance 1972a e b, Grant e Ulmer 1974, Kellogg 1976, Bertness 1981b e f, Gherardi 1990 e Gherardi e Nardone 1997). Nestes estudos há uma investigação sobre a partilha de recursos entre as espécies em questão, visando uma compreensão dos fatores que estão permitindo esta coexistência.

O resultado da competição por um recurso limitante afeta diretamente a distribuição deste recurso e, conseqüentemente, reduz a abundância (Miller 1967) e a aptidão reprodutiva dos indivíduos das espécies subordinadas (Bach *et al.* 1976). Miller (1967) caracterizou a competição em dois tipos: competição por interferência e por exploração. Estes dois tipos de competição podem ser encontrados nos ermitões (Hazlett 1966 e 1970a,

Bach *et al.* 1976, Abrams 1980a, Bertness 1981b), sendo a competição por interferência caracterizada pelos ermitões exibirem disputas por conchas ou expulsarem outros ermitões do microambiente que ocupam (territorialismo). A competição por exploração está associada com a habilidade com que as diferentes espécies de ermitões encontram e ocupam conchas de gastrópodes. Entretanto, a habilidade destes ermitões em competir por exploração parece estar inversamente relacionada à habilidade em competir por interferência (Bertness 1981b).

A competição interespecífica em espécies simpátricas de ermitões deve ocorrer pelo menos pelo recurso 'conchas de gastrópodes' (Bach *et al.* 1976). Alimento, que influencia a abundância e a reprodução dos ermitões (Reese 1969 e Bertness 1981a), e microambientes ótimos (Samuelson 1970, Kellogg 1977, Rittschof *et al.* 1995), que podem reduzir os efeitos da exposição ao ar, também podem levar os ermitões a competir caso estes recursos estejam em baixa disponibilidade.

Embora Miller (1967) tenha enfatizado que estudos sobre competição devam ultrapassar a especulação e a inferência a partir de observações, dando lugar a testes de laboratório em condições controladas, estes só poderão ser delineados com base em informações fornecidas pela pura observação de campo. Os estudos sobre partilha de recursos podem levar a uma compreensão da influência da competição na diversidade de comunidades ecológicas. Estes estudos devem ir além da simples documentação de diferenças entre espécies e considerar os mecanismos de competição e as relações entre os nichos ecológicos realizados das espécies em questão (Schoener 1974). Os índices de sobreposição de nichos ("niche overlap indices") são utilizados como medidores de partilha de recursos entre populações (Orians e King 1964, Kellogg 1977, Hazlett 1980). Entretanto, não há um consenso sobre um índice ideal a ser utilizado, mas Krebs (1989) recomenda o uso da Medida de Morisita e do Índice de Horn para se reduzir ruídos (erros) nas estimativas. Em contrapartida, Abrams (1980b) recomenda o uso da porcentagem de similaridade (Índice de Renkonen - Porcentagem de sobreposição) como a melhor estimativa para a sobreposição de nichos.

Os índices de sobreposição de nichos são uma forte ferramenta no estudo da competição entre espécies simpátricas. No entanto, estes dados devem ser analisados com cautela pois espécies podem coexistir mesmo apresentando alta sobreposição de nichos (Bach *et al.* 1976, Hazlett 1981). Por outro lado, espécies podem estar excluindo

competitivamente outras mesmo que a competição entre elas não seja prevista pela análise de índices de sobreposição de nichos (Bertness 1981f).

Os estudos sobre partilha de recursos são realizados principalmente entre espécies ecologicamente similares, como as pertencentes a uma mesma guilda. Neste sentido, os ermitões correspondem a guilda dos organismos que utilizam conchas desabitadas de gastrópodes (Reese 1969 e Kellogg 1977).

A princípio, segundo Lotka (1932), duas espécies com nichos semelhantes não podem coexistir indefinidamente em um ambiente onde os recursos são limitantes. Nesta situação uma espécie deve excluir a outra, a não ser que uma delas passe a utilizar outro nicho (Miller 1967). Esta alteração em uma ou mais dimensões do nicho de uma espécie podem ser fixadas geneticamente através de seleção natural - deslocamento e caracteres - ou simplesmente ser uma consequência de sua plasticidade comportamental Begon *et al.* (1996). De qualquer forma, alterações no nicho de determinadas populações são geralmente explicadas como sendo um produto de competição (Brown e Wilson 1956, Hutchinson 1959, Mayr 1963, Bach *et al.* 1976).

Neste sentido, constata-se que os ermitões apresentam uma certa plasticidade comportamental ao se depararem com situações de limitação de conchas (Bertness 1981d), na qual há duas possibilidades para o investimento energético: crescimento ou reprodução. Segundo este autor, esta plasticidade varia de espécie para espécie e está muito relacionada com as habilidades competitivas de seus indivíduos.

Segundo Bertness (1981f), em situações de simpatria a disponibilidade e a adequação das conchas é extremamente reduzida para espécies competitivamente subordinadas pela eficiência das espécies superiores na utilização deste recurso. Os indivíduos competitivamente superiores ocupam conchas de melhor qualidade que indivíduos subordinados de forma que, segundo Bertness (1981d), os primeiros investem sua energia em crescimento, enquanto que os subordinados investem em reprodução imediata. Esta plasticidade é importante no sentido que a partilha de recursos causada pelo estabelecimento de preferências por conchas de baixo valor por parte das espécies subordinadas reduz o custo energético dispendido em disputas por conchas (Bertness 1981c). Além disso, a competição pode levar as espécies subordinadas a ocuparem ambientes que diferem quanto ao suprimento de conchas do ambiente preferido (Bertness 1981f).

O estudos sobre coexistência em ermitões buscam evidências de que estas espécies estejam competindo por recursos e que elas estejam alterando seus nichos realizados. A avaliação destas alterações pode ser feita de duas formas: 1. comparando a utilização de um dado recurso na situação de simpatria com situações onde as espécies ocorrem isoladamente (alopatria); 2. comparando esta utilização com resultados de experimentos de seleção do recurso em questão (nicho realizado ideal vs. nicho realizado na natureza). Certamente, qualquer inferência sobre modificações no nicho de uma população deve levar em conta o fato de que outros fatores, senão os relacionados diretamente com os recursos avaliados, possam estar modulando os nichos realizados destas populações na natureza.

ÁREA DE ESTUDO

Este projeto foi realizado na região entremarés da Ilha de Pernambuco, situada na Região do Araçá ($23^{\circ}49'S$, $45^{\circ}24'W$), Município de São Sebastião, Litoral norte do Estado de São Paulo, sudeste brasileiro (Figura 1). Esta área corresponde a uma pequena enseada localizada na margem continental da porção central do Canal de São Sebastião, características que lhe conferem um baixo hidrodinamismo e proteção contra ventos.

A região entremarés da Ilha de Pernambuco apresenta uma declividade pouco acentuada em quase toda a sua extensão e uma alta variedade de substratos (areia lodosa, areia grossa, pedras soltas e costão rochoso). Estas características conferem à esta área um aspecto muito heterogêneo (Figura 2 e 3).

A fisionomia de mangue originalmente apresentada pelo Araçá foi extremamente alterada pela ação humana. A vegetação foi quase totalmente retirada e o substrato modificado (Lopes 1993; Amaral e Morgado 1994) provavelmente pela construção do terminal da balsa e de um emissário submarino em 1989 e pela realização de aterros clandestinos pela população local. Despejos frequentes de esgoto (Schaeffer-Novelli 1990) levam a uma eutrofização da comunidade local, a qual é dominada por organismos oportunistas como tanaidáceos (Leite 1995) e ermitões, os quais são tipicamente detritívoros (vide Schembri 1982 e Hazlett 1981).

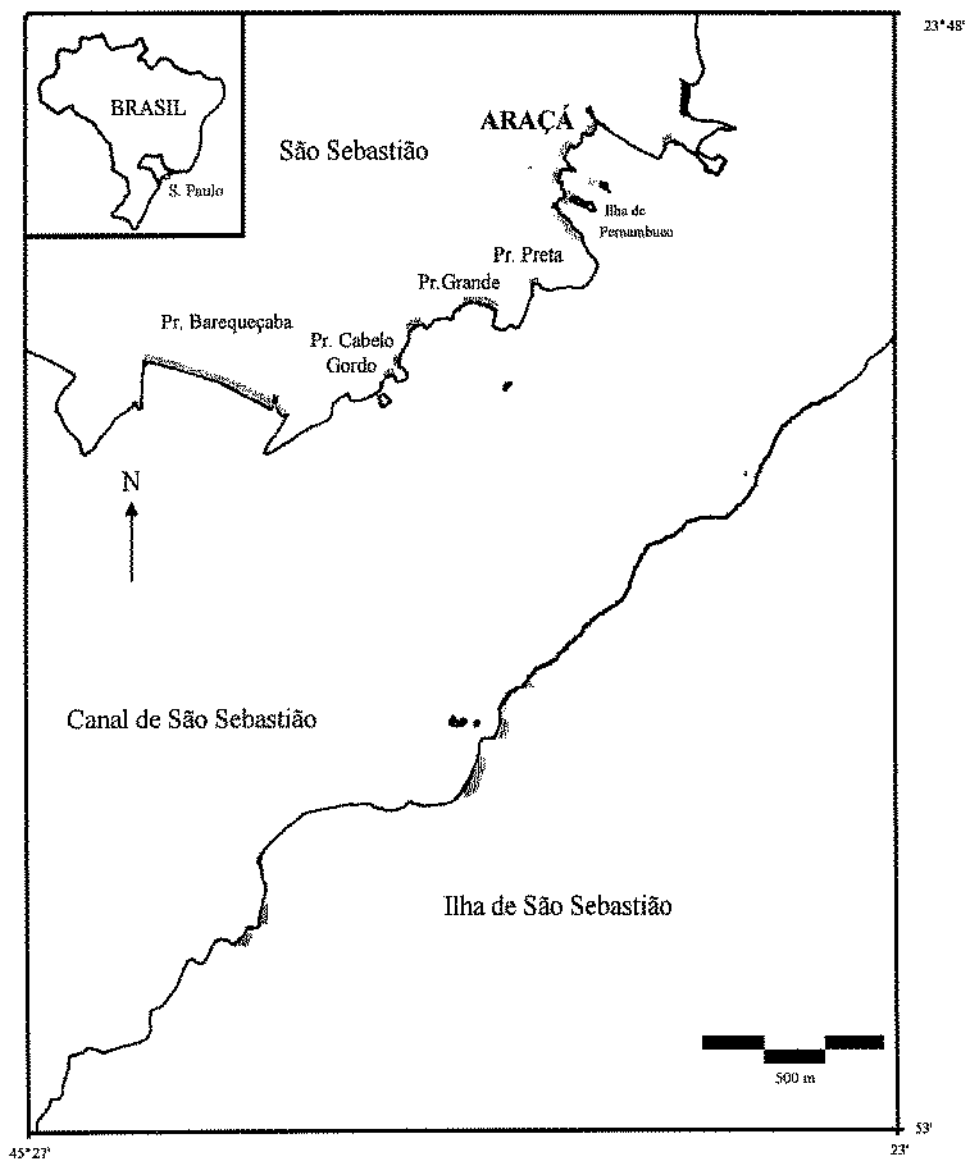


FIGURA 1. Mapa do Canal de São Sebastião indicando a localização da Região do Araçá e da Ilha de Pernambuco no Município de São Sebastião.



FIGURA 2. A Ilha de Pernambuco e a Região do Araçá.



FIGURA 3. Heterogeneidade do ambiente e os tipos de substrato presentes.

OS ERMITÕES DA ILHA DE PERNAMBUCO

Nesta área coexistem quatro espécies de ermitões: *Pagurus criniticornis*, *Clibanarius antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. *Pagurus criniticornis* é típica de infralitoral (Fransozo e Negreiros-Fransozo 1996), como a maioria das espécies deste gênero (Hazlett 1981), ocorrendo na região entremarés apenas em poças de marés (Leite *et al.* no prelo). Já as espécies de *Clibanarius* são consideradas típicas de mediolitoral (Hazlett 1981, Fransozo e Negreiros-Fransozo 1996, Leite *et al.* no prelo). *Pagurus criniticornis* apresenta pequena sobreposição espacial com estas espécies de *Clibanarius*, além de ser relativamente menor que elas, motivo pelo qual não foi utilizado neste trabalho.

Segundo Hazlett (1966), *C. antillensis* é um ermitão pequeno e relativamente ágil que ocorre em águas rasas e na região entremarés, bancos lodosos de manguezais, áreas abertas com areia e áreas com pedras. *Clibanarius cubensis* (sinonímia utilizada por este autor para *C. sclopetarius*) e *C. vittatus* são ermitões de tamanho médio a grande e menos ágeis que *C. antillensis* que ocorrem em bancos areno-lodosos em baías protegidas, em águas rasas e na região entremarés.

A distribuição geográfica destas três espécies de ermitões foi sintetizada por Forest e Saint Laurent (1967). São espécies atlânticas com grande sobreposição na sua distribuição. *Clibanarius antillensis* distribui-se desde o Sul da Flórida (31°N) até Florianópolis (28°S); *C. sclopetarius* desde Miami (28°N) até Ubatuba (23°S) - o presente trabalho amplia o limite sul de distribuição desta espécie para o Canal de São Sebastião; e *C. vittatus* desde o sul da costa leste norte americana (38°N) até Florianópolis (28°S).

A identificação das espécies de ermitões foi baseada em características dos pereópodos segundo Forest & Saint Laurent (1967). A coloração dos exemplares também auxiliou na distinção das espécies (Tabela 1).

Tabela 1

Características utilizadas na identificação das espécies do gênero *Clibanarius* encontradas na região entremarés da Ilha de Pernambuco, São Sebastião, SP, Brasil.

Característica	<i>C. antillensis</i>	<i>C. sclopetarius</i>	<i>C. vittatus</i>
Própodo em relação ao dáctilo	maior	menor	menor
Faixas longitudinais sobre os pereópodos	claras e escuras de igual largura	claras (amareladas) e escuras de igual largura	faixas claras estreitas entre faixas escuras largas
Antenas	avermelhadas	sem coloração	sem coloração

OBJETIVOS

O objetivo principal deste trabalho foi estudar os modos de vida das três espécies de ermitões do gênero *Clibanarius* presentes na região entremarés da Ilha de Pernambuco em busca de uma compreensão dos fatores que estejam possibilitando a coexistência destas nesta área. Desta forma, estudou-se a distribuição espacial, a estrutura populacional, a reprodução e os padrões de utilização de conchas destas populações de ermitões.

Para a avaliação da coexistência, por sua vez, investigou-se a ocupação de tipos de substrato e microambientes e do uso de conchas de gastrópodes, provavelmente os recursos mais relacionados com a aptidão destes organismos.

Assim, procurou-se:

- Obter dados sobre a biologia destes organismos para entender os mecanismos que permitem sua coexistência;
- Verificar a existência e, eventualmente, as características da partilha de recursos entre estas espécies.
- Verificar a ocorrência de alterações no nicho destas espécies no campo, ou seja, se a partilha de recursos observada na natureza é um resultado das preferências dos ermitões ou é um evento estocástico (ao acaso).

MATERIAL E MÉTODOS

Esta é uma descrição geral do procedimento amostral e do tratamento dos dados obtidos. Cada capítulo apresenta uma descrição mais detalhada da amostragem e triagem do material coletado e da organização e tratamento dos dados.

As coletas foram realizadas mensalmente por um período de um ano (outubro de 1995 a setembro de 1996) na região entremarés da porção noroeste da Ilha de Pernambuco, Região do Araçá, São Sebastião, SP. As amostragens foram realizadas sempre durante a maré baixa de duas maneiras.

Primeiramente, uma linha de 50 metros de comprimento paralela a linha da água foi determinada na região acima citada de forma a possibilitar o estabelecimento de 100 transectos. Estes transectos eram perpendiculares a linha da água e tinham como extremos o limite da maré baixa durante o período de coleta e o limite do supralitoral (região dominada por cracas do gênero *Chthamalus*). Cinco transectos foram amostrados mensalmente com quadrados de 0,25 m² rebatidos ao longo de toda a sua extensão. O número de indivíduos de cada espécie de ermitão e de gastrópode vivo foi registrado para cada quadrado, bem como o tipo de substrato presente. Quando o número de indivíduos de uma determinada espécie era menor que 30 procederam-se amostragens complementares através de procura visual até que este número de indivíduos fosse obtido para estas espécies.

Os ermitões foram então retirados de suas conchas, através de aquecimento do ápice destas com lamparina à álcool, medidos e avaliados quanto ao sexo. As conchas utilizadas por eles e as dos gastrópodes vivos foram identificadas segundo Abbott (1974) e Rios (1994).

As análises estatísticas foram baseadas em Elliott (1977), Zar (1984) e Krebs (1989), e realizadas principalmente com os software SYSTAT (Wilkinson 1990) e MVSP (Kovach 1986-1990).

Distribuição Espacial

INTRODUÇÃO

A distribuição espacial dos ermitões tem sido estudada tanto em grande escala (Forest e Saint Laurent 1967), quanto com relação a caracterização dos ambientes (terrestre, infralitoral e mediolitoral) onde os ermitões podem ocorrer (Hazlett 1966, Forest e Saint Laurent 1967, Reese 1969, Fransozo e Negreiros-Fransozo 1996). Numa escala menor pode-se verificar relatos sobre a zonation de espécies de ermitões (Reese 1969, Bach *et al.* 1976, Kellogg 1977, Young 1978, Taylor 1981) e sobre a comparação da ocorrência de espécies entre áreas próximas (Scully 1979, Bertness 1981d, Leite *et al.* no prelo) e em diferentes tipos de substrato (Kellogg 1977, Lowery e Nelson 1988, Rittschof *et al.* 1995). Estudos sobre a preferência por substratos são comuns (Mitchell 1975, Gherardi 1990), alguns enfatizando a partilha deste recurso entre as diferentes espécies coexistentes (Grant e Ulmer 1974, Mitchell 1975, Kellogg 1976, Gherardi 1990, Rittschof *et al.* 1995).

Entretanto, embora haja numerosos trabalhos sobre o comportamento de agrupamento dos ermitões (Hazlett 1966, Gherardi 1991, Gherardi e Vannini 1993) e sobre suas capacidades de dispersão e deslocamento (Hazlett 1966 e 1981, Stachowitsch 1979, Snyder-Conn 1980), nenhum destes utilizou índices de dispersão para avaliar padrões de distribuição em pequena escala. Hazlett (1966) e Grant e Ulmer (1974) apenas discutem sobre o espaçamento entre indivíduos.

Sabe-se que os padrões de distribuição espacial de indivíduos de uma população de ermitões pode levá-los a sofrer diferentes graus de dessecação e estresse térmico, devido à exposição ao ar (Reese 1969), além de sujeitá-los a um "pool" diferencial ou limitado de conchas (Reese 1969, Wooster 1984). Por outro lado, a adequação das conchas pode determinar o ambiente onde os ermitões ocorrem (Rittschof *et al.* 1995), de forma que ermitões em conchas adequadas podem ocupar ambientes mais rigorosos que ermitões em conchas inadequadas.

Neste estudo, verificou-se a distribuição espacial das três espécies de *Clibanarius* na região entremarés da Ilha de Pernambuco, abordando o cálculo de índices de dispersão,

a utilização e preferência por microambientes e tipos de substrato, a tendência dos indivíduos estarem agrupados, a zonação, as tolerâncias à exposição ao ar e as adaptações comportamentais relacionadas com a dessecação. De uma forma geral, pretendeu-se avaliar a partilha de microambientes e tipos de substratos e os fatores que influenciam a distribuição espacial destas espécies de ermitões.

MATERIAL E MÉTODOS

DENSIDADE, DISPERSÃO E ZONAÇÃO

Os ermitões foram coletados manualmente em quadrados de 0,25 m² rebatidos desde a linha da água até o supralitoral ao longo de 5 transectos previamente sorteados para cada mês. Para cada quadrado foi registrado o número de indivíduos de cada espécie de ermitão e o tipo de substrato presente (Tabela 1.1). O número de quadrados por transecto variou de acordo com a inclinação da área e do nível da maré no dia da amostragem.

TABELA 1.1

Siglas para os tipos de substrato e de microambientes registrados na região entremarés da Ilha de Pernambuco, Região do Araçá, São Sebastião, SP, Brasil.

Tipo de substrato	Tipo de microambiente	Sigla	Descrição
Areia	apenas areia	A	Sedimento grosso
	Costão		
	apenas costão	C	Rochas sem irregularidades
	com fenda	Cf	Com reentrâncias
	com areia	Car	Interface com areia
	com pedra	Cpd	Com pedras soltas
	com poça	Cpç	Com poças de marés
	heterogêneo	Cht	Com mais de uma característica
Pedra	apenas pedra	P	Pedras pequenas e soltas
	com areia	Par	Pedras envoltas por sedimento grosso
Lodo	apenas lodo	L	Sedimento fino
	com pedra	Lpd	Pedras envoltas por sedimento fino

Calculou-se a densidade (número de indivíduos/0,25m²) para as três espécies de ermitões em cada transecto amostrado (n=55 transectos). A média da densidade obtida em todos os transectos foi comparada entre as três espécies de ermitões utilizando-se análise de variância (ANOVA) e o teste de Tukey para comparação de médias “a posteriori” (Zar 1984).

Para uma avaliação do padrão de dispersão (estratégia de ocupação de espaço) dos indivíduos de cada uma das três populações de ermitões foi calculado um índice de dispersão (I). Este equivale à razão entre a variância (S²) e a média (x) da densidade de indivíduos de cada espécie obtida para cada transecto amostrado (Elliott 1977; Fowler e Cohen 1990). Assim:

$$I = S^2 (n - 1)/x$$

O valor obtido para I também equivale ao valor do χ^2 para n-1 graus de liberdade (n= número de unidades amostrais, transectos). Segundo Elliott (1977), quando o número de amostras é grande (n>31), assume-se que $\sqrt{2\chi^2}$ distribui-se normalmente com $\sqrt{2v-1}$ unidades de variação (v = número de graus de liberdade). Calcula-se então o valor *d* que é uma variável normal com média zero e desvio padrão 1 e que é utilizada para caracterizar a dispersão da população:

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$$

Assim, se:

$d < 1,96$ (independente do sinal), o padrão de dispersão é aleatório ($s^2 = x$);

$d > 1,96$ (sinal negativo), o padrão de dispersão é regular ($S^2 < x$);

$d > 1,96$ (sinal positivo), o padrão de dispersão é agrupado ($S^2 > x$).

Os valores de *d* obtidos das amostras foram comparados ao valor de $d=1,96$ que equivale a um nível de significância de 95% ($\alpha=0,05$). Para um nível de significância de $\alpha=0,001$ deve-se utilizar o valor de $d=3,29$ para comparação. O uso da densidade ao invés do número de indivíduos foi devido a variações no tamanho dos transectos amostrados em decorrência da irregularidade da área amostrada.

A utilização de microambientes pelas três espécies de ermitões foi comparada de duas formas. Primeiramente, o teste G (Zar 1984) foi utilizado para comparar os padrões de ocupação de microambientes observados para as três espécies de ermitões com os esperados, ou seja, caso a utilização de substratos fosse ao acaso. As frequências observadas e esperadas de indivíduos das três espécies em cada tipo de substrato estão apresentadas no Apêndice 1.1. Em seguida calculou-se o índice de diversidade de Shannon-Wiener (logarítimo neperiano) e a porcentagem de similaridade - Índice de Renkonen - (Krebs 1989) para os microambientes utilizados pelas três espécies de ermitão com programa MVSP (Kovach 1986-1990).

Os dados referentes à densidade de indivíduos por quadrado amostrado também foram utilizados para avaliar se os ermitões apresentaram uma distribuição diferencial com relação ao nível da água ("zonação"). Como a extensão e a inclinação dos transectos variou, os quadrados dos diferentes transectos amostrados foram padronizados quanto à sua posição em relação à linha da água. Desta forma, todos os transectos foram divididos em três zonas iguais. A mais próxima à linha da água foi chamada de "inferior", a seguinte foi chamada de "intermediária" e a mais próxima ao supralitoral de "superior". As densidades médias das três espécies nestas três zonas foram comparadas através da análise de variância (ANOVA) e do teste de Tukey.

PREFERÊNCIA POR SUBSTRATOS

A preferência por substratos das três espécies de ermitões foi avaliada por intermédio de um experimento. Em cada quadrante de um tanque (piscina plástica) de $2,43\text{m}^2$ ($1,87 \times 1,30\text{m}$) foram simulados os 4 tipos principais de substratos registrados na região entremarés da Ilha de Pernambuco (Figura 1.1). Estes corresponderam à: lodo, areia grossa (com cascalho), pedras pequenas e pedras grandes (simulando um costão). Os experimentos foram realizados com cada espécie separadamente (tratamento isolado; $n=20$) e, posteriormente, com as três espécies ao mesmo tempo (tratamento misto; $n=30$). No tratamento misto foram utilizados 10 indivíduos de cada espécie. Três repetições foram realizadas para cada tratamento. A cada repetição os indivíduos eram colocados no centro do tanque, permanecendo por 5 horas com um suprimento de água marinha corrente (salinidade: 34-35‰; temperatura: 25°C). Após este período o número de indivíduos em cada substrato foi registrado. Em seguida procedeu-se ao esvaziamento do tanque no intuito de caracterizar uma situação de maré vazante e baixa. Com o tanque vazio, o

número de indivíduos em cada substrato foi novamente registrado. As frequências obtidas para o número de indivíduos de cada espécie em cada tipo de substrato nas situações de maré alta e baixa foram comparadas utilizando-se o teste G. Este teste também foi utilizado para comparar as preferências dos ermitões entre si e para avaliar os padrões de seleção entre o tratamento misto e o isolado para cada espécie de ermitão durante as situações de maré baixa e alta.



FIGURA 1.1. Tanque experimental ilustrando os tipos de substrato utilizados no experimento de seleção de substratos.

Os padrões de utilização de substrato registrados no campo foram também comparados com o resultado deste experimento de seleção (teste G). Como o número de amostras no campo para cada tipo de substrato variou muito, procedeu-se a uma padronização do número de indivíduos para um esforço amostral de 21 quadrados (Apêndice 1.1). O número de 21 quadrados foi considerado pois corresponde à frequência

do tipo de substrato menos frequente na área (areia). Com esta transformação obteve-se uma aproximação do número de indivíduos de cada espécie de ermitão que poderiam ser encontrados nos quatro tipos de substrato registrados empregando-se o mesmo esforço amostral.

RESISTÊNCIA À EXPOSIÇÃO AO AR E À DESSECAÇÃO

A resistência dos ermitões à exposição ao ar e à perda da água foi avaliada com um outro experimento. Dez ermitões de cada espécie foram retirados de suas conchas utilizando-se uma morsa. Em seguida os ermitões foram medidos (comprimento do escudo cefalotorácico), individualizados em frascos de vidro vazios (apenas machos e fêmeas não ovadas) e mantidos em uma sala com temperatura e umidade do ar constantes (34°C e 40%). Após um período de 40 minutos, tempo que se mostrou necessário para a eliminação da água em excesso que recobria a superfície do corpo, tomou-se o peso inicial dos ermitões em uma balança com precisão de 0,0001g. Em seguida, procedeu-se à pesagem dos indivíduos em intervalos de 20 minutos. Um ermitão foi considerado morto quando deixava de apresentar reflexos a estímulos mecânicos (toque com um estilete) durante o processo de pesagem. O peso final (seco) foi obtido após todos os indivíduos terem sido mantidos em estufa a 100°C durante 24 horas.

Com estes dados calculou-se então os seguintes parâmetros para cada espécie de ermitão:

- Tempo médio de sobrevivência (T) =
$$\frac{\sum t_i}{n}$$

onde t é o tempo de sobrevivência do indivíduo i e n o número total de indivíduos utilizados no experimento;

- Porcentagem média de perda de água até a morte (Pa) =
$$\frac{\sum (p_i - p_{0i})}{n}$$

onde p_i é o peso do indivíduo i no momento da morte e p_{0i} é o peso inicial deste indivíduo;

- Conteúdo total médio de água corpórea (Ca) =
$$\frac{\sum (p_f - p_0)}{n}$$

onde p_f é o peso final (seco) de cada indivíduo.

ADAPTAÇÕES COMPORTAMENTAIS

Para avaliar a frequência de indivíduos agrupados de cada espécie de ermitão foram comparados os números de indivíduos agrupados (5 ou mais indivíduos em contato físico) e isolados nos transectos amostrados. Além disso, verificou-se se os indivíduos encontravam-se enterrados, em fendas ou recobertos por algas.

RESULTADOS

DENSIDADE, DISPERSÃO E ZONAÇÃO

As três espécies ocorreram em densidades diferentes na área estudada ($F=4,089$; $gl=2$; $p=0,019$), com *C. antillensis* apresentando uma densidade ($0,728 \pm 2,127$ indivíduos/ $0,25m^2$) maior que *C. sclopetarius* ($0,102 \pm 0,250$ ind./ $0,25m^2$; Tukey $p=0,024$) e *C. vittatus* ($0,179 \pm 0,336$ ind./ $0,25m^2$; $p=0,056$). *Clibanarius sclopetarius* e *C. vittatus* ocorreram em densidades equivalentes ($p=0,944$).

O índice de dispersão (I), calculado com a densidade de indivíduos por transecto amostrado ($n=55$), foi utilizado para avaliar o padrão de distribuição destas três espécies de ermitões (Elliott 1977). *Clibanarius vittatus* e *C. sclopetarius* distribuíram-se de forma regular ao longo da área amostrada ($I=34,074$, $gl=54$, $d=-2,089$, $p<0,05$ e $I=33,318$, $gl=54$, $d=-2,181$, $p<0,05$, respectivamente), enquanto que *C. antillensis* apresentou uma distribuição agrupada ($I=335,502$, $gl=54$, $d=15,5597$, $p<0,001$).

De um modo geral, as três espécies de ermitões não utilizaram aleatoriamente os diferentes tipos de microambientes existentes na região entremarés da Ilha de Pernambuco (*C. antillensis*: $G=294,76$, *C. sclopetarius*: $G=42,58$ e *C. vittatus*: $G=136,30$; $gl=10$, $p<0,001$ para todas as comparações), indicando que os ermitões estão selecionando os ambientes onde ocorrem. Esta utilização diferencial de microambientes pode ser visualizada na Figura 1.2. *Clibanarius antillensis* apresentou maiores densidades em quadrados associados com areia (areia, costão com areia e pedra com areia) e em quadrados classificados como “costão com fenda”. *Clibanarius sclopetarius* ocorreu em maiores densidades em áreas classificadas como areia, costão com pedra e pedra, enquanto que *C. vittatus* concentrou-se em áreas classificadas como pedra com areia, costão com pedra, costão com poça e somente pedra.

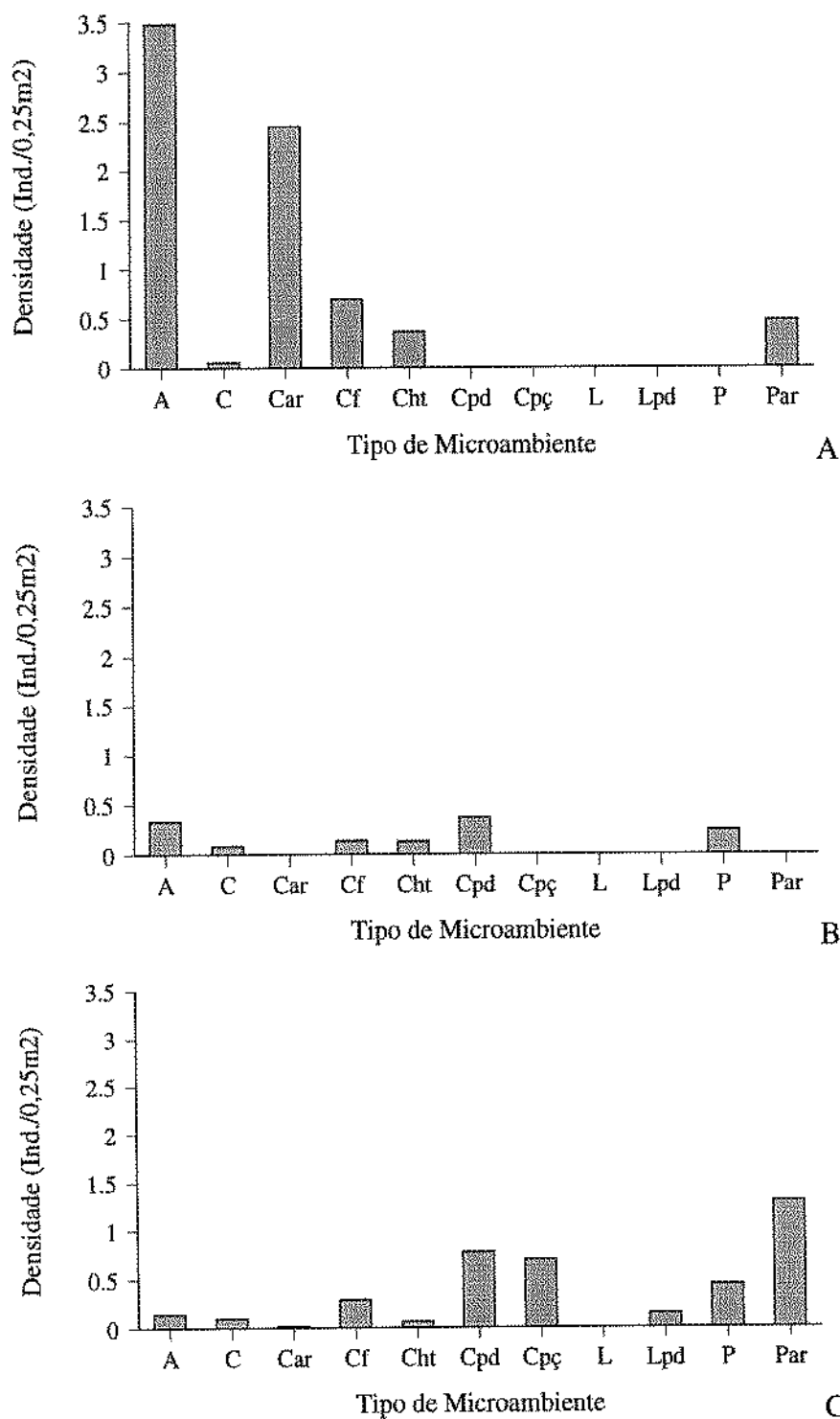


FIGURA 1.2. Comparação do padrão de utilização de microambientes entre **A**, *C. antillensis* (408 indivíduos), **B**, *C. sclopetarius* (71) e **C**, *C. vittatus* (133). **Legenda:** A, areia (21 quadrados); C, costão (88); Car, cost. com areia (46); Cf, cost. com fenda (206); Cht, cost. com mais de uma combinação (110); Cpd, cost. com pedra (22); Cpç, cost. com poça (10); L, lodo (87); Lpd, lodo com pedra (28); P, pedra (25); Par, pedra com areia (69).

Clibanarius antillensis utilizou uma menor diversidade de tipos de microambientes que *C. sclopetarius* ($H'=1,301$ e $H'=1,671$, respectivamente), embora ambos tenham ocorrido em apenas 6 dos 11 microambientes encontrados na área amostrada (Figura 1.2). Por outro lado, *C. vittatus* foi a espécie que apresentou a maior diversidade e ocupou um maior número de microambientes ($H'=1,850$; $n=10$, respectivamente). Comparando-se estes padrões de utilização de microhabitats entre as três espécies constatou-se que há uma maior similaridade entre *C. vittatus* e *C. sclopetarius* (39,42%) que entre estas duas espécies e *C. antillensis* (18,26% e 14,81%, respectivamente).

Com análises de variância não foi possível verificar um padrão de zonação para estas três espécies nesta área (Tabela 1.2), ou seja, a distância do nível da água na maré baixa parece não ter influência na distribuição destes ermitões. Entretanto, ao desconsiderar a grande variação (desvio padrão - DP) no número de indivíduos nos quadrados correspondentes aos níveis estabelecidos, nota-se que há uma tendência dos indivíduos de *C. antillensis* de concentrarem-se na zona inferior, diferentemente das outras duas espécies.

TABELA 1.2

Análises de variância (ANOVA) para a densidade média (X) de indivíduos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* em três zonas na região entremarés. (DP, desvio padrão)

Ermitão	N	Inferior		Intermediária		Superior		F	gl	p
		X	DP	X	DP	X	DP			
<i>C. antillensis</i>	408	4,628	16,347	2,767	10,106	0,546	1,802	1,533	2	0,215
<i>C. sclopetarius</i>	71	0,235	1,296	0,313	1,189	0,716	2,669	1,077	2	0,343
<i>C. vittatus</i>	133	0,859	1,520	0,604	1,688	0,516	1,642	0,665	2	0,516

PREFERÊNCIA POR SUBSTRATOS

Com os experimentos de seleção de tipos de substratos pode-se avaliar as preferências destas três espécies de ermitões. Primeiramente é importante registrar que a seleção de substratos pelas três espécies foi semelhante entre as condições de maré alta e baixa nos dois tratamentos (isolado e misto) do experimento (Figura 1.3) (tratamento isolado: *C. antillensis*: $G=5,72$, $gl=3$, ns; *C. sclopetarius*: $G=1,12$, $gl=3$, ns; *C. vittatus*: $G=1,58$, $gl=3$, ns; trat. misto: *C. antillensis*: $G=5,58$, $gl=3$, ns; *C. sclopetarius*: $G=2,22$, $gl=3$, ns; *C. vittatus*: $G=1,94$, $gl=3$, ns). Desta forma pode-se verificar que, quando a maré

abaixa, os ermitões cessam sua atividade e não mudam de tipo de substrato para enfrentar o período de exposição ao ar. Entretanto, pode-se notar que, durante a redução do nível da água no tanque, alguns indivíduos presentes no substrato costão, o mais selecionado pelas três espécies, moveram-se em direção às fendas.

Comparando-se os resultados dos experimentos entre os tratamentos isolado e misto durante a maré baixa (Figura 1.3), verificou-se que não houve alteração no padrão de seleção de substratos tanto para *C. antillensis* quanto para *C. sclopetarius* e *C. vittatus* ($G=4,42$, $G=4,22$ e $G=5,32$, com $gl=3$ e não significativo, respectivamente).

Entretanto, quando os resultados deste tratamento (misto, maré baixa) são comparados com os obtidos na natureza (Figura 1.3), constata-se que *C. antillensis* e *C. sclopetarius* apresentam um padrão de utilização de substrato no campo extremamente diferente do constatado experimentalmente ($G=514,80$; $gl=3$; $p<0,001$ e $G=23,36$; $gl=3$; $p<0,001$, respectivamente).

Clibanarius sclopetarius e *C. vittatus* utilizaram e selecionaram os mesmos tipos de substrato no campo e nos tratamentos isolado e misto na maré baixa ($G=5,4$; $gl=3$; ns, $G=7,7$; $gl=3$; ns, $G=7,74$; $gl=3$; ns, respectivamente). *Clibanarius antillensis*, por outro lado, mostrou padrões de utilização e seleção de substrato totalmente distintos que *C. vittatus* (trat. isolado: $G=11,32$; $gl=3$; $p<0,001$; trat. misto: $G=10,16$, $gl=3$, $p<0,005$; natureza: $G=16,54$, $gl=3$, $p<0,001$). Entretanto, *C. antillensis* selecionou substratos diferentes de *C. sclopetarius* apenas no tratamento isolado ($G=11,02$; $gl=3$; $p<0,005$), enquanto que no tratamento misto e no campo houve grande sobreposição no uso de substratos entre estas duas espécies ($G=1,64$; $gl=3$; ns, $G=0,92$; $gl=3$; ns, respectivamente).

RESISTÊNCIA À EXPOSIÇÃO AO AR E À DESSECAÇÃO

As três espécies de ermitões resistiram diferentemente à exposição ao ar (Tabela 1.3) com *C. antillensis* apresentando uma sobrevivência menor que *C. sclopetarius* (Tukey, $p<0,001$) e que *C. vittatus* ($p<0,001$). As duas últimas espécies resistiram igualmente à exposição ao ar ($p=1,000$).

Entretanto, a porcentagem média de água perdida até a morte e o conteúdo total médio de água corpórea não diferiram entre as três espécies (Tabela 1.3), indicando que a porcentagem média de água perdida necessária para causar a morte de um indivíduo de cada espécie é a mesma (19 a 22%). O conteúdo total médio de água corpórea variou de 61 a 65% e também não diferindo entre as três espécies

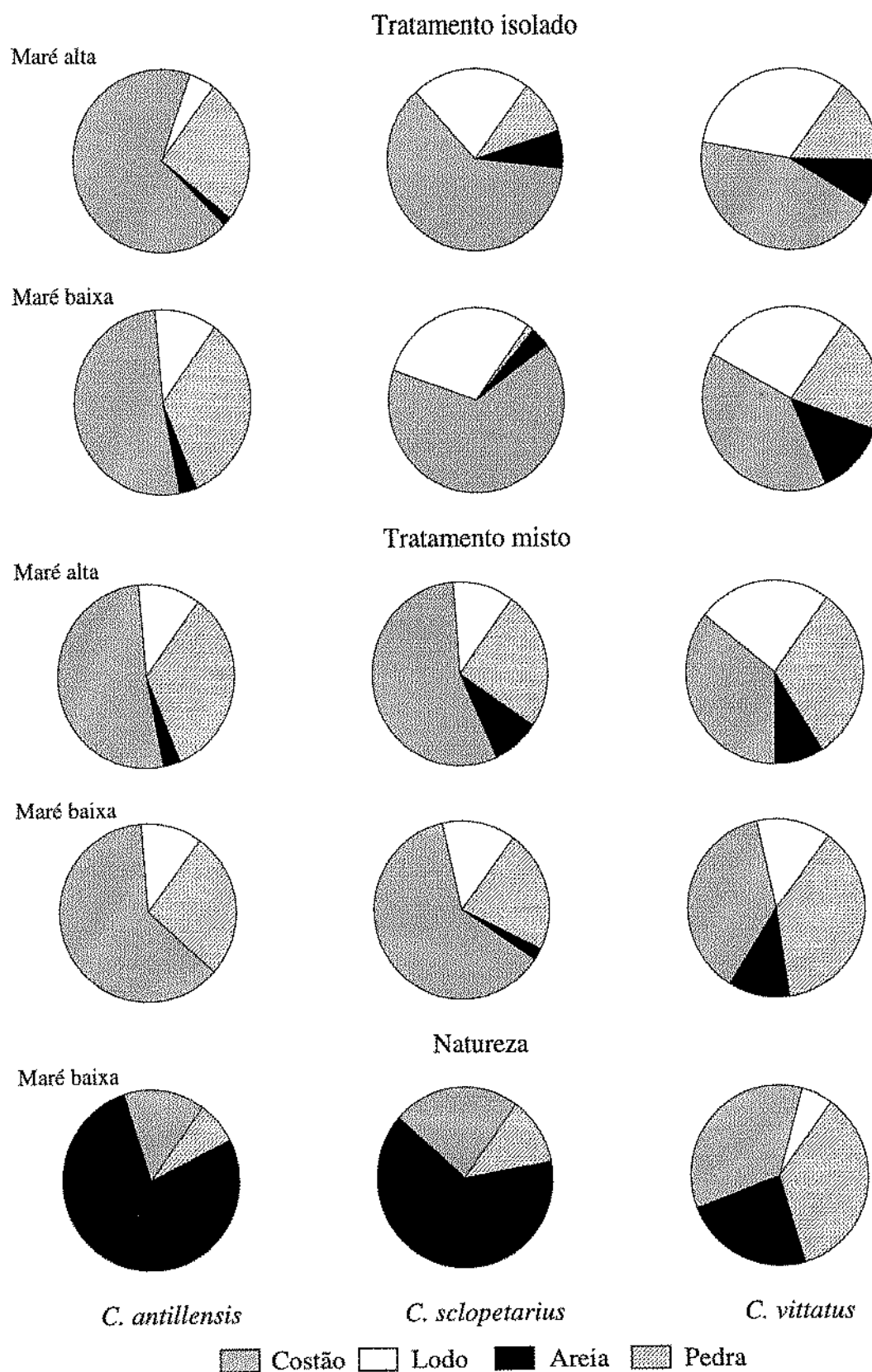


FIGURA 1.3. Proporção dos tipos de substrato selecionados pelas três espécies de ermitões nos tratamentos isolado e misto do experimento de seleção de substratos e dos utilizados na natureza.

TABELA 1.3

Análises de variância (ANOVA) para os resultados de tempo médio de sobrevivência (T) em minutos, porcentagem média de perda de água até a morte (Pa) e conteúdo total médio de água corpórea (Ca) obtidos no experimento de resistência à exposição ao ar e à dessecação entre as três espécies de ermitões. (X, média; DP, desvio padrão)

Caracter	<i>C. antillensis</i> (n=11)		<i>C. sclopetarius</i> (n=10)		<i>C. vittatus</i> (n=10)		F	gl	p
	X	DP	X	DP	X	DP			
T	227,273	47,559	514,000	129,977	514,000	118,528	27,128	2	<0001
Pa	20,069	3,417	22,108	2,687	19,513	4,209	1,542	2	0,232
Ca	65,644	4,800	62,830	2,330	61,772	3,728	2,940	2	0,069

Constatou-se que ermitões grandes, independentemente da espécie, apresentam uma maior sobrevivência à exposição ao ar que indivíduos pequenos (Figura 1.4). Esta relação também pode ser apresentada sob a forma de uma regressão linear entre o logarítmo do tempo de sobrevivência e o logarítmo do comprimento do escudo cefalotorácico dos ermitões ($\text{LogY} = 3,114 + 1,503\text{LogX}$; $n=31$; $R^2=0,852$; $p<0,001$). Analisando-se separadamente as três espécies verificou-se que esta relação linear também é válida para *C. antillensis* e para *C. sclopetarius* ($\text{LogY} = 4,212 + 0,763\text{LogX}$; $n=11$; $R^2=0,479$; $p<0,001$ e $\text{LogY} = 3,276 + 1,451\text{LogX}$; $n=10$; $R^2=0,909$; $p<0,001$, respectivamente). Para *C. vittatus* esta relação não foi confirmada ($p=0,060$), provavelmente devido à pequena variação de tamanho nos indivíduos utilizados no experimento.

Como esperado, constatou-se que quanto menor a taxa de perda de água durante o período de exposição ao ar, maior o tempo de sobrevivência dos ermitões das três espécies em conjunto ($\text{LogY} = 0,750 + 4,007\text{LogX}$; $n=31$; $R^2=0,591$; $p<0,001$).

Os indivíduos das três espécies de ermitões perdem água numa taxa constante ao longo do tempo (Figura 1.5). Entretanto, esta taxa de perda de água varia de acordo com a espécie de ermitão (Análise de covariância; elevação: $F=28,118$, $gl=3$, $p<0,001$; inclinação: $F=2232,750$, $gl=2$, $p<0,001$), sendo mais intensa para *C. antillensis* que para *C. sclopetarius* e que *C. vittatus*, respectivamente.

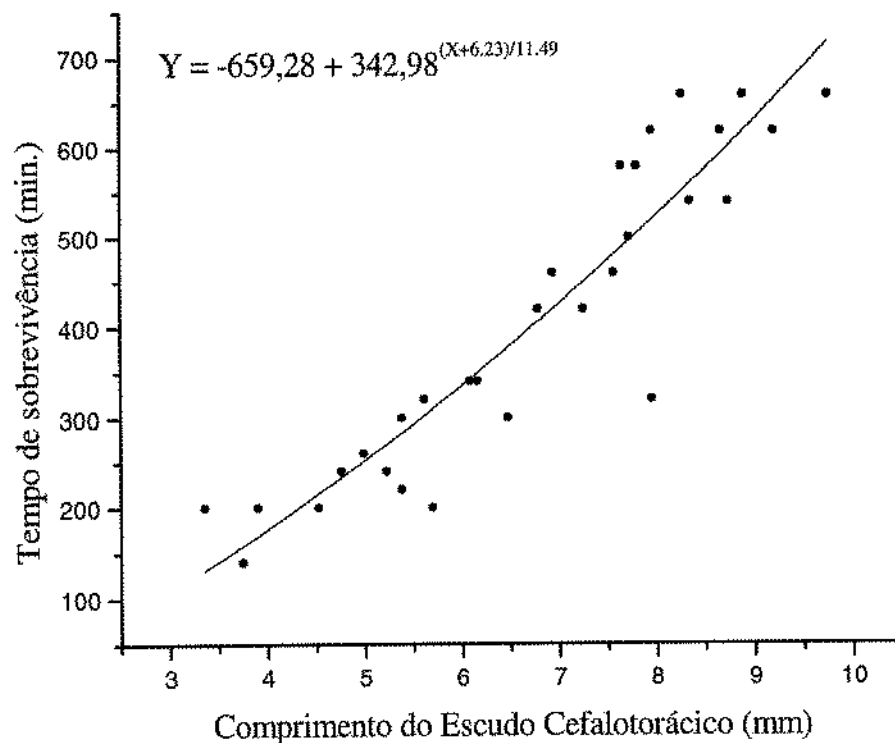


FIGURA 1.4. Ajuste exponencial para a variação no tempo de sobrevivência (minutos) dos indivíduos das três espécies de ermitões com relação ao comprimento do escudo cefalotorácico (mm).

ADAPTAÇÕES COMPORTAMENTAIS

Alguns indivíduos das três espécies foram encontrados enterrados no sedimento ou recobertos por algas do gênero *Ulva*. *Clibanarius vittatus* foi ocasionalmente encontrado com sua concha voltada com a abertura para cima.

Clibanarius antillensis apresentou grande tendência a formar agrupamentos (58,10% agrupados, 226 em um total de 389 indivíduos), enquanto que indivíduos de *C. sclopetarius* apresentaram-se mais frequentemente isolados (20,89%, 14 em 67). *Clibanarius vittatus* não formou agrupamentos.

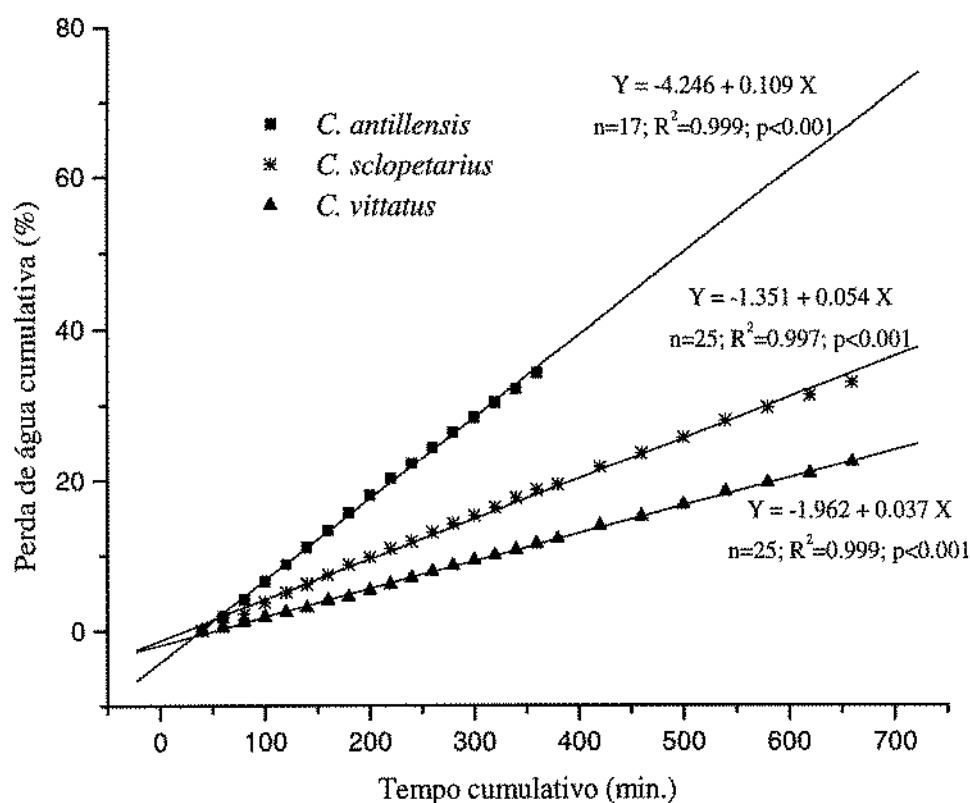


FIGURA 1.5. Regressões lineares entre a porcentagem acumulada de água perdida e o tempo (minutos) para *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

DISCUSSÃO

As três espécies de ermitões apresentaram basicamente 2 tipos de dispersão ao longo da área estudada: agrupada (*C. antillensis*) e regular (*C. sclopetarius* e *C. vittatus*). O padrão de dispersão agrupado apresentado por *C. antillensis* mostrou-se diretamente relacionado com o comportamento de agrupamento apresentado por esta espécie (cerca de 58% dos indivíduos estavam agrupados). Embora os indivíduos de *C. sclopetarius* também tenham uma relativa tendência a ocorrer em agrupamentos (21%), estes apresentaram sempre menos indivíduos agrupados quando comparados a *C. antillensis*.

A regularidade na dispersão de populações, neste caso nas *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, pode ser atribuída a existência de um comportamento territorial (Elliott 1977). Esta hipótese é plausível devido ao fato que interações agonísticas entre indivíduos das espécies estudadas foram registradas ocasionalmente no laboratório e no campo. De uma

forma geral, é comum ermitões apresentarem este comportamento agressivo quando em situação de competição intra ou interespecífica (Hazlett 1966, Bach *et al.* 1976, Scully 1983). Entretanto esta regularidade também pode ser explicada pela grande mobilidade apresentada por estas duas espécies (G. Jacobucci, comunicação pessoal). Desta forma, estas espécies poderiam dispersar-se por toda a Região do Araçá, enquanto que *C. antillensis* ficaria restrito e concentrado em pequenas áreas como a Ilha de Pernambuco.

Segundo Grant e Ulmer (1974), o espaçamento entre indivíduos pode ser uma adaptação comportamental adotada por indivíduos grandes em situações de suprimento limitado de conchas (esta situação foi verificada para *C. sclopetarius* e *C. vittatus* - Capítulo 3). Além disso, a segregação de ambientes por espécies simpátricas de ermitões pode ocasionar um acesso diferencial a conchas (Mitchell 1975) e reduzir trocas interespecíficas (Mitchell 1975, Spight 1985, Gherardi 1990, Rittschof *et al.* 1995), fato que, em alguns casos, pode ser desvantajoso para os ermitões (Spight 1985).

Lowery e Nelson (1988) avaliaram a densidade e a utilização de microambientes por uma população de *C. vittatus* na Flórida. Constataram que os indivíduos desta espécie apresentam um abundância média anual de 7,7 indivíduos/m², a qual pode variar em função dos meses do ano devido a migrações, principalmente de machos. Apesar das inúmeras evidências de migrações para ermitões (Fotheringham 1975, Rebach 1978 e 1981, Asakura e Kikuchi 1984), estas não foram verificadas para as populações das três espécies aqui estudadas. A densidade de *C. vittatus* na Ilha de Pernambuco foi de 0,179 indivíduos/m², muito inferior à registrada por Lowery e Nelson (1988). Neste trabalho, os indivíduos desta espécie utilizaram mais frequentemente ambientes lodosos e com gramíneas, enquanto que na Ilha de Pernambuco substratos rochosos e pedregosos foram preferidos aos areno-lodosos.

Os resultados referentes à seleção de substratos entre o tratamento isolado e o misto durante condições de maré baixa indicam que não há alteração no padrão de utilização de substratos pelas três espécies de ermitões. Isto significa que o fato das três espécies estarem em coexistência não está influenciando seu padrão de utilização de substratos, ou seja, os indivíduos das três populações não estão se atraindo nem se repelindo. No entanto, *C. antillensis* e *C. sclopetarius* passam a ter maior similaridade no uso de substrato no tratamento misto e na natureza que no isolado, indicando que a ocorrência de uma destas espécies em uma determinada área pode estar sendo influenciada pela presença da outra espécie.

Ao contrário de *C. antillensis* e de *C. sclopetarius*, *C. vittatus* apresentou o mesmo padrão de utilização de substratos no experimento e no campo. Como os resultados dos experimentos revelam a preferência dos ermitões pelos tipos de substratos, pode-se constatar que *C. vittatus* está selecionando os substratos preferidos (óticos) no campo, enquanto que as outras duas espécies estão selecionando substratos sub-óticos. Desta forma, pode-se concluir que a partilha de uso de substratos no campo, onde há uma situação de simpatria, está associada a uma alteração no nicho realizado de *C. antillensis* e de *C. sclopetarius*.

Estes resultados indicam que *C. antillensis* e *C. sclopetarius* estão sendo levados a ocupar os mesmos tipos de substrato quando em simpatria. *Clibanarius antillensis* e *C. vittatus* apresentam pouca sobreposição no uso e preferência de substratos e *C. sclopetarius* e *C. vittatus* preferem e utilizam os mesmos tipos de substratos.

Comparando-se os padrões de ocupação de substrato entre as três espécies de ermitões percebe-se uma sobreposição ainda maior que a verificada para a utilização de tipos de microambientes. Isto é um indício de que este recurso está em disponibilidade suficiente para suportar estas três populações de ermitões.

De acordo com os resultados aqui apresentados pode-se concluir que estas três espécies estão partilhando microambientes. Esta ocupação diferencial não é aleatória, indicando que os ermitões estão selecionando os microambientes onde foram coletados. Entretanto, os dados referentes à comparação da ocupação de tipos de substrato no campo com os da seleção experimental indicam que, ao contrário de *C. vittatus*, *C. antillensis* e *C. sclopetarius* estão utilizando substratos sub-óticos na natureza. Este resultado pode indicar, segundo Bertness (1981f), que estas espécies possam estar excluindo-se competitivamente.

Entretanto, a ocupação dos substratos e dos microambientes na região entremarés da Ilha de Pernambuco não parece estar sendo determinada unicamente pelas preferências de cada espécie, nem pelo fato delas estarem eventualmente excluindo-se competitivamente devido à sua coexistência nesta área. As diferenças observadas entre utilização no campo e seleção experimental de substratos pode ser devido a outros fatores como predação, dessecação, alimento, ou até mesmo disponibilidade de conchas e o próprio acaso.

Embora não se tenha constatado um padrão de zonation, ou seja, uma diferença na densidade média dos indivíduos das três espécies com relação ao nível da água, *C.*

antillensis demonstrou uma tendência a ocorrer na zona inferior. Isto está de acordo com os padrões de utilização de substrato, visto que esta espécie utiliza principalmente microambientes associados com a presença de areia, característicos das áreas mais próximas ao nível da água. Segundo Taylor (1982), tolerâncias variáveis ao estresse térmico entre espécies coexistentes podem explicar seu padrão de zonação. *Clibanarius antillensis* apresentou uma sobrevivência à exposição ao ar menor que as duas outras espécies, além de perder água num ritmo mais acelerado. Desta forma, a menor susceptibilidade de *C. antillensis* à exposição ao ar estaria concentrando sua distribuição às áreas mais próximas ao nível da água (de acordo com Reese 1969 e Young 1978).

Os dados aqui apresentados sobre resistência à exposição ao ar permitem uma comparação com os resultados apresentados por Young (1978). Os dados deste autor indicam que indivíduos de *C. vittatus*, da população de Georgetown, Carolina do Sul, toleram uma perda de $50,3 \pm 2,2\%$ de água antes de morrerem, diferente dos $19,5 \pm 4,2\%$ tolerados por esta espécie na Ilha de Pernambuco. *Clibanarius antillensis* ($20,10 \pm 3,4\%$) e *C. sclopetarius* ($22,11 \pm 2,69\%$), juntamente com *C. vittatus* apresentaram valores inferiores para o conteúdo de água perdida até a morte que as 2 espécies típicas de infralitoral raso também estudada por Young (1978) (*Pagurus polycaris*, $36,2 \pm 1,9\%$ e *P. longicarpus*, $45,0 \pm 2,7\%$). Por outro lado, o conteúdo médio total de água corpórea perdido pelas três espécies de *Clibanarius* neste trabalho (61 a 65%) não foi muito diferente dos valores registrados por Young (66 a 68%). Estas diferenças podem ser atribuídas à diferenças na metodologia empregada, mas também podem estar refletindo uma redução nas tolerâncias fisiológicas destas espécies associada com os extremos de suas distribuições geográficas (Mitchell 1975).

Comparativamente com o trabalho de Young (1978), as três espécies de *Clibanarius* presentes na região entremarés da Ilha de Pernambuco são menos tolerantes à exposição ao ar. Desta forma, as adaptações comportamentais apresentadas por estas três populações possuem um papel fundamental nas suas ocorrências neste ambiente e, em conjunto com suas adaptações fisiológicas permitem que estas explorem a região entremarés da melhor forma possível.

Nos experimentos de seleção de substrato verificou-se que os indivíduos das três espécies de ermitões estudadas não mudaram de ambiente quando a maré baixou. Os pequenos deslocamentos registrados foram de indivíduos que dirigiam-se para as fendas ou áreas com retenção de água dentro do mesmo substrato no qual se encontravam durante a

maré cheia. Resultados semelhantes foram apresentados por Young (1978) sugerindo que a permanência em locais expostos ao ar é possibilitada por adaptações fisiológicas e comportamentais que lhes permitem uma melhor exploração deste ambiente. Isto é verdade visto que Rittschof *et al.* (1995) constataram que a permanência de indivíduos em área expostas ao ar após o esvaziamento da maré não era devida à baixa motilidade destes.

Dentre as adaptações comportamentais pode-se relacionar o comportamento de enterrar-se, o qual foi observado para estas três espécies de ermitões. Este comportamento pode ser mais uma adaptação contra o estresse físico (Reese 1969), mas, segundo Kuhlmann (1992), estar enterrado seria uma boa estratégia de defesa quando a probabilidade de ser encontrado por predadores visualmente orientados é alta. Na região do Araçá há uma grande abundância de sirís (*Callinectes danae*), os quais são potenciais predadores de ermitões. Entretanto, devido ao fato do risco da predação por estes durante a maré baixa ser praticamente nulo, o comportamento de enterrar-se parece estar mais relacionado com o risco da dessecação.

Outra adaptação comportamental que pode ser relacionada a exploração eficiente da região entremarés é a utilização de conchas de gastrópodes (Reese 1969). Durante a maré baixa, os ermitões entram nas conchas com o intuito de reduzir a dessecação. Isto é verdade, visto que indivíduos de *P. criniticornis* com concha mostraram uma resistência cerca de 7 vezes maior a exposição ao ar que indivíduos sem concha (observação pessoal). Alguns indivíduos de *C. vittatus* apresentaram suas conchas voltadas com a abertura para cima, fato que, segundo Reese (1969), é considerado uma adaptação comportamental para reduzir a perda de água do interior da concha. Este comportamento também foi observado para *C. antillensis* na Ilha de Pernambuco e na Praia Grande de São Sebastião (Leite *et al.* no prelo).

A formação de agrupamentos é considerada outra adaptação comportamental para reduzir os efeitos adversos da temperatura e da exposição ao ar (Snyder-Conn 1980, Taylor 1981). *Clibanarius antillensis* apresentou uma maior proporção de indivíduos agrupados que *C. sclopetarius*, enquanto que *C. vittatus* não formou agrupamentos. Além disso, constatou-se, conforme Gherardi e Vannini (1993), que indivíduos pequenos, como os de *C. antillensis*, que apresentam uma alta relação superfície/volume, são mais susceptíveis à dessecação que indivíduos grandes, como os de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus*. Entretanto, o fato de ermitões agruparem-se pode não estar relacionado com um comportamento

elaborado, como será apresentado adiante, e sim com a existência de poucos abrigos ou refúgios na região entremarés.

Dados sobre a mobilidade e a fidelidade ao sítio destas três populações de ermitões (G. Jacobucci, com. pessoal) indicam que *C. vittatus* (0,44m/0,5h) e *C. sclopetarius* (0,48/0,5h) apresentam uma mobilidade maior que *C. antillensis* (0,18m/0,5h) sobre o substrato pedregoso. Além disso, a mobilidade de *C. vittatus* é extremamente ampliada (3,82m/0,5h) quando este se desloca por substrato lodoso (menos irregular), evidenciando o alto custo metabólico de ocupar áreas com substrato irregular (Scully 1983). A grande mobilidade dos indivíduos de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* pode expô-los mais frequentemente a predadores que *C. antillensis*. Entretanto, isto não parece ser um problema pois, segundo Bertness (1981e), ermitões grandes são menos susceptíveis à predação que ermitões pequenos. Revelou-se também (G. Jacobucci, com. pessoal) que *C. antillensis* apresenta uma fidelidade ao sítio (“homing”) maior que as duas outras espécies. Estes resultados indicam que a fidelidade ao sítio seria inversamente proporcional à mobilidade dos indivíduos das três espécies e proporcional à tendência de formar agrupamentos. Entretanto, Gherardi e Vanini (1993) elaboraram a hipótese de que os agrupamentos funcionariam como mercados de troca de conchas. Segundo Rittschof *et al.* (1995), movimentos reduzidos podem liberar energia para crescimento. Isto seria mais provável para *C. antillensis* dado que esta espécie tende a ocupar conchas maiores que as preferidas quando comparada as outras duas espécies (Capítulo 4), possuindo espaço para crescer.

Estrutura Populacional

INTRODUÇÃO

Dentre o grande número de trabalhos que abordam o estudo da estrutura populacional de espécies de ermitões pode-se destacar os de Markham (1968), Ameyaw-Akumfi (1975), Fotheringham (1975), Bertness (1981a), Gherardi (1991), Negreiros-Fransozo e Fransozo (1992). Nestes, enfoca-se basicamente a avaliação da distribuição de frequência de tamanhos comparando espécies diferentes e machos, fêmeas e fêmeas ovadas. Geralmente verifica-se um dimorfismo sexual, no qual os machos são maiores que as fêmeas, e cuja explicação está associada ao padrão de seleção sexual existente nestes organismos (Hazlett 1989, Hazlett e Baron 1989, Harvey 1990).

Em ermitões, a razão sexual tende a ser dependente das classes de tamanho e deslocado para fêmeas. Wenner (1972) fez uma classificação dos padrões de razão sexual com relação ao tamanho encontrado em crustáceos e verificou uma grande variação nestes padrões para ermitões.

Estudos sobre o período reprodutivo de ermitões são frequentes e revelam variados padrões (Lewis 1960, Reese 1968, Samuelson 1970, Ameyaw-Akumfi 1975, Fotheringham 1975, Bertness 1981a, Nyblade 1987, Lancaster 1988 e 1990, Negreiros-Fransozo e Fransozo 1992), desde contínuos a sazonais (vide Tabela 2.5). Reese (1968), Ameyaw-Akunfi (1975) e Fotheringham (1976a) sugeriram que deslocamentos temporais de picos reprodutivos de espécies simpátricas de ermitões podem estar relacionados a diferentes períodos de obtenção de conchas por jovens recém estabelecidos, reduzindo, desta forma, uma eventual competição por este recurso. Além disso, Bertness (1981a) e Carlon e Ebersole (1995), constataram que a atividade reprodutiva de uma população de ermitões pode ser determinada pela inadequação das conchas utilizadas pelos seus indivíduos.

Por outro lado, avaliações de períodos de recrutamento ao longo do ano são menos abundantes (Asakura 1992) e apenas Fotheringham e Bagnall (1976) investigaram a variação sazonal de larvas de ermitões no plâncton. Nenhum trabalho experimental com recrutamento foi verificado.

Assim, avaliou-se o tamanho de machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas das três espécies de ermitões coexistentes na Ilha de Pernambuco e a razão sexual destas populações. Além disso, procedeu-se uma caracterização e comparação dos ciclos reprodutivos destas três espécies, procurando relacioná-las às adaptações apresentadas por estas populações para coexistir nesta área.

MATERIAL E MÉTODOS

Os ermitões coletados nos transectos e nas coletas complementares foram levados para o laboratório e retirados de suas conchas através do aquecimento do ápice destas com uma lamparina à álcool. O comprimento da cado escudo cefalotorácico (tamanho) foi medido com o auxílio de um microscópio estereoscópico com ocular milimetrada (Wild M8), sendo o sexo e a classe reprodutiva (machos, indivíduos intersexo, fêmeas não ovígeras e fêmeas ovígeras) avaliados. Os indivíduos denominados intersexo foram os que apresentaram gonóporos tanto no terceiro quanto no quinto par de pereópodos (Wenner 1972).

A porcentagem de fêmeas ovígeras das três espécies foi registrada para uma avaliação dos ciclos reprodutivos. Para as análises de distribuição de tamanho ao longo do ano, da razão sexual entre indivíduos pequenos, médios e grandes (P, M e G; Tabela 2.1) e do ciclo reprodutivo das três espécies de ermitões foram utilizados os dados referentes às coletas complementares além dos dados dos transectos.

O teste G - razão de proporcionalidade logarítmica - (Zar 1984) foi empregado para comparar as frequências de machos e fêmeas (razão sexual) entre as três espécies e entre as classes de tamanho (P, M e G). Além disso, esta análise foi utilizada para comparar os ciclos reprodutivos das três espécies. Os testes envolvendo o comprimento do escudo cefalotorácico dos ermitões restringiram-se à análises de variância (ANOVA) e a testes de Tukey para comparação de média "a posteriori" (Zar 1984).

TABELA 2.1

Classes de tamanho (P, M, G) definidas para cada espécie de ermitão e médias do comprimento do escudo cefalotorácico (mm) dos indivíduos das três espécies para cada classe.

	<i>C. antillensis</i>			<i>C. sclopetarius</i>			<i>C. vittatus</i>		
	n	Classe	Média	n	Classe	Média	n	Classe	Média
P	299	<3,500	3,166	118	<6,869	6,196	54	<6,000	5,128
M	285	3,500 - 5,000	3,930	223	6,869 - 9,363	7,961	368	6,000 - 8,424	7,156
G	102	>5,000	5,774	42	>9,363	10,266	86	>8,424	8,981

RESULTADOS

RAZÃO SEXUAL

As três populações apresentaram proporções macho:fêmea diferentes entre si ($G=7,72$; $gl=2$; $p<0,05$), mas sempre com razão sexual desviada para fêmeas (Tabela 2.2). Esta proporção foi mais acentuada para *C. sclopetarius* e menos para *C. vittatus*. A ocorrência de indivíduos intersexo foi baixa para as três espécies.

TABELA 2.2

Número de fêmeas, machos e indivíduos intersexo coletados nos transectos amostrados na Ilha de Pernambuco. (gl, graus de liberdade; M:F, proporção entre machos e fêmeas)

Ermitão	Fêmeas	Machos	Intersexo	M:F	G	gl	p
<i>C. antillensis</i>	284	109	10	1:2,6	80,74	1	<0,001
<i>C. sclopetarius</i>	55	11	0*	1:5	32,02	1	<0,001
<i>C. vittatus</i>	81	44	8	1:1,84	11,10	1	<0,001

* *C. sclopetarius* apresentou dois indivíduos intersexo nas coletas complementares.

Analisando-se a razão sexual das três espécies de ermitões entre as classes de tamanho percebe-se que os machos são mais abundantes que as fêmeas na maior classe de tamanho, classe G (Tabela 2.3). Em contrapartida, As fêmeas foram mais abundantes que os machos nas classes P e M. Esta dependência entre razão sexual e tamanho dos ermitões

mostra-se evidente dado o dimorfismo sexual existente nestas três espécies, pois os machos atingem tamanhos maiores que as fêmeas.

TABELA 2.3

Razão sexual em relação às classes de tamanho dos ermitões das três espécies estudadas.

(P, pequeno; M, médio; G, grande)

	<i>C. antillensis</i>			<i>C. sclopetarius</i>			<i>C. vittatus</i>		
	P	M	G	P	M	G	P	M	G
Machos	46	92	98	12	55	41	14	95	84
Fêmeas	253	193	4	106	168	1	40	273	2
Fêmeas ovadas	183	146	3	27	73	1	13	68	0
Total	299	285	102	118	223	42	54	386	86
G	157.80*	36.58*	107.64*	85.98*	59.98*	170.58*	13.06*	89.90*	100.24*

* gl=1; p<0,001

TAMANHO

A distribuição de frequências do comprimento do escudo cefalotorácico (Figura 2.1) diferiu entre as 3 espécies ($F=796,322$; $gl=2$; $p<0,001$). *Clibanarius antillensis* ($3,756 \pm 0,915\text{mm}$) apresentou um tamanho menor que *C. vittatus* ($6,975 \pm 1,044\text{ mm}$, Tukey, $p<0,001$) e *C. sclopetarius* ($7,773 \pm 1,335\text{mm}$, Tukey, $p<0,001$). *Clibanarius vittatus* foi menor que *C. sclopetarius* (Tukey, $p<0,001$).

Houve diferenças significativas no tamanho dos indivíduos entre as classes reprodutivas (machos, fêmeas não ovadas, fêmeas ovadas e indivíduos intersexo) das três espécies de ermitões (Tabela 2.4). O tamanho das fêmeas não ovadas de *C. antillensis* não diferiu do das fêmeas ovadas (Tukey, $p=0,664$). Os indivíduos intersexo foram maiores que as fêmeas não ovadas ($p=0,006$) e fêmeas ovadas ($p=0,017$). O comprimento da carapaça dos machos não diferiu do dos indivíduos intersexo ($p=0,304$) mas foi maior que o das fêmeas não ovadas ($p<0,001$) e fêmeas ovadas ($p<0,001$).

O tamanho das fêmeas não ovadas de *C. sclopetarius* não diferiu do das fêmeas ovadas (Tukey, $p=0,266$), enquanto que o dos machos foi maior que o das fêmeas ovadas e não ovadas ($p<0,001$ e $p<0,001$, respectivamente). Esta espécie apresentou apenas dois indivíduos intersexo, porém somente nas coletas complementares. Para *C. vittatus* também não houve diferença entre o comprimento do escudo cefalotorácico de fêmeas ovadas e não ovadas ($p=0,516$). O tamanho dos indivíduos intersexo não diferiu do dos machos ($p=0,790$) nem do das fêmeas ovadas e não ovadas ($p=0,141$ e $p=0,501$, respectivamente).

Entretanto, os machos foram maiores que as fêmeas ovadas e não ovadas ($p < 0,001$ e $p < 0,001$, para ambos os casos).

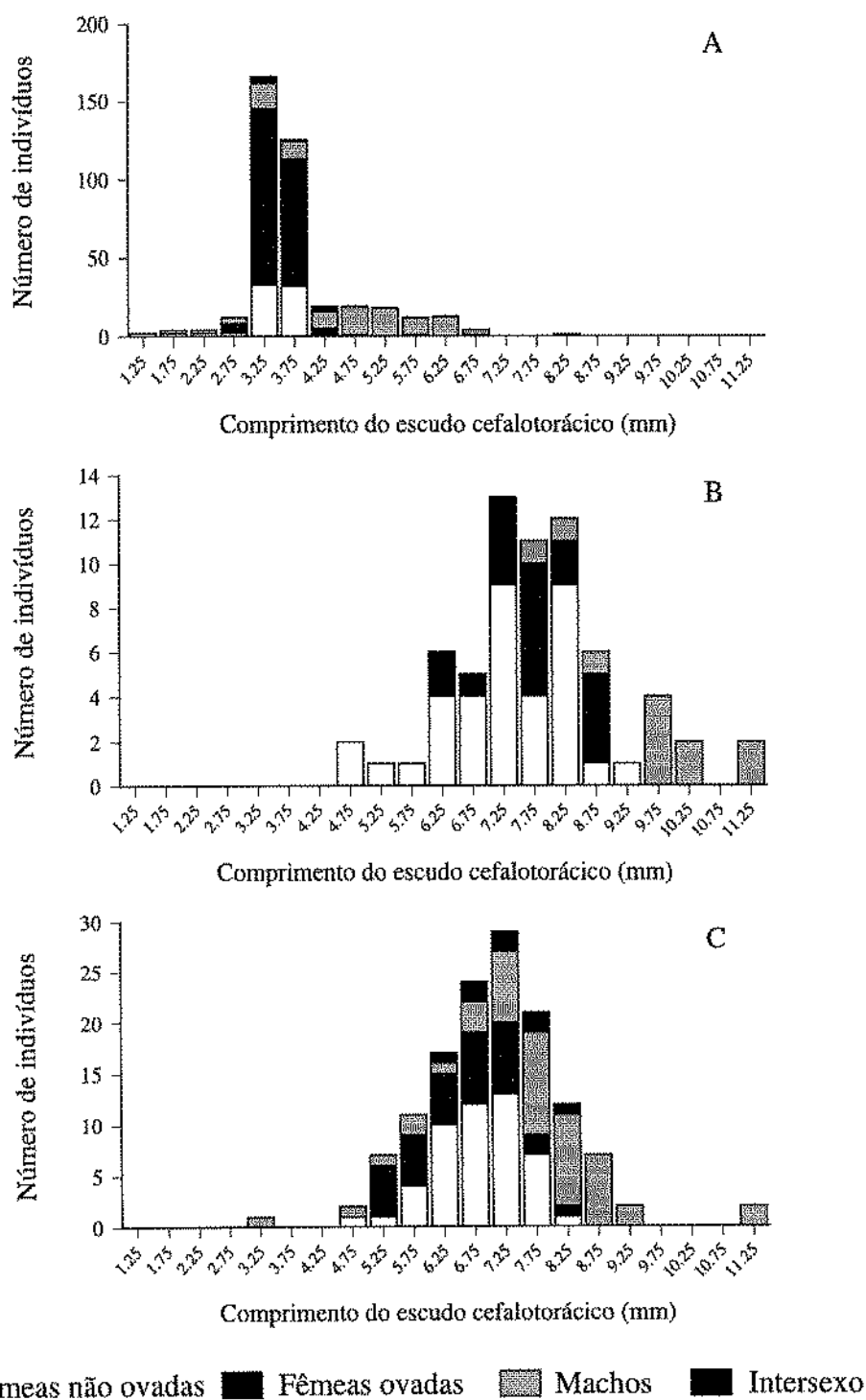


FIGURA 2.1. Distribuição de frequência do comprimento do escudo cefalotorácico (mm) de fêmeas não ovadas, fêmeas ovadas, indivíduos intersexo e machos de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C) coletados apenas nos transectos amostrados na Ilha de Pernambuco, Araçá, São Sebastião.

Desta forma, constata-se um dimorfismo sexual nestas três espécies com os machos atingindo tamanhos maiores que as fêmeas. Na figura 2.1 pode-se visualizar claramente que nas maiores classes de tamanho as fêmeas deixam de ocorrer e os machos passam a predominar, diferentemente da situação nas menores classes de tamanho.

Clibanarius antillensis apresentou uma alta proporção de fêmeas ovadas (73,59%) que se concentraram em apenas duas classes de tamanho (Figura 2.1). As proporções de fêmeas ovadas apresentadas por *C. sclopetarius* (34,54%) e por *C. vittatus* (39,51%) foram bem menores que a de *C. antillensis*. Além disso, as fêmeas ovadas destas duas espécies distribuíram-se por mais classes de tamanho que as de *C. antillensis*.

A menor fêmea ovada de *C. antillensis* apresentou 2,55 mm de comprimento do escudo cefalotorácico, enquanto que as de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* apresentaram 5,69 mm e 5,07 mm, respectivamente.

TABELA 2.4

Média (X) e desvio padrão (DP) do comprimento do escudo cefalotorácico (mm) de machos (M), fêmeas não ovadas (F) indivíduos intersexo (INT) e fêmeas ovadas (FOV) de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, coletados nos transectos amostrados na Ilha de Pernambuco.

Ermitão	F			FOV			INT			M			F	gl	p
	N	X	DP	N	X	DP	N	X	DP	N	X	DP			
<i>C. antillensis</i>	75	3,34	0,62	209	3,48	0,35	10	4,15	1,02	109	4,57	1,18	57,783	3	<0,001
<i>C. sclopetarius</i>	36	7,24	1,09	19	7,69	0,74				11	9,66	1,19	23,780	2	<0,001
<i>C. vittatus</i>	49	6,76	0,70	32	6,47	0,79	8	7,25	0,73	44	7,59	1,23	10,594	3	<0,001

A análise da distribuição de frequência do comprimento do escudo cefalotorácico ao longo dos meses do ano (Figuras 2.2, 2.3 e 2.4) revelou que houve variação no tamanho dos ermitões entre os períodos de coleta (ANOVA, *C. antillensis*: $F= 2,419$, $gl=11$, $p=0,006$; *C. sclopetarius*: $F= 3,973$, $gl=11$, $p<0,001$; *C. vittatus*: $F= 3,158$, $gl=11$, $p<0,001$). Entretanto, estes resultados não indicaram uma sazonalidade no tamanho do indivíduos destas populações e não evidenciam períodos de recrutamento.

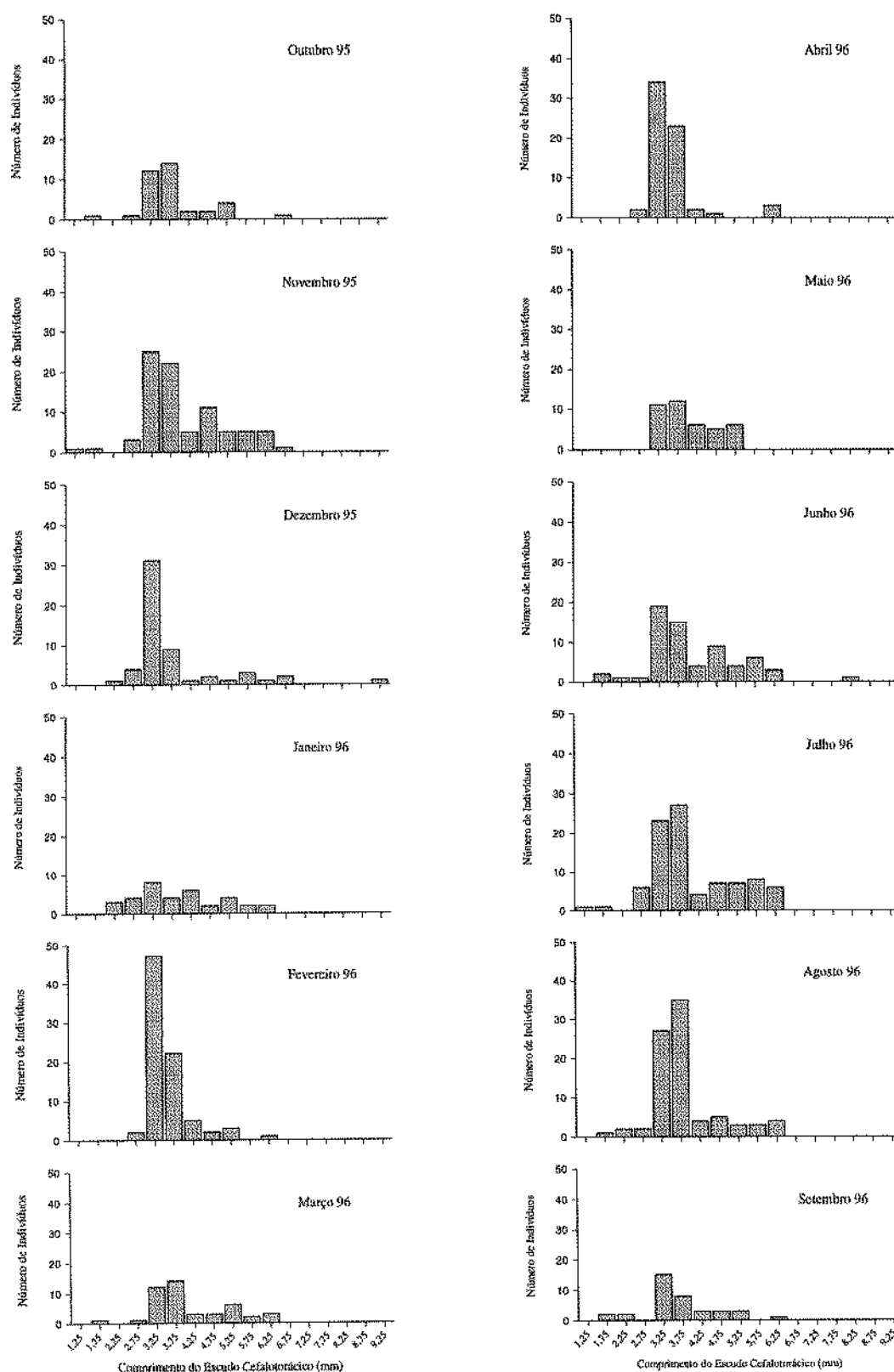


FIGURA 2.2. Distribuição de frequência do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. antillensis* ao longo dos meses do ano. (Obs: dados referentes aos transectos e às amostragens complementares)

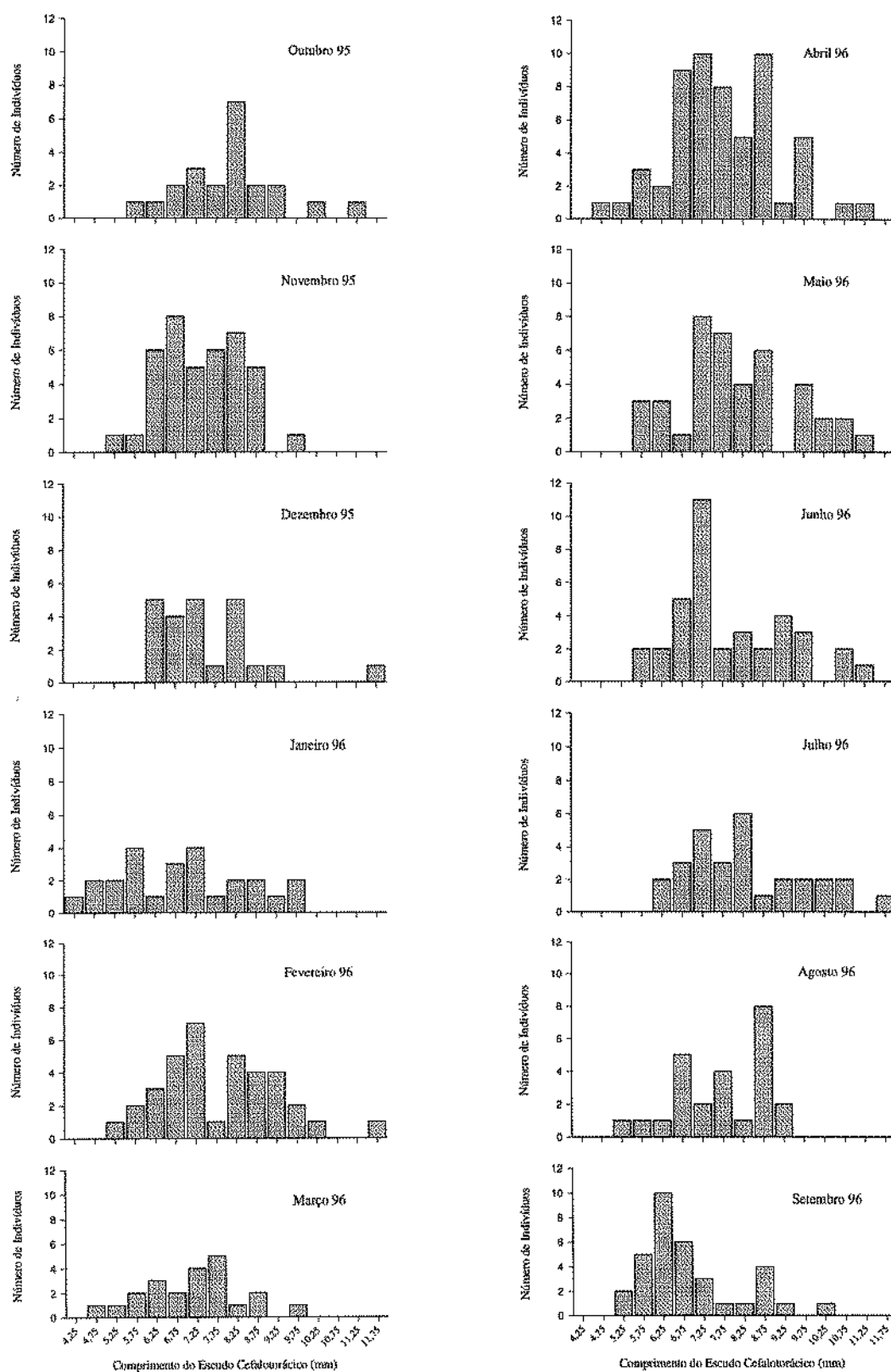


FIGURA 2.3. Distribuição de frequência do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. scolopetarius* ao longo dos meses do ano. (Obs: dados referentes aos transectos e às amostragens complementares)

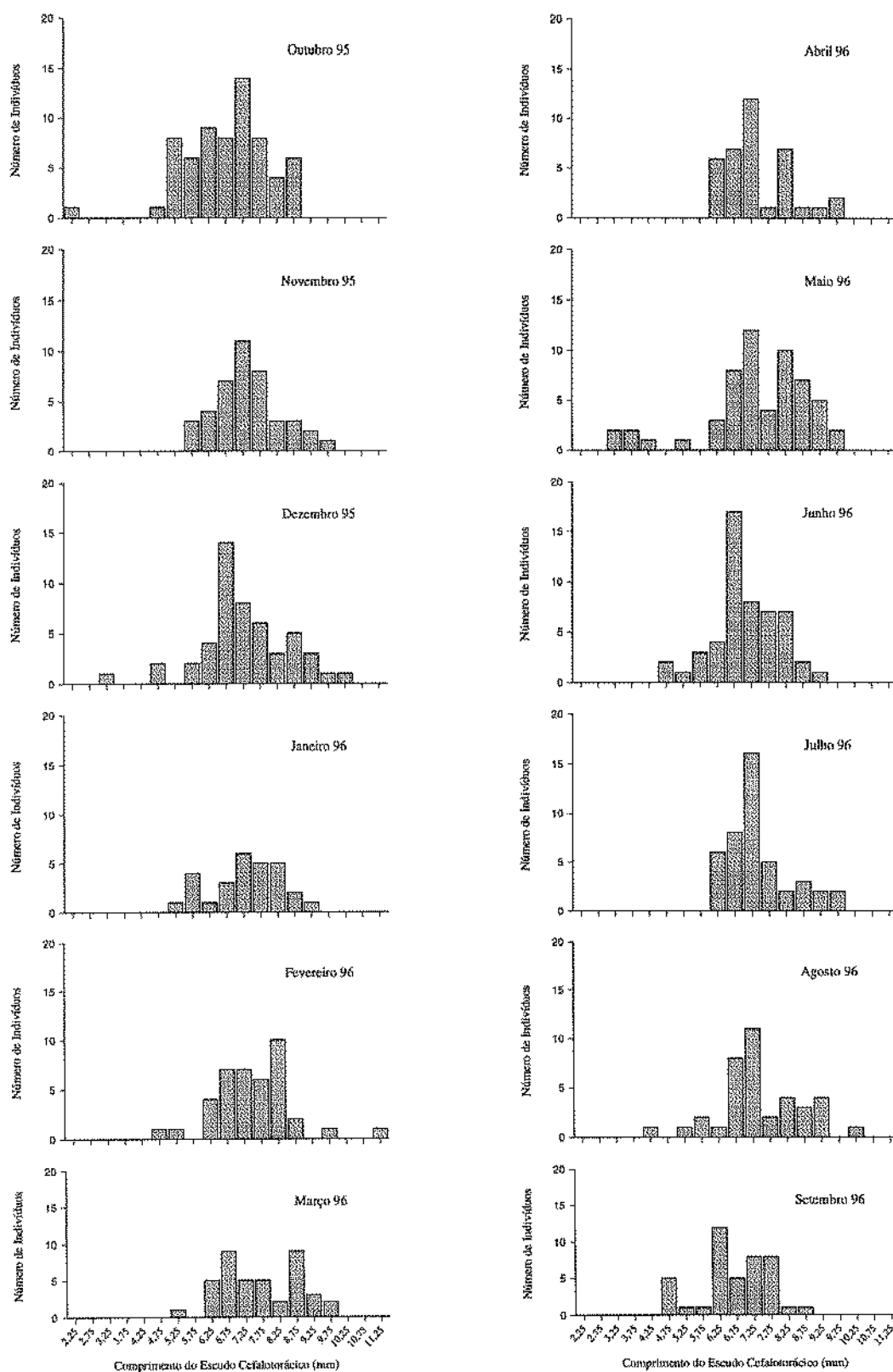


FIGURA 2.4. Distribuição de frequência do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. vittatus* ao longo dos meses do ano. (Obs: dados referentes aos transectos e às amostragens complementares)

CICLO REPRODUTIVO

O ciclo reprodutivo de *Clibanarius antillensis* foi diferente do de *C. sclopetarius* ($G=65,95$; $gl=11$; $p<0,001$) e do de *C. vittatus* ($G=40,638$; $gl=11$; $p<0,001$). Os ciclos reprodutivos de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* também foram diferentes entre si ($G=29,736$; $gl=9$; $p<0,001$), ainda que tenham em comum um pico reprodutivo no mês de abril e uma ausência de fêmeas ovadas nos meses de agosto e setembro (Figura 2.5). Os ciclos reprodutivos destas duas espécies podem ser considerados descontínuos ou sazonais

Clibanarius antillensis possui altas frequências de fêmeas ovadas em todo o período estudado, principalmente de fevereiro a maio de 1996, caracterizando um ciclo reprodutivo heterogeneamente contínuo.

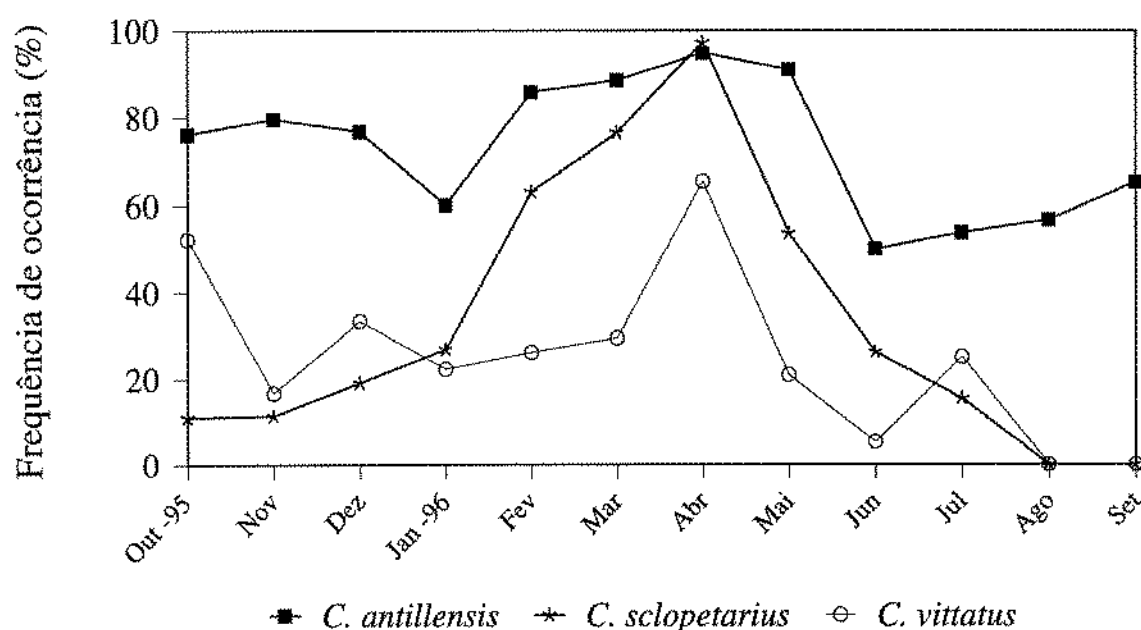


FIGURA 2.5. Ciclos reprodutivos (frequências de fêmeas ovadas com relação às maduras) das três espécies de ermitões estudadas. (Obs: dados referentes aos transectos e às amostragens complementares)

DISCUSSÃO

As três espécies de ermitões apresentaram distribuições de frequência de tamanho diferentes entre si. Entretanto, como relatado por Hazlett (1966), houve uma maior sobreposição de tamanhos entre *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, que entre estas duas espécies

e *C. antillensis*. Os maiores indivíduos de *C. antillensis* apresentaram tamanhos similares apenas com os menores indivíduos de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* (Figura 2.1). Estas sobreposições de tamanho são um indício de que estes indivíduos utilizam, ou necessitam de conchas com características semelhantes, fato que pode sujeitá-los a uma situação de competição se estas conchas forem escassas ou de baixa qualidade.

Os indivíduos destas três populações de ermitões apresentaram dimorfismo sexual, com machos sendo maiores que as fêmeas ovadas e não ovadas. Esta situação está associada a um crescimento diferencial entre machos e fêmeas (Markham 1968, Bertness 1981d, Asakura 1992). Asakura (1992) sugere também que o menor crescimento das fêmeas em relação aos machos seria uma consequência da utilização de conchas pequenas e do maior gasto de energia em reprodução por parte das fêmeas com relação aos machos. Neste sentido, estas diferenças em tamanho entre machos e fêmeas podem levar a uma segregação no uso de conchas de gastrópodes, o que certamente reduziria a competição intraespecífica. Como pode ser visto no Capítulo 3, fêmeas de *C. antillensis* utilizam basicamente conchas de *Cerithium atratum*, enquanto que machos utilizam conchas de *C. atratum*, *Chicoreus* (= *Siratus*) *senegalensis*, *Stramonita* (= *Thais*) *haemastoma* e *Leucozonia nassa* em proporções semelhantes.

O dimorfismo sexual dos ermitões também está relacionado com a teoria de seleção sexual (Alexander *et al.* 1979, Shine 1979, Bertness 1981a, Carothers 1984). Nesta, machos grandes apresentam um maior sucesso na cópula, ou seja, tendem a vencer disputas por fêmeas quando comparados a machos pequenos (Asakura 1987, Abrams 1988, Harvey 1990), exceto quando estes ocupam conchas inadequadas (Hazlett 1989, Hazlett e Baron 1989).

Segundo Brossi-Garcia (1987 e 1988), o primeiro estágio após a metamorfose da larva megalopa de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* apresenta comprimento do escudo cefalotorácico com cerca de 1mm. Não há informações sobre *C. antillensis*, entretanto o tamanho dos jovens desta espécie deve ser inferior ao das outras duas. Entretanto, estes tamanhos são inferiores aos tamanhos dos menores indivíduos coletados para *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* (classes: 1,25mm, 4,25mm e 3,25mm, respectivamente), indicando que indivíduos pequenos destas espécies não ocorreram na área amostrada. Além disso, as distribuições de tamanho para as três espécies de ermitões ao longo do ano (Figuras 2.2, 2.3 e 2.4) não evidenciaram a entrada de jovens e de indivíduos pequenos nestas populações. Esta provável segregação de habitats entre jovens

e/ou indivíduos pequenos e adultos foi também verificada por Reese (1968) e Asakura e Kikuchi (1984). Esta situação pode estar relacionada à baixa disponibilidade de conchas pequenas nesta área, visto que as conchas dos gastrópodes vivos coletados não apresentaram dimensões equivalentes ao tamanho destes indivíduos jovens. Desta forma, o conceito de berçário (Reese 1968) poderia ser aplicado a estas espécies de ermitões. Os jovens e os pequenos indivíduos maduros viveriam em um habitat onde houvesse disponibilidade de conchas pequenas deslocando-se depois para áreas onde vivem os adultos, onde, eventualmente, há uma disponibilidade de conchas maiores ou de diferentes espécies de gastrópodes.

Segundo Wenner (1972), razões sexuais desviadas de 1:1 são amplamente difundidas entre os crustáceos. Entre os ermitões, as fêmeas tendem a ser mais abundantes que os machos (Ameyaw-Akumfi 1975, Gherardi 1991, Asakura 1992, Negreiros-Fransozo e Fransozo 1992, Imazu e Asakura 1994). Esta situação poderia ser propiciada por inúmeros fatores, dentre eles uma taxa de mortalidade diferencial entre machos e fêmeas, ou uma maior mobilidade dos machos causando uma maior dispersão. Entretanto, explicações plausíveis só serão possíveis caso haja uma definição sobre o modo de determinação do sexo dos indivíduos destas espécies, ou seja, se o sexo observado (macho ou fêmea) é determinado geneticamente ou pelo ambiente (funcionamento da glândula androgênica).

A presença de indivíduos intersexo, de tamanho intermediário ao de fêmeas e machos, e a concentração de fêmeas nas menores classes de tamanho e de machos nas maiores indica, segundo Wenner (1972), que possa haver hermafroditismo sequencial nestas três espécies de ermitões. Segundo este autor, estes exemplos poderiam ser classificados como casos de protoginia. Isto seria possível caso os indivíduos destas espécies alcançassem a maturidade sexual antes do funcionamento da glândula androgênica (Charniaux-Cotton 1965).

Por outro lado, Charnov (1982) indica que a protandria, ao invés da protoginia, predomina entre os crustáceos. Para entender melhor como a protandria poderia ocorrer entre os ermitões, é preciso primeiro fornecer algumas informações. O favorecimento da reversão de sexo pela seleção natural ocorre quando o sucesso reprodutivo de um indivíduo como macho ou fêmea é fortemente relacionado com a idade ou tamanho (Ghiselin 1969), sendo conhecido como “modelo da vantagem do tamanho” (Charnov 1982). Segundo Hazlett (1989), há uma proporcionalidade entre o tamanho de machos e fêmeas que

conseguem copular. Desta forma, os menores machos destas populações poderiam não ter sucesso reprodutivo pois as fêmeas, cujo tamanho, que de acordo com esta proporcionalidade, seria apropriado para uma cópula bem sucedida, são imaturas ou ausentes da população. Segundo a teoria acima apresentada, a seleção natural favoreceria machos nesta situação a reverterem seu sexo, provavelmente pela atrofia da glândula androgênica (Charniaux-Cotton 1965). Desta forma, estes indivíduos hermafroditas poderiam ter um sucesso reprodutivo como um indivíduo fêmea, produzindo oogônias ao invés de espermatogônias.

Para uma compreensão melhor do que ocorre com estas três espécies de ermitões seria necessário uma investigação mais aprofundada do potencial reprodutivo de cada sexo e de cada classe de tamanho ou idade e dos seus mecanismos de determinação de sexo. Além disso, é necessário estabelecer a relação de proporcionalidade de tamanho entre machos e fêmeas, que efetivamente copulam, para estas espécies de ermitões.

Analisando-se os ciclos reprodutivos destas espécies verifica-se que o de *C. antillensis* é muito diferente dos de *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. *Clibanarius antillensis* apresentou alta atividade reprodutiva ao longo de todo o ano, enquanto que *C. sclopetarius* e *C. vittatus* apresentaram um ciclo reprodutivo com variações temporais com picos de atividade reprodutiva nos meses de março, abril e maio e nenhuma fêmea ovada nos meses de agosto e setembro. Estações reprodutivas extensas podem indicar que os indivíduos de uma espécie estão produzindo muitas desovas sucessivas ao longo do ano, visto que as fêmeas podem produzir uma ou duas desovas em cada estação reprodutiva (Elwood e Stewart 1987, Lancaster 1990, Asakura 1992), ou que a população está se reproduzindo assincronicamente (Giese 1959).

Para uma comparação dos períodos reprodutivos de algumas espécies de ermitões em diferentes localidades foi confeccionada a Tabela 2.5, a qual foi baseada em Asakura e Kikuchi (1984). Como pode ser visto, dentre os exemplos acima apresentados pode-se destacar que os ermitões apresentam períodos reprodutivos contínuos ou sazonais, os quais não possuem uma relação muito evidente com a latitude ou com níveis taxonômicos (família e gênero). Variações com relação ao período de maior atividade reprodutiva entre populações podem ser constadas para *P. geminus*, *P. lanuginosus*, *C. virescens*, e *C. vittatus*.

As diferenças nos períodos reprodutivos entre populações consistem geralmente de pequenas variações na duração do período de alta atividade reprodutiva. Não ocorreram

alterações bruscas ao ponto de uma população apresentar reprodução contínua e outra apresentar reprodução sazonal, embora esta situação possa ser prevista pela teoria de Bertness (1981d) sobre a influência da adequação das conchas na atividade reprodutiva dos ermitões. No entanto, estas pequenas alterações verificadas podem, segundo Giese (1959) estar relacionadas a adaptações a condições ambientais locais presentes em cada ambiente. De qualquer forma, constata-se que o padrão reprodutivo de uma espécie deve ter uma origem genética, embora possa ser modelado pelo ambiente.

Segundo Reese (1968), uma alta atividade reprodutiva pode ser causada por adaptações a condições locais como, por exemplo, conchas inadequadas (Carlson e Ebersole 1995, Bertness 1981a, Lancaster 1990) ou grande aporte de alimento (Bertness 1981a). Por outro lado, Reese (1968) sugere que a alta atividade reprodutiva de uma espécie pode levar outras espécies simpátricas a alterarem seus padrões reprodutivos, provavelmente devido à competição entre larvas planctônicas e entre jovens recém recrutados. Entretanto, este não parece ser o caso destas três espécies de ermitões pois há grande sobreposição nos seus picos de atividade reprodutiva. Supondo-se que as três espécies apresentem períodos de incubação e de duração da fase larval semelhantes, os seus estabelecimentos ocorrerão ao mesmo tempo. Assim, se o estabelecimento ocorrer numa situação de simpatria, os jovens deverão apresentar comportamentos diferentes para evitar a competição. Estudos comportamentais com larvas e jovens recém estabelecidos destas três espécies de ermitões, enfocando a seleção de substrato e de conchas, bem como as tolerâncias ao estresse térmico e à dessecação, poderiam explicar seus padrões de distribuição.

Outras informações básicas sobre a reprodução ainda faltam para estas espécies de ermitões. A primeira delas refere-se ao período de incubação dos ovos, o qual pode ser de 36 a 51 dias para *Pagurus bernhardus* (Lancaster 1990) de 10 a 15 dias para *Clibanarius albidigitus* (Bertness 1981a). Outra questão refere-se a quantas desovas uma fêmea pode produzir num ano (*C. antillensis*) ou numa estação reprodutiva (*C. sclopetarius* e *C. vittatus*), dado que várias fêmeas ovadas apresentavam ovócitos bem desenvolvidos no seus ovários. Por outro lado, Hazlett (1966) indicou que a cópula em ermitões ocorre após a muda da fêmea, o que levanta a questão sobre a relação entre a periodicidade de mudas e a de desovas, ou seja, se as fêmeas produzem uma ou mais desovas em cada ciclo de muda. Além disso, não há um consenso sobre o número de desovas que uma fêmea pode produzir tendo copulado apenas uma vez, ou seja, se há armazenamento de espermatozóides ou não.

TABELA 2.5
Padrões reprodutivos de algumas espécies de ermitões.

Espécie	Padão Reprodutivo	Pico Reprodutivo	Local	Autor
<i>Calcinus laevimanus</i>	contínuo	Mai-Ago	Kaneohe, Hawaii (21°N)	Reese (1968)
<i>Calcinus latens</i>	contínuo	Fev- Mar, Ago	Kaneohe, Hawaii (21°N)	Reese (1968)
<i>Calcinus obscurus</i>	sazonal		Ilha Flamenco, Panamá (8°N)	Bertness (1981a)
<i>Calcinus tibicen</i>	sazonal	Abr-Jun	Barbados, Índia (13°N)	Lewis (1960)
<i>Clibanarius albidigitus</i>	sazonal	Nov-Fev	Ilha Flamenco, Panamá (8°N)	Bertness (1981a)
<i>Clibanarius antillensis</i>	contínuo	Fev-Mai	São Sebastião, Brasil (23°S)	Presente estudo
<i>Clibanarius chapini</i>	contínuo	Jan-Out	Tengpobo, Ghana (6°N)	Ameyaw-Akumfi (1975)
<i>Clibanarius sclopetarius</i>	sazonal	Fev-Mai	São Sebastião, Brasil (23°S)	Presente estudo
<i>Clibanarius senegalensis</i>	contínuo	Set-Dez, Jan-Abr	Tengpobo, Ghana (6°N)	Ameyaw-Akumfi (1975)
<i>Clibanarius tricolor</i>	sazonal	Abr-Jun	Barbados, Índia (13°N)	Lewis (1960)
<i>Clibanarius virescens</i>	sazonal	Mai-Jun	Tokara, Japão (29°N)	Miyake (1956)
<i>Clibanarius virescens</i>	sazonal	Jul-Set	Kominato, Japão (35°N)	Imazu e Asakura (1994)
<i>Clibanarius vittatus</i>	sazonal	Mai-Ago	Texas, USA (29°N)	Fotheringham (1975)
<i>Clibanarius vittatus</i>	sazonal	Abr, Out	São Sebastião, Brasil (23°S)	Presente estudo
<i>Clibanarius vittatus</i>	sazonal	Abr-Set	Flórida, USA (27°N)	Lowery e Nelson (1988)
<i>Clibanarius zebra</i>	contínuo	Fev. Abr, Ago	Kaneohe, Hawaii (21°N)	Reese (1968)
<i>Diogenes nitidimanus</i>	sazonal	Abr-Nov	Amakuse, Japão (32°N)	Asakura e Kikuchi (1984)
<i>Paguristes tortugae</i>	contínuo	Todo o ano	São Sebastião, Brasil (23°S)	Gandolfi (1996)
<i>Pagurus berhardus</i>	sazonal	Nov-Mai	Penzance, Inglaterra (50°N)	Lancaster (1990)
<i>Pagurus brevidactylus</i>	contínuo	Todo o ano	São Sebastião, Brasil (23°S)	Gandolfi (1996)
<i>Pagurus dubius</i>	sazonal	Out-Mar	Amakuse, Japão (32°N)	Kikuchi (1962)
<i>Pagurus geminus</i>	sazonal	Jan-Abr	Baía Sagami, Japão (35°N)	Kurata (1968)
<i>Pagurus geminus</i>	sazonal	Jan-Jun	Kominato, Japão (35°N)	Imazu e Asakura (1994)
<i>Pagurus lanuginosus</i>	sazonal	Nov-Mar	Baía Sagami, Japão (35°N)	Miyake (1978)
<i>Pagurus lanuginosus</i>	sazonal	Jan-Abr	Kominato, Japão (35°N)	Imazu e Asakura (1994)
<i>Pagurus longicarpus</i>	sazonal	Out-Abr	Flórida, USA (28°N)	Wilber (1989)
<i>Pagurus sp.</i>	contínuo		Ilha Flamenco, Panamá (8°N)	Bertness (1981a)

Utilização de Conchas

INTRODUÇÃO

As conchas de gastrópodes são consideradas um recurso limitante para os ermitões (Provenzano 1960, Reese 1969, Vance 1972a, Spight 1977). Segundo Grant e Ulmer (1974) e Conover (1978), os ermitões selecionam conchas de acordo com a espécie (tipo de concha) e características associadas com a forma, incrustações, dimensões (volume interno, comprimento e abertura) e com o peso destas. Os padrões de utilização de conchas observados na natureza são influenciados pelas preferências dos ermitões e pela disponibilidade de conchas na área (Reese 1962 e 1963, Orians e King 1964). Segundo Bertness (1980), diferenças entre espécies de ermitões quanto ao uso de conchas de gastrópodes podem ser atribuídas às preferências por certos tipos de conchas, a diferenças no tamanho dos indivíduos entre as espécies de ermitões, aos ambientes ocupados por eles e às habilidades destes em adquirir conchas em disputas (competição por interferência) ou através de procura no ambiente (competição por exploração).

A disponibilidade de conchas pode ser definida como sendo a quantidade de conchas que realmente podem vir a ser utilizadas pelos ermitões. Bertness (1980) pondera que a disponibilidade de conchas é uma função da abundância relativa de diferentes gastrópodes, das taxas de mortalidade de cada espécie de gastrópode, da causa da mortalidade dos gastrópodes e da arquitetura e tamanho destas conchas. Além disso, a disponibilidade de conchas pode ser reduzida se estas vierem a ser enterradas no substrato (Bertness 1980) ou retiradas da área pela ação das ondas (Bertness 1980, Hazlett 1981) ou pela emigração de ermitões (Hazlett 1981). A presença de espécies competidoras também afeta a disponibilidade de conchas, principalmente para as espécies de ermitões competitivamente subordinadas (Reese 1969, Bertness 1981c).

Experimentos de seleção de conchas são importantes na avaliação da partilha de recursos em populações naturais e na compreensão dos padrões de ocupação de conchas na natureza (Kellogg 1976, Gherardi 1990, Bertness 1981d).

Neste capítulo pretendeu-se avaliar os padrões de utilização de conchas na natureza pelas três espécies de ermitões, comparando-os entre si, entre os sexos e classes reprodutivas, entre ermitões de diferentes tamanhos e com a disponibilidade de conchas no ambiente. Experimentos de seleção de conchas foram realizados para avaliar as preferências das espécies de ermitões estudadas por conchas de diferentes espécies e dimensões. No geral, pretendeu-se verificar se os ermitões estão partilhando conchas na natureza e se esta partilha pode ser explicada pelas preferências destas espécies ou pela disponibilidade de conchas no campo.

MATERIAL E MÉTODOS

UTILIZAÇÃO DE CONCHAS

Os gastrópodes e as conchas utilizadas pelos ermitões foram identificados segundo Abbott (1974) e Rios (1994). As conchas ocupadas pelos ermitões foram medidas quanto ao seu comprimento e abertura com paquímetro de 0,05 mm de precisão. A pesagem das conchas foi realizada em balança de precisão (0,0001g) após secagem em estufa a 120°C por 24 horas.

Com a identificação das conchas dos gastrópodes e das utilizadas pelos ermitões, utilizou-se o teste G (Zar 1984) para comparar os padrões de ocupação de conchas entre as três espécies de ermitões, entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas e entre indivíduos de diferentes tamanhos (P, M e G, Tabela 2.1). A comparação da utilização de conchas pelos ermitões com a disponibilidade destas na área de estudo (abundância de gastrópodes vivos) também foi feita com o teste G. O tamanho dos ermitões foi relacionado com os parâmetros das conchas mais utilizadas em análises de regressão. Transformações logarítmicas destes parâmetros foram realizadas quando necessário. Análises de resíduos destas regressões avaliaram a homocedasticidade e a normalidade das variáveis relacionadas. Comparações entre os ajustes obtidos foram realizadas com análises de covariância. O comprimento, a abertura e o peso das conchas mais utilizadas foram comparados entre as três espécies de ermitões e entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas com análises de variância (ANOVA) e teste de Tukey (Zar 1984) para comparação de médias "a posteriori". A correlação de Pearson (Zar 1984) foi utilizada para relacionar os parâmetros das conchas mais utilizadas pelos ermitões entre si.

SELEÇÃO DE CONCHAS

As preferências das três espécies de ermitões por conchas foram avaliadas com experimentos de seleção de conchas. Nestes experimentos foram testadas as preferências das três espécies de ermitões pelas conchas mais utilizadas por elas na natureza.

Cerca de 40 indivíduos de cada espécie de ermitão foram mantidos em tanques com água do mar corrente (salinidade: 35 ‰; temperatura 24-25^o C). O suprimento de conchas para *C. antillensis* foi de 1050 conchas, enquanto que para *C. sclopetarius* e *C. vittatus* este foi de 315 conchas para cada espécie (conchas grandes são mais difíceis de se obter). As dimensões destas conchas cobriram totalmente a amplitude de variação do tamanho dos indivíduos utilizados nestes experimentos. Após um período de dois dias os ermitões foram retirados das conchas que selecionaram e foram medidos. As conchas utilizadas foram registradas e pesadas após secagem em estufa a 120^oC por 24 horas.

A relação entre o comprimento do escudo cefalotorácico e o peso das conchas utilizadas pelos ermitões foi avaliado com análises de regressão. O teste G (Zar 1984) foi utilizado para comparar os padrões de seleção de conchas verificados nos experimentos entre as três espécies e também com os padrões de utilização de conchas na natureza.

RESULTADOS

UTILIZAÇÃO DE CONCHAS

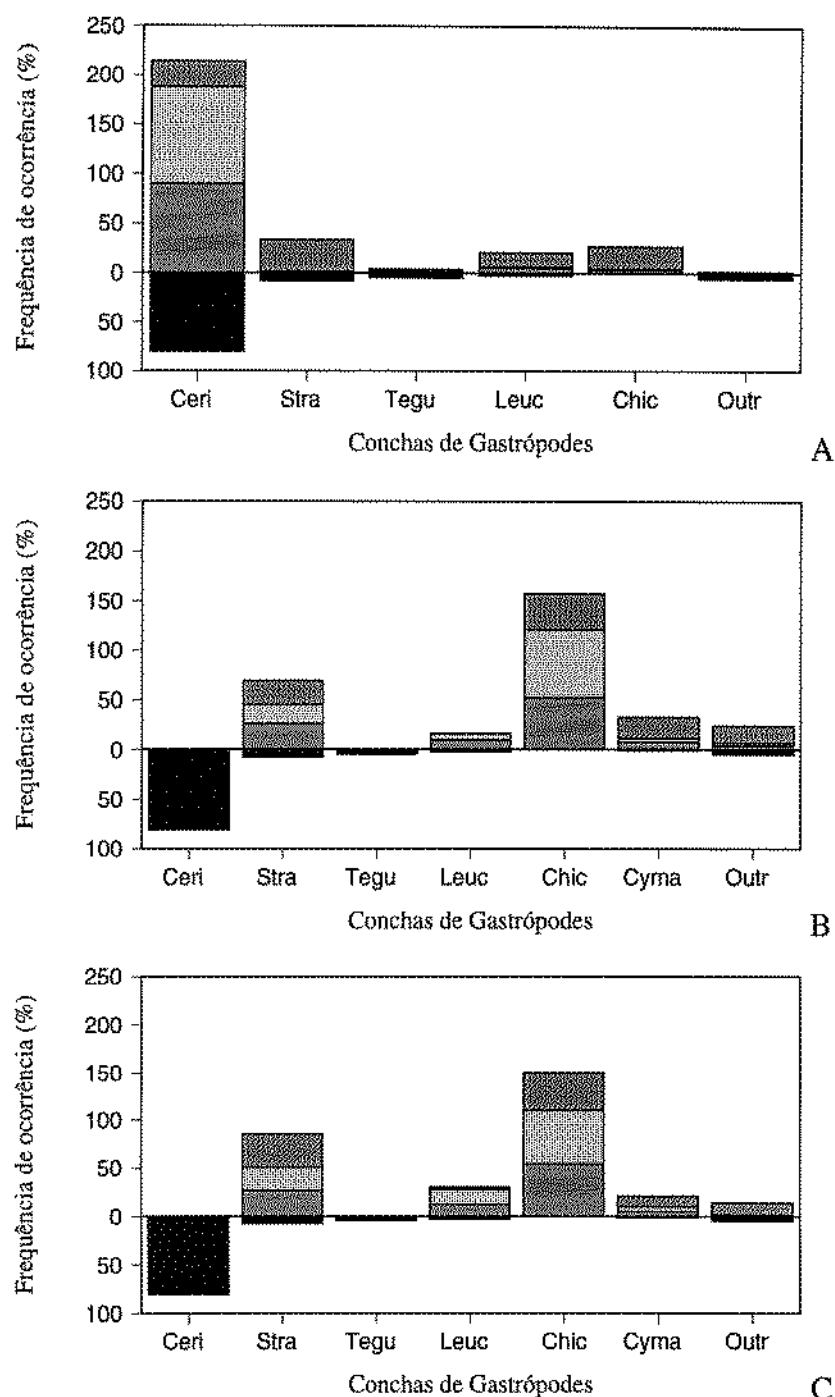
As três espécies apresentaram padrões diferentes de utilização de conchas de gastrópodes (Apêndice II). *Clibanarius antillensis* ocupou conchas de gastrópodes em diferentes proporções que *C. sclopetarius* ($G=581,90$; $gl=6$; $p<0,001$) e *C. vittatus* ($G=887,74$; $gl=5$; $p<0,001$). O mesmo ocorreu entre *C. sclopetarius* e *C. vittatus* ($G=37,08$; $gl=5$; $p<0,001$). As conchas menos utilizadas foram agrupadas em uma única categoria para o cálculo de teste G. *Clibanarius antillensis* utilizou basicamente conchas de *Cerithium atratum* (Born 1778), enquanto que *C. sclopetarius* e *C. vittatus* utilizaram frequentemente conchas de *Chicoreus* (= *Siratus*) *senegalensis* (Gmelin 1790), *Stramonita* (= *Thais*) *haemastoma* (Linnaeus 1767), *Leucozonia nassa* (Gmelin 1791) e *Cymatium partenopeum* (von Salis 1793). A sobreposição no uso de conchas foi maior entre *C. sclopetarius* e *C. vittatus* (Porcentagem de Similaridade, 79,96%) que entre estas espécies e *C. antillensis* (31,58% e 31,82%, respectivamente).

A utilização de conchas por *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* não acompanha a disponibilidade (Figura 3.1) destas na área estudada ($G=185,19$; $gl=7$; $p<0,001$; $G=1076,52$; $gl=7$; $p<0,001$; $G=1301,99$; $gl=7$; $p<0,001$, respectivamente). *Clibanarius antillensis* utilizou principalmente conchas do gastrópode mais disponível na área (*C. atratum*), mas também utilizou frequentemente conchas pouco disponíveis. Por outro lado, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* utilizaram apenas conchas pouco disponíveis nesta área.

Houve diferenças nas proporções das conchas utilizadas por machos, fêmeas não ovadas e fêmeas ovadas de *C. antillensis* ($G=1665,72$; $gl=8$; $p<0,001$). As fêmeas ovadas e não ovadas de *C. antillensis* utilizaram principalmente conchas de *C. atratum* enquanto que os machos utilizaram conchas de *C. atratum*, *S. haemastoma*, *L. nassa* e *C. senegalensis* em proporções semelhantes (Figura 3.1). Os machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* utilizaram conchas das mesmas espécies de gastrópodes, porém também em diferentes proporções ($G=64,92$; $gl=8$; $p<0,001$; $G=58,54$; $gl=8$; $p<0,001$, respectivamente).

Também foi constatada uma variação no peso das conchas utilizadas por machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* (ANOVA, $F=207,075$, $gl=2$, $p<0,001$; $F=31,856$, $gl=2$, $p<0,001$; $F=28,983$, $gl=2$, $p<0,001$, respectivamente). As fêmeas ovadas e não ovadas utilizaram conchas com pesos semelhantes (*C. antillensis*: $1,620 \pm 0,903g$ e $1,785 \pm 1,095g$, respectivamente, Tukey, $p=0,773$; *C. sclopetarius*: $13,185 \pm 3,734g$ e $12,426 \pm 3,710g$, respectivamente, $p=0,437$; *C. vittatus*: $10,920 \pm 2,884g$ e $12,074 \pm 3,981g$, respectivamente, $p=0,098$), porém menores que o peso das conchas ocupadas pelos machos (*C. antillensis*: $5,378 \pm 3,281g$; *C. sclopetarius*: $17,621 \pm 6,605g$; *C. vittatus*: $14,885 \pm 4,624g$ e $12,074 \pm 3,981g$, Tukey, $p<0,001$ para todas as comparações).

Em conchas de *C. atratum*, 75,67% das fêmeas de *C. antillensis* estavam ovadas. As conchas das quatro espécies de gastrópodes mais utilizadas por *C. sclopetarius* e *C. vittatus* apresentaram de 22 a 30% de fêmeas ovadas, exceto pelo fato de 43,21% das fêmeas de *C. sclopetarius* em conchas de *C. senegalensis* estarem ovadas. Estes resultados indicam que há uma forte relação entre altas frequências de fêmeas ovadas de *C. antillensis* e de *C. sclopetarius* quando estes ermitões ocupam conchas de *C. atratum* e *C. senegalensis*, respectivamente.



■ Disponibilidade ■ Fêmeas não ovadas ■ Fêmeas ovadas ■ Machos

FIGURA 3.1. Relação entre a disponibilidade de conchas de gastrópodes e a sua utilização por machos, fêmeas não ovadas e fêmeas ovadas de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C). Leg.: Ceri, *C. atratum*; Stra, *S. haemastoma*; Tegu, *T. viridula*; Leuc, *L. nassa*; Chic, *C. senegalensis*; Cyma, *C. partenopeum*; Outr, Outros.

Houve variação no comprimento, na abertura e no peso das conchas de *C. senegalensis*, *S. haemastoma* e *L. nassa* utilizadas pelas três espécies de ermitões (Tabela 3.1). *Clibanarius antillensis* utilizou conchas com comprimento, abertura e peso destas 3 espécies de gastrópodes menores que *C. sclopetarius* (Tukey, $p < 0,001$ para todas as comparações) e que *C. vittatus* (Tukey, $p < 0,001$ para todas as comparações). *Clibanarius sclopetarius* e *C. vittatus* apresentaram sobreposição em todos os parâmetros das conchas de *C. senegalensis* e de *L. nassa* utilizadas (Tukey, comprimento: $p = 0,906$ e $p = 0,888$, respectivamente; abertura: $p = 0,130$ e $p = 0,940$, respectivamente; peso: $p = 0,596$ e $p = 0,901$, respectivamente). As conchas com maiores comprimento, abertura e peso de *S. haemastoma* foram utilizadas por *C. sclopetarius* quando comparadas a *C. vittatus* (Tukey, $p = 0,005$, $p = 0,010$ e $p = 0,002$, respectivamente). *Clibanarius sclopetarius* também utilizou conchas de *C. partenopeum* com maior comprimento e abertura que *C. vittatus* (Tabela 3.1), embora o peso das conchas desta espécie não tenha diferido entre estas duas espécies de ermitões.

As diferenças nos padrões de utilização de tipos e dimensões de conchas entre as três espécies de ermitões e entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de cada espécie parecem estar relacionadas com o tamanho dos ermitões. Análises de variância mostram que o tamanho dos indivíduos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* variou em função da concha utilizada (ANOVA, $F = 382,795$; $gl = 3$; $p < 0,001$, $F = 14,833$; $gl = 3$; $p < 0,001$, $F = 15,705$; $gl = 3$; $p < 0,001$, respectivamente). Conchas de *S. haemastoma* e de *L. nassa* foram utilizadas por indivíduos de *C. antillensis* de tamanhos semelhantes (Tukey, $p = 0,069$), as quais, juntamente com conchas de *C. senegalensis*, abrigaram indivíduos relativamente maiores que conchas de *C. atratum* (Tukey, $p < 0,001$ para as três comparações) (Figura 3.2).

Conchas de *C. partenopeum* foram ocupadas pelos maiores indivíduos de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* que conchas de *L. nassa*, *C. senegalensis* e *S. haemastoma* (Tukey, *C. sclopetarius*: $p < 0,001$ para todas as comparações; *C. vittatus*: $p < 0,001$ para todas as comparações). Conchas de *S. haemastoma* e *C. senegalensis* abrigaram indivíduos de tamanhos semelhantes destas duas espécies de ermitões (Tukey, $p = 0,891$ e $p = 0,556$, respectivamente), porém superiores ao dos indivíduos abrigados por conchas de *L. nassa* (Tukey, *C. sclopetarius*: $p = 0,001$ e $p = 0,001$, respectivamente; *C. vittatus*: $p < 0,001$ para ambas as comparações).

Para uma melhor visualização das diferenças nos padrões de utilização de conchas entre ermitões de diferentes tamanhos, comparou-se as conchas utilizadas por ermitões P, M e G (Tabela 2.1) das três espécies de ermitões (Figura 3.3).

TABELA 3.1

Análise de variância (ANOVA), média (X) e desvio padrão (DP) do comprimento (mm), abertura (mm) e peso (g) das conchas mais utilizadas por *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

Gastrópode	<i>C. antillensis</i>			<i>C. sclopetarius</i>			<i>C. vittatus</i>			F	gl	p
	N	X	DP	N	X	DP	N	X	DP			
<i>Chicoreus senegalensis</i>												
Comprimento	56	43,738	5,910	163	54,229	5,926	208	53,960	6,214	70,771	2	<0,001
Abertura	55	13,747	2,081	163	16,649	2,565	207	16,179	2,182	32,717	2	<0,001
Peso	52	7,963	3,081	166	14,127	4,628	225	13,808	4,774	37,854	2	<0,001
<i>Stramonita haemastoma</i>												
Comprimento	69	35,414	5,165	62	46,581	5,003	122	43,973	5,592	83,324	2	<0,001
Abertura	69	23,383	3,035	65	30,825	3,734	120	29,311	3,387	95,487	2	<0,001
Peso	85	6,178	2,433	84	13,472	4,808	124	11,526	3,526	77,774	2	<0,001
<i>Leucozonia nassa</i>												
Comprimento	44	37,638	5,690	15	49,550	4,457	33	48,802	4,676	56,113	2	<0,001
Abertura	43	22,497	3,624	15	28,383	2,821	33	28,026	3,353	31,107	2	<0,001
Peso	45	5,704	2,475	24	12,610	2,678	42	12,032	2,787	71,519	2	<0,001
<i>Cymatium partenopeum</i>												
Comprimento	*			30	60,808	14,038	30	54,444	6,324	5,126	1	0,027
Abertura	*			28	25,625	7,713	27	21,459	3,143	6,786	1	0,012
Peso	*			28	14,749	8,195	25	12,627	3,731	1,649	1	ns
<i>Cerithium atratum</i>												
Comprimento	444	28,113	3,016									
Abertura	442	11,210	1,380									
Peso	421	1,559	0,563									

* Apresentou apenas duas observações e não foi utilizado no cálculo da análise de variância.

As três espécies de ermitões apresentaram diferenças no uso de conchas entre indivíduos de diferentes tamanhos (*C. antillensis*: $G=420,12$, $gl=8$, $p<0,001$; *C. sclopetarius*: $G=56,54$, $gl=10$, $p<0,001$; *C. vittatus*: $G=74,32$, $gl=8$, $p<0,001$). Estas diferenças foram mais evidentes para *C. antillensis* dado à baixa similaridade no uso de conchas entre indivíduos P e G (Porcentagem de similaridade, 2,93%). As similaridades entre indivíduos P e M e entre M e G foram maiores (68,69% e 38,29%, respectivamente). Nas outras duas espécies de ermitões a diferença no uso de conchas entre as classes de

tamanho foi menor, variando de 24% a 63%, com indivíduos P e M utilizando conchas de *C. senegalensis* em maiores proporções que indivíduos G. Estes indivíduos G utilizaram relativamente mais conchas de *C. partenopeum* que os indivíduos P e M. Conchas de *S. haemastoma* são utilizadas em proporções semelhantes nas três classes de tamanho, enquanto que *L. nassa* foi um recurso utilizado apenas pelos menores indivíduos (P e M).

Como o peso das conchas é uma variável que pode ser comparada entre conchas independentemente da espécie de gastrópode a qual pertencem (ver adiante), ele foi utilizado para comparar a relação existente entre o tamanho dos machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas das três espécies de ermitões e as conchas dos gastrópodes mais utilizados. Para isto foram realizadas regressões lineares entre o logarítmo (base 10) do comprimento do escudo cefalotorácico dos ermitões e o logarítmo do peso das conchas utilizadas (Tabela 3.2). Todas as regressões mostraram uma relação positiva e significativa entre as duas variáveis em questão, ou seja, indivíduos grandes tendem a ocupar conchas mais pesadas das espécies de gastrópodes mais utilizadas no campo que indivíduos pequenos. As análises de resíduos não contestaram a normalidade nem a homocedasticidade das variáveis utilizadas.

Observando-se os coeficientes de determinação (R^2) na Tabela 3.2 pode-se verificar que a maioria foi inferior a 0,5, indicando, segundo Scully (1983), que estas conchas estariam inadequadas a estes ermitões em sua maioria. Pode-se afirmar que há ermitões grandes utilizando conchas relativamente leves e ermitões pequenos utilizando conchas relativamente pesadas.

Comparando-se as equações das retas de regressão entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas das três espécies de ermitão (Tabela 3.3), pode-se constatar que todos os ajustes apresentaram inclinações homogêneas, paralelas (valores referentes ao fator “interação”) e a mesma elevação (valores referentes ao fator “sexo”). Isto significa que estes ajustes (retas) descrevem as mesmas relações entre o logarítmo do comprimento do escudo cefalotorácico e o logarítmo do peso das conchas independentemente do sexo dos indivíduos, ou seja, machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas apresentam o mesmo padrão de ocupação de conchas quando o peso destas é levado em conta. Para esta análise considerou-se um nível de significância $\alpha=0,001$ devido ao ruído gerado pelos baixos coeficientes de determinação para as retas obtidas.

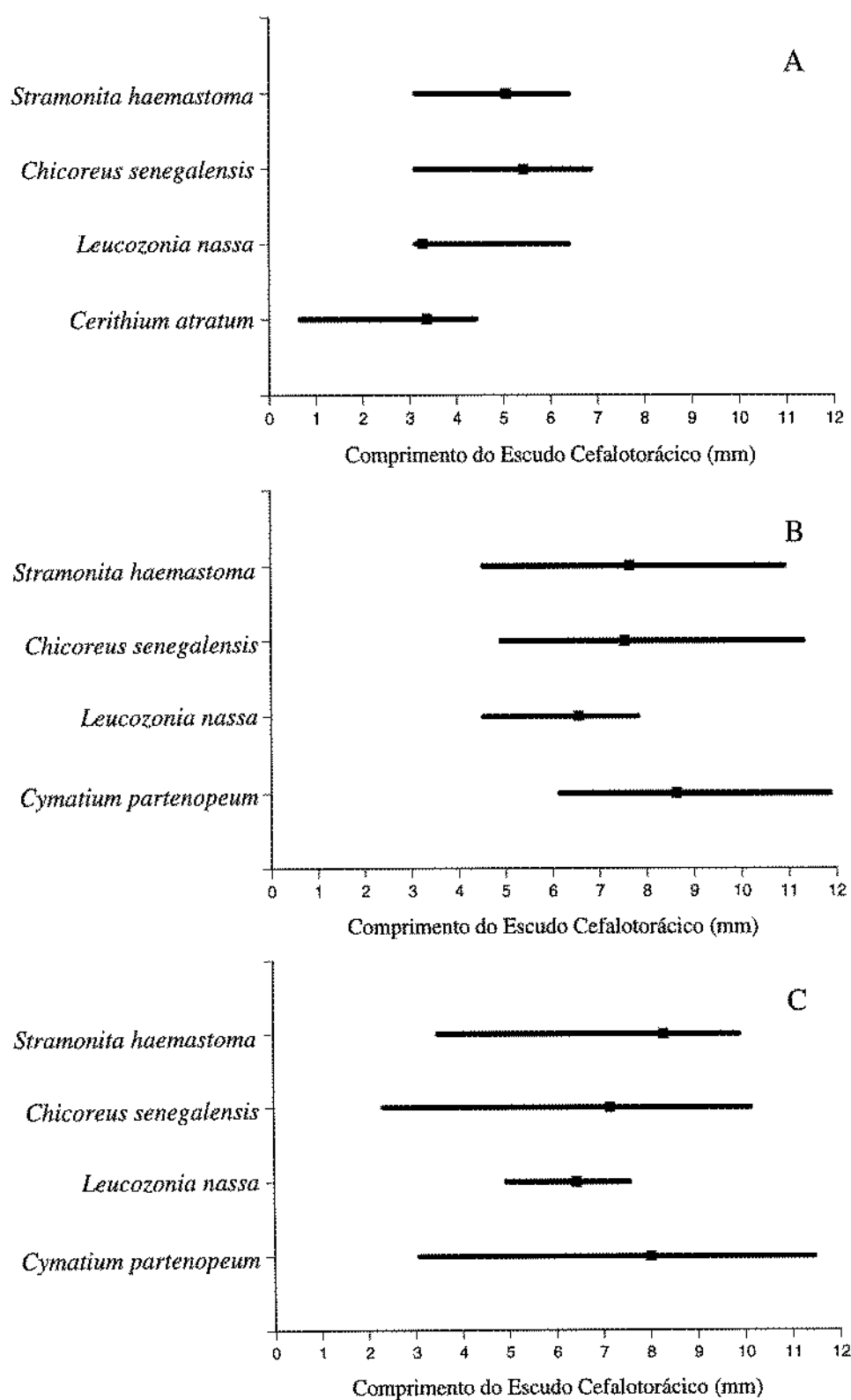


FIGURA 3.2. Relação entre a média (■) e a amplitude de variação do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C) para as conchas das espécies de gastrópodes mais utilizadas.

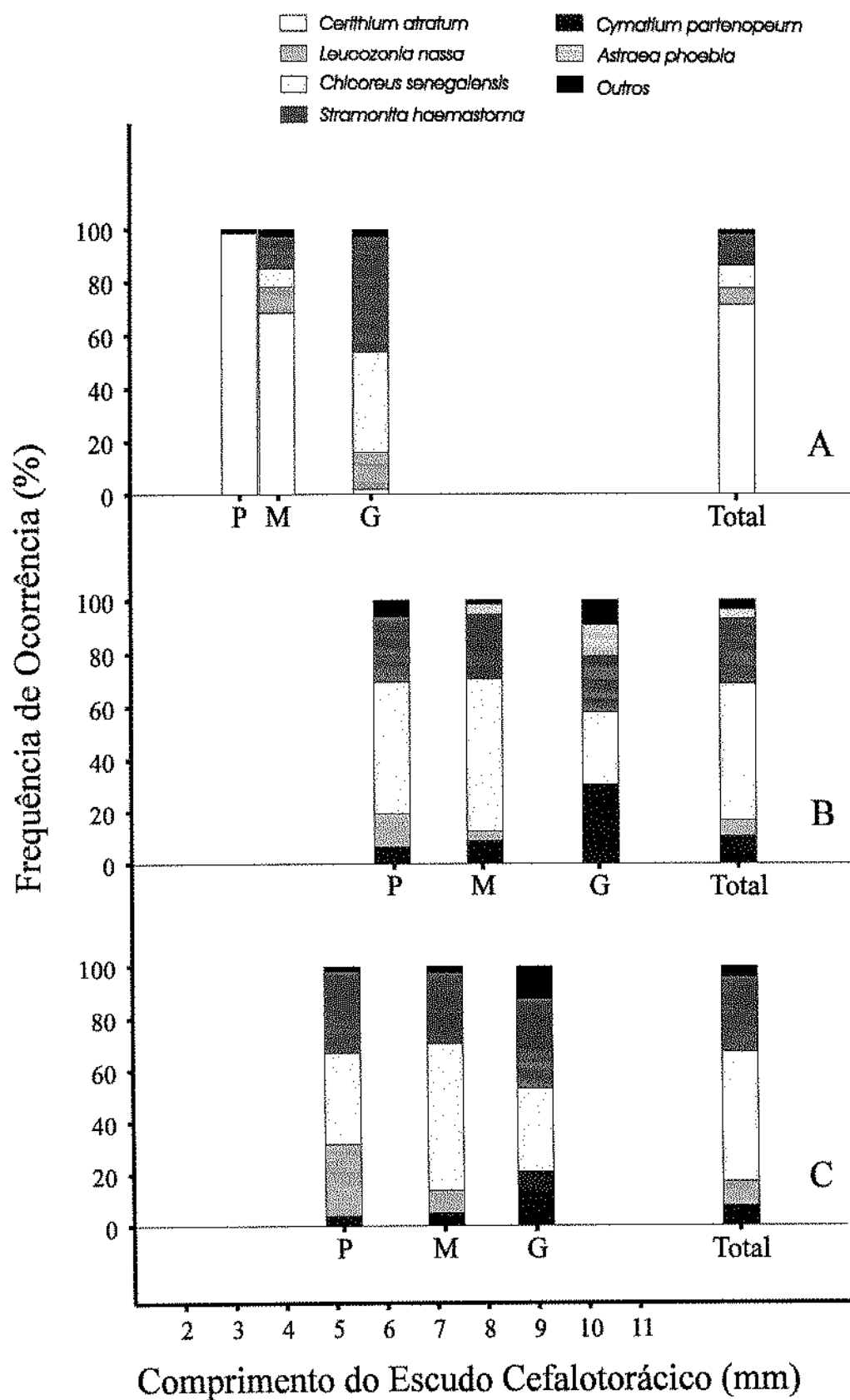


FIGURA 3.3. Utilização de conchas em função do tamanho relativo (P, M e G) de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C).

Comparando-se os ajustes obtidos entre as três espécies de ermitões constatou-se que estas retas apresentam inclinações e elevações diferentes (Tabela 3.3), significando que cada espécie de ermitão apresenta uma relação própria entre as variáveis em questão.

TABELA 3.2

Regressões entre o log do tamanho de fêmeas não ovadas, fêmeas ovadas, machos e todos os indivíduos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* e o log do peso das conchas utilizadas.

	N	R ²	p	Equação da reta
<i>C. antillensis</i>				
Fêmeas não ovadas	104	0,364	<0,001	Y=1,122 + 0,185X
Fêmeas ovadas	266	0,329	<0,001	Y=1,177 + 0,146X
Machos	208	0,655	<0,001	Y=1,036 + 0,321X
Todos os indivíduos	597	0,639	<0,001	Y=1,108 + 0,271X
<i>C. sclopetarius</i>				
Fêmeas não ovadas	149	0,371	<0,001	Y=1,317 + 0,256X
Fêmeas ovadas	90	0,353	<0,001	Y=1,400 + 0,234X
Machos	87	0,338	<0,001	Y=1,477 + 0,246X
Todos os indivíduos	328	0,476	<0,001	Y=1,212 + 0,313X
<i>C. vittatus</i>				
Fêmeas não ovadas	200	0,306	<0,001	Y=1,375 + 0,219X
Fêmeas ovadas	71	0,213	<0,001	Y=1,493 + 0,169X
Machos	154	0,113	<0,001	Y=1,655 + 0,159X
Todos os indivíduos	439	0,284	<0,001	Y=1,348 + 0,247X

TABELA 3.3

Análise de covariância das regressões lineares entre o logaritmo do comprimento da carapaça e o logaritmo do peso das conchas para *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

Modelo	N	gl	F	p
ENTRE MACHOS, FÊMEAS OVADAS E FÊMEAS NÃO OVADAS				
<i>Clibanarius antillensis</i>	578			
Log compr. carapaça		1	327,550	<0,001
Sexo		2	2,575	0,077
Interação		2	0,380	0,684
<i>Clibanarius sclopetarius</i>	326			
Log compr. carapaça		1	145,018	<0,001
Sexo		2	0,162	0,850
Interação		2	0,104	0,901
<i>Clibanarius vittatus</i>	425			
Log compr. carapaça		1	66,494	<0,001
Sexo		2	5,838	0,003
Interação		2	5,212	0,006
ENTRE AS TRÊS ESPÉCIES	1366			
Log compr. carapaça		1	853,775	<0,001
Ermitão		2	80,513	<0,001
Interação		2	56,383	<0,001

A relação entre o tamanho dos ermitões e os parâmetros das conchas mais utilizadas (comprimento, abertura e peso) foi avaliada com regressões lineares. Assim, retas de regressão foram calculadas para o comprimento do escudo cefalotorácico das três espécies de ermitões e o comprimento e a abertura das conchas e para o log do comprimento do escudo cefalotorácico e o log do peso das conchas (Tabela 3.4). Regressões múltiplas não foram empregadas devido às altas correlações existentes entre estes parâmetros das conchas (Tabela 4.5), fato que, segundo Zar (1984), ocasionaria uma situação de multicolinearidade e levaria a uma má interpretação dos resultados.

Todos os ajustes, ainda que geralmente baixos ($R^2 < 0,5$), revelaram uma relação positiva e significativa entre as variáveis em questão, exceto para as relações entre *C. vittatus* e conchas de *C. partenopeum*, as quais não foram utilizadas nas análises subsequentes.

Nenhuma das variáveis das conchas analisadas mostrou-se melhor correlacionada ao tamanho dos ermitões. Análises de covariância foram utilizadas para comparar as retas obtidas, ou seja, verificar se elas apresentam elevações e inclinações homogêneas (hipótese nula). Os resultados apresentados nas Tabelas 3.6 e 3.7 devem ser observados da seguinte forma. Se os valores referentes ao fator “Espécie de ermitão” e “Concha de gastrópode” forem significativos ($p < 0,001$) as retas comparadas apresentam elevações diferentes, ou seja, interceptam o eixo Y em diferentes posições. Se os valores referentes ao fator “Interação” forem significativos as retas apresentam inclinações diferentes.

Primeiramente, análises de covariância foram realizadas comparando, entre as espécies de ermitões, as relações entre seu tamanho e os parâmetros das conchas, para cada concha de gastrópode utilizada em comum por mais de uma das espécies de ermitão (Tabela 3.6 e 3.7; modelo: entre espécies de ermitões). Estas comparações revelam que a relação entre os parâmetros destas conchas e o tamanho dos indivíduos que as ocupam independe da espécie de ermitão, ou seja, há uma proporcionalidade entre o tamanho dos ermitões de diferentes espécies e os parâmetros das conchas utilizadas em comum por eles. As retas são iguais provavelmente porque as espécies de ermitões selecionam conchas de uma maneira semelhante. Assim, as dimensões das conchas de uma determinada espécie de gastrópode são utilizadas de forma semelhante pelos indivíduos de diversos tamanhos de cada espécie de ermitão.

TABELA 3.4

Regressões entre o comprimento do escudo cefalotorácico das três espécies de ermitões e o comprimento e abertura das conchas, e entre o logaritmo do comprimento do escudo cefalotorácico e logaritmo do peso das conchas utilizadas.

	N	R ²	p	Equação da reta
• Comprimento das conchas				
<i>C. antillensis</i>				
<i>S. semegalensis</i>	56	0,157	0,002	Y=27,695 + 2,948X
<i>S. haemastom</i>	69	0,420	<0,001	Y=13,286 + 4,395X
<i>L. nassa</i>	43	0,503	<0,001	Y=12,119 + 5,357X
<i>C. atratum</i>	439	0,242	<0,001	Y=18,371 + 2,878X
<i>C. sclopetarius</i>				
<i>S. semegalensis</i>	163	0,507	<0,001	Y=25,255 + 3,786X
<i>S. haemastom</i>	62	0,411	<0,001	Y=27,578 + 2,485X
<i>L. nassa</i>	14	0,432	0,011	Y=27,305 + 3,330X
<i>C. partenopeum</i>	30	0,619	<0,001	Y=4,750 + 6,354X
<i>C. vittatus</i>				
<i>S. semegalensis</i>	208	0,399	<0,001	Y=26,615 + 3,802X
<i>S. haemastom</i>	122	0,396	<0,001	Y=22,584 + 2,931X
<i>L. nassa</i>	33	0,359	<0,001	Y=25,129 + 3,679X
<i>C. partenopeum</i>	30	0,324	0,001	Y=22,854 + 3,978X
• Abertura das conchas				
<i>C. antillensis</i>				
<i>S. semegalensis</i>	55	0,262	<0,001	Y=6,481 + 1,338X
<i>S. haemastom</i>	69	0,431	<0,001	Y=10,214 + 2,616X
<i>L. nassa</i>	42	0,408	<0,001	Y=7,680 + 3,124X
<i>C. atratum</i>	438	0,217	<0,001	Y=6,998 + 1,244X
<i>C. sclopetarius</i>				
<i>S. semegalensis</i>	163	0,415	<0,001	Y=5,312 + 1,482X
<i>S. haemastom</i>	65	0,496	<0,001	Y=15,741 + 1,948X
<i>L. nassa</i>	14	0,599	0,001	Y=11,710 + 2,516X
<i>C. partenopeum</i>	28	0,634	<0,001	Y=-5,076 + 3,452X
<i>C. vittatus</i>				
<i>S. semegalensis</i>	207	0,358	<0,001	Y=7,141 + 1,256X
<i>S. haemastom</i>	120	0,507	<0,001	Y=14,726 + 2,000X
<i>L. nassa</i>	33	0,197	0,010	Y=15,459 + 1,953X
<i>C. partenopeum</i>	27	0,579	<0,001	Y= -0,300 + 2,718X
• Peso das conchas (log)				
<i>C. antillensis</i>				
<i>S. semegalensis</i>	52	0,198	0,001	Y=1,341 + 0,173X
<i>S. haemastom</i>	77	0,333	<0,001	Y=1,204 + 0,233X
<i>L. nassa</i>	41	0,238	0,001	Y=1,278 + 0,170X
<i>C. atratum</i>	415	0,213	<0,001	Y=1,140 + 0,179X
<i>C. sclopetarius</i>				
<i>S. semegalensis</i>	166	0,491	<0,001	Y=1,244 + 0,294X
<i>S. haemastom</i>	84	0,438	<0,001	Y= 1,101 + 0,360X
<i>L. nassa</i>	20	0,289	0,014	Y=1,138 + 0,300X
<i>C. partenopeum</i>	32	0,425	<0,001	Y=1,417 + 0,275X
<i>C. vittatus</i>				
<i>S. semegalensis</i>	225	0,394	<0,001	Y=1,292 + 0,262X
<i>S. haemastom</i>	124	0,393	<0,001	Y=1,157 + 0,343X
<i>L. nassa</i>	42	0,256	0,001	Y=1,185 + 0,272X
<i>C. partenopeum</i>	297	0,036	ns	Y=1,752 + 0,112X

TABELA 4.5

Coeficientes de correlação de Pearson (R) entre os parâmetros das conchas mais utilizadas pelas três espécies de ermitões.

Correlação	<i>C. antillensis</i>			<i>C. scolopetarius</i>			<i>C. vittatus</i>		
	N	R	p	N	R	p	N	R	p
<i>Chicoreus senegalensis</i>	48			139			180		
Comprimento X Abertura		0,691	<0,001		0,496	<0,001		0,736	<0,001
Comprimento X Peso		0,703	<0,001		0,771	<0,001		0,820	<0,001
Abertura X Peso		0,563	<0,001		0,535	<0,001		0,702	<0,001
<i>Stramonita haemastoma</i>	64			58			98		
Comprimento X Abertura		0,918	<0,001		0,565	<0,001		0,802	<0,001
Comprimento X Peso		0,875	<0,001		0,708	<0,001		0,630	<0,001
Abertura X Peso		0,807	<0,001		0,669	<0,001		0,711	<0,001
<i>Leucozonia nassa</i>	40			14			29		
Comprimento X Abertura		0,864	<0,001		0,806	0,001		0,918	<0,001
Comprimento X Peso		0,677	<0,001		0,554	0,040		0,765	<0,001
Abertura X Peso		0,650	<0,001		0,391	0,166		0,632	<0,001
<i>Cymatium partemopeum</i>				23			22		
Comprimento X Abertura					0,908	<0,001		0,444	0,038
Comprimento X Peso					0,889	<0,001		0,833	<0,001
Abertura X Peso					0,747	<0,001		0,109	0,630
<i>Cerithium atratum</i>	386								
Comprimento X Abertura		0,805	<0,001						
Comprimento X Peso		0,496	<0,001						
Abertura X Peso		0,498	<0,001						

Em segundo lugar, análises de covariância foram utilizadas para comparar as relações obtidas para cada espécie de ermitão entre os diferentes tipos de concha utilizadas por elas. Os resultados revelam que apenas as relações entre o tamanho das três espécies de ermitões com a abertura dos diferentes tipos de conchas e entre o tamanho de *C. scolopetarius* e o comprimento destas não são homogêneas (Tabela 3.6 e 3.7; modelo: “entre as conchas mais utilizadas”). Isto indica que, nestas comparações há uma relação própria de cada espécie de ermitão com os parâmetros avaliados, ou seja, o padrão de utilização de conchas está na dependência do tipo destas (arquitetura). Nas demais comparações pode-se dizer que o tamanho dos ermitões de cada espécie relaciona-se com os parâmetros das conchas utilizadas independentemente da espécie de gastrópode a qual estas pertençam.

TABELA 3.6

Análise de covariância das regressões lineares entre o comprimento do escudo cefalotorácico e o comprimento, abertura e peso das conchas de gastrópodes mais utilizadas.

Modelo	N	gl	F	p
TAMANHO DOS ERMITÕES X COMPRIMENTO DAS CONCHAS				
• ENTRE ESPÉCIES DE ERMITÕES				
<i>Siratus senegalensis</i>	427			
Comprimento da carapaça		1	132,299	<0,001
Espécie de ermitão		2	0,146	0,864
Interação		2	0,526	0,591
<i>Stramonita haemastoma</i>	253			
Comprimento da carapaça		1	137,117	<0,001
Espécie de ermitão		2	4,915	0,008
Interação		2	3,039	0,050
<i>Leucozonia nassa</i>	90			
Comprimento da carapaça		1	52,595	<0,001
Espécie de ermitão		2	2,558	0,083
Interação		2	1,430	0,245
<i>Cymatium partenopeum</i>	60			
Comprimento da carapaça		1	37,707	<0,001
Espécie de ermitão		2	1,716	0,196
Interação		2	1,994	0,163
• ENTRE AS CONCHAS MAIS UTILIZADAS				
<i>C. antillensis</i>	597			
Comprimento da carapaça		1	215,846	<0,001
Concha de gastrópode		3	5,478	0,001
Interação		3	4,949	0,002
<i>C. sclopetaeius</i>	265			
Comprimento da carapaça		1	83,510	<0,001
Concha de gastrópode		3	6,272	<0,001
Interação		3	10,775	<0,001
<i>C. vittatus</i>	390			
Comprimento da carapaça		1	90,106	<0,001
Concha de gastrópode		3	0,506	0,678
Interação		3	1,228	0,299
TAMANHO DOS ERMITÕES X ABERTURA DAS CONCHAS				
• ENTRE ESPÉCIES DE ERMITÕES				
<i>Siratus senegalensis</i>	425			
Comprimento da carapaça		1	126,274	<0,001
Espécie de ermitão		2	0,924	0,398
Interação		2	0,791	0,454
<i>Stramonita haemastoma</i>	254			
Comprimento da carapaça		1	181,968	<0,001
Espécie de ermitão		2	2,449	0,088
Interação		2	1,195	0,304
<i>Leucozonia nassa</i>	89			
Comprimento da carapaça		1	37,789	<0,001
Espécie de ermitão		2	1,200	0,306
Interação		2	0,891	0,414
<i>Cymatium partenopeum</i>	55			
Comprimento da carapaça		1	45,461	<0,001
Espécie de ermitão		2	0,400	0,530
Interação		2	0,644	0,426
• ENTRE AS CONCHAS MAIS UTILIZADAS				
<i>C. antillensis</i>	594			
Comprimento da carapaça		1	247,731	<0,001
Concha de gastrópode		3	2,012	0,111
Interação		3	13,906	<0,001
<i>C. sclopetaeius</i>	266			
Comprimento da carapaça		1	101,213	<0,001
Concha de gastrópode		3	15,678	<0,001
Interação		3	11,937	<0,001
<i>C. vittatus</i>	385			
Comprimento da carapaça		1	128,263	<0,001
Concha de gastrópode		3	11,922	<0,001
Interação		3	6,160	<0,001

TABELA 3.7

Análise de covariância das regressões lineares entre o logaritmo do comprimento do escudo cefalotorácico das três espécies de ermitões e o logaritmo do peso das conchas de gastrópodes mais utilizadas.

Modelo	N	gl	F	p
LOG TAMANHO DOS ERMITÕES X LOG PESO DAS CONCHAS				
• ENTRE ESPÉCIES DE ERMITÕES				
<i>Siratus senegalensis</i>	435			
Log compr. carapaça		1	208,605	<0,001
Espécie de ermitão		2	1,712	0,182
Interação		2	2,006	0,136
<i>Stramonita haemastoma</i>	281			
Log compr. carapaça		1	160,955	<0,001
Espécie de ermitão		2	0,655	0,520
Interação		2	0,497	0,609
<i>Leucozonia nassa</i>	101			
Log compr. carapaça		1	29,969	<0,001
Espécie de ermitão		2	0,899	0,410
Interação		2	0,262	0,770
• ENTRE AS CONCHAS MAIS UTILIZADAS				
<i>C. antillensis</i>	585			
Log compr. carapaça		1	89,402	<0,001
Concha de gastrópode		3	1,892	0,130
Interação		3	0,361	0,781
<i>C. sclopeticarius</i>	302			
Log compr. carapaça		1	89,994	<0,001
Concha de gastrópode		3	1,914	0,127
Interação		3	1,924	0,126
<i>C. vittatus*</i>	391			
Log compr. carapaça		1	96,579	<0,001
Concha de gastrópode		2	2,104	0,123
Interação		2	2,830	0,060

* Análise sem *C. partenopeum* devido à regressão não significativa

SELAÇÃO DE CONCHAS

Com os experimentos de seleção de conchas pretendeu-se avaliar se os ermitões das três espécies estudadas estão utilizando na natureza as conchas que, no laboratório, selecionam livremente.

As três espécies selecionaram conchas de gastrópodes em diferentes proporções umas das outras ($G=72,72$, $gl=4$, $p<0,001$). *Clibanarius antillensis* selecionou principalmente as conchas de *C. atratum* (Figura 4.4), *C. sclopeticarius* as de *C. partenopeum* e *C. vittatus* as de *S. haemastoma*.

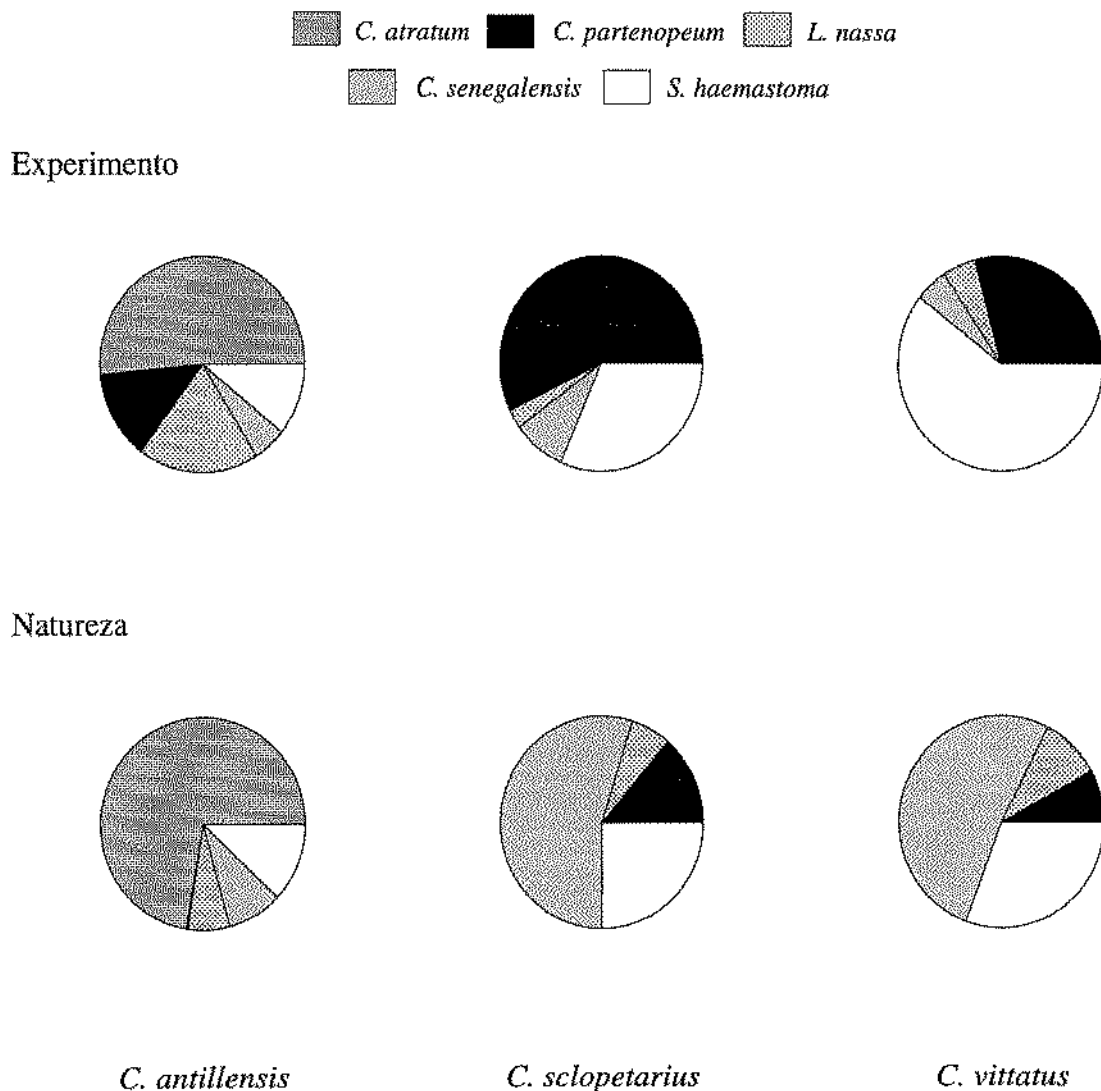


FIGURA 3.4. Proporções das principais conchas utilizadas pelas três espécies de ermitões na natureza e das conchas selecionadas no experimento de seleção de conchas.

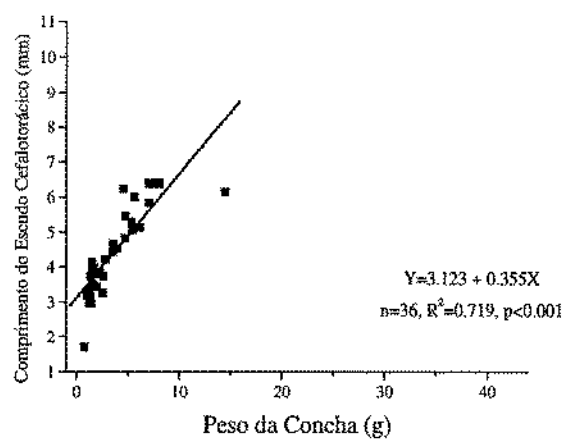
As três espécies selecionaram conchas em proporções diferentes das utilizadas no campo (*C. antillensis*: $G=30,36$, $gl=4$, $p<0,001$; *C. sclopetarius*: $G=44,06$, $gl=3$, $p<0,001$; *C. vittatus*: $G=45,12$, $gl=3$, $p<0,001$). *C. antillensis* selecionou principalmente as conchas dos gastrópodes que mais utilizava na natureza. Entretanto, esta espécie selecionou também conchas de *L. nassa* e de *C. partenopeum* mais do que o esperado pelas observações de campo. A proporção das conchas selecionadas por *C. sclopetarius* e *C. vittatus* diferiu mais intensamente dos seus padrões de utilização de conchas na natureza que *C. antillensis*. Estas duas espécies selecionaram mais conchas de *C. partenopeum* e de

S. haemastoma e menos de *L. nassa* e *C. senegalensis* do que seria esperado pelas observações de campo.

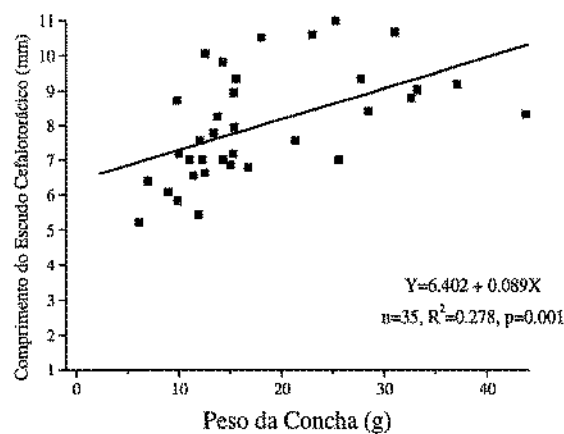
Estes experimentos também foram utilizados para avaliar a relação existente entre o comprimento do escudo cefalotorácico dos ermitões e o peso das conchas selecionadas, ou seja, ótimas (Figura 3.5).

Estes três ajustes lineares revelaram que há uma relação linear positiva e significativa entre o tamanho dos ermitões e o peso das conchas selecionadas. Isto significa que quanto maior o ermitão maior tende a ser o peso da concha utilizada. O ajuste para *C. sclopeticarius* mostrou um baixo coeficiente de determinação ($R^2=0,278$), o que indica uma baixo poder de previsão do comprimento do escudo cefalotorácico de uma ermitão desta espécie a partir do peso da concha utilizada. Para as duas outras espécies as previsões são mais precisas. A comparação destes três ajustes revelou que eles são diferentes entre si (Análise de Covariância; elevação: $F=27,231$, $gl=2$, $p<0,001$; inclinação: $F=17,264$, $gl=2$, $p<0,001$), ou seja, a relação entre o tamanho dos indivíduos e o peso das conchas é própria para cada espécie.

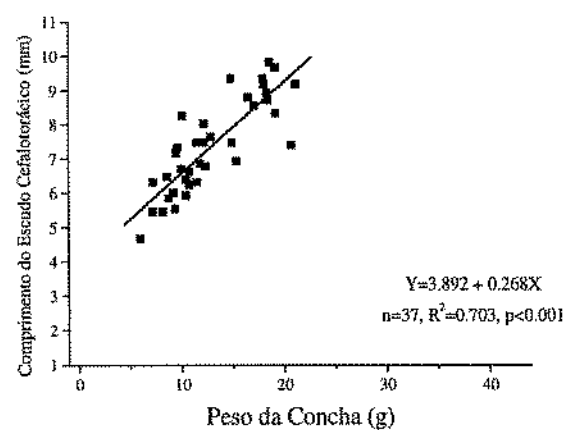
O peso das conchas selecionadas foi diferente para cada espécie de ermitão (ANOVA, $F=51,444$; $gl=2$, $p<0,001$), sendo mais pesadas para *C. sclopeticarius* ($18,034 \pm 9,235g$) que para *C. vittatus* ($12,983 \pm 4,274g$; Tukey, $p=0,002$) e *C. antillensis* ($3,691 \pm 2,911g$; $p<0,001$). As conchas selecionadas por *C. vittatus* também foram mais pesadas que as selecionadas por *C. antillensis* ($p<0,001$).



A



B



C

FIGURA 3.5. Regressões lineares entre o comprimento do escudo cefalotorácico de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e de *C. vittatus* (C) com o peso das conchas selecionadas no experimento de seleção de conchas.

DISCUSSÃO

A diferença na utilização de conchas entre as espécies de ermitões na natureza indica que há uma partilha de recursos entre elas. Pode-se notar que, há uma grande sobreposição na utilização de conchas entre *C. sclopetarius*, *C. vittatus* e os maiores indivíduos de *C. antillensis*, o que indica que estes ermitões possam estar competindo por este recurso. Entretanto, como Hazlett (1981) e Gherardi (1990) ressaltam, há uma contradição entre altas taxas de sobreposição no uso de tipos de conchas e a coexistência de espécies de ermitões, de forma que estas espécies devam apresentar adaptações e especializações para utilizar estas recursos da forma mais singular possível. Assim, espera-se que mesmo utilizando praticamente os mesmos tipos de conchas, estes ermitões utilizem conchas com características e dimensões diferentes. Como pode ser visto nos resultados aqui apresentados, *C. vittatus* utiliza conchas menores e mais leves que *C. sclopetarius*.

Entre estas duas últimas espécies e *C. antillensis* a sobreposição na utilização de conchas é praticamente inexistente, restringindo-se apenas aos maiores indivíduos desta população. *Clibanarius antillensis* sempre ocupou conchas com menores dimensões que estas duas espécies. Além disso, esta espécie utilizou conchas menos incrustadas que *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

Desta forma, a coexistência destas espécies de ermitões parece estar sendo possibilitada pelas pequenas diferenças e pelos pequenos detalhes associados aos padrões de utilização de conchas de cada uma destas espécies. Entretanto, constou-se uma partilha de microambientes e tipos de substrato entre *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, fato que, segundo Bertness (1981f) e Gherardi (1990), pode ser uma consequência da exclusão competitiva destas espécies. Isto pode ser verdade dado que, segundo (Spight 1977), esta segregação de ambientes entre estas duas espécies pode expô-las a diferentes suprimentos de conchas.

As diferenças apresentadas quanto a utilização de conchas entre os sexos e entre indivíduos P, M e G podem indicar uma situação de partilha de recursos, provavelmente como sendo resultado de um processo de competição intraespecífica por conchas. Além disso, estas diferenças no padrão de utilização de conchas estão muito relacionadas com o tamanho destes indivíduos e com às dimensões das conchas por eles utilizadas. De uma forma geral, as relações obtidas entre o tamanho dos ermitões e os parâmetros das conchas utilizadas revelam que ermitões grandes estão utilizando conchas com maiores dimensões

que ermitões pequenos. Entretanto, nenhuma das variáveis analisadas mostrou-se melhor relacionada ao tamanho dos ermitões.

A explicação para o fato dos machos de ermitões geralmente utilizarem conchas maiores que as fêmeas ovadas e não ovadas reside provavelmente na sua maior habilidade em explorar conchas e nas suas dominâncias competitivas sobre estas (Bertness 1981b), mas também nos seus padrões de seleção de conchas (Arantes 1994). Desta forma, estes machos podem apresentar um crescimento mais acentuado que as fêmeas, fato que pode ser responsável pelo dimorfismo sexual verificado para os ermitões. Este dimorfismo sexual, como será discutido no próximo capítulo, também está diretamente ligado ao maior sucesso reprodutivo apresentado por machos grandes em conchas maiores e mais adequadas (Hazlett 1989, Hazlett e Baron 1989, Elwood *et al.* 1995).

O fato das conchas utilizadas pelas três espécies de ermitões estarem praticamente ausentes na área estudada (exceto *Cerithium atratum* para *C. antillensis*) revela que estas populações provavelmente estão sendo limitadas pela baixa disponibilidade de conchas. Esta situação é acentuada para *C. sclopetarius* e *C. vittatus* devido aos seus tamanhos, pois sabe-se que há uma disponibilidade ainda menor para indivíduos grandes em populações naturais (Reese 1969, Spight 1977). Além disso, os ermitões que apresentam padrões de seleção de concha em laboratório muito discrepantes dos de utilização no campo (ver adiante) provavelmente são mais afetados pela limitação de conchas (Mitchell 1975).

Segundo Reese (1969), os ermitões tendem a utilizar conchas das espécies de gastrópodes mais abundantes na área, fato que pode ser modificado pelas preferências dos ermitões por conchas, pela competição intra e interspecífica e por fatores ambientais como dessecação e predação.

A princípio, nenhuma das variáveis das conchas mostrou-se melhor relacionada com o tamanho dos ermitões. Este resultado está provavelmente associado ao fato das variáveis das conchas estarem altamente correlacionadas entre si (Tabela 4.3). Entretanto, como indicam os resultados das análises de covariância acima apresentados, a abertura das conchas é o parâmetro que leva os ermitões de uma dada espécie a apresentar relações próprias com cada tipo de concha, diferentemente do comprimento e do peso destas. Assim, a abertura das conchas deve ser encarada como uma variável altamente relacionada com o tipo (morfologia) de cada concha. Por outro lado, o comprimento e, mais ainda, o peso das conchas são variáveis que mostraram-se relativamente independentes do tipo de concha utilizada, de forma que análises com estes parâmetros não necessitam ser realizadas

para cada tipo de concha isoladamente, podendo todas as conchas ser analisadas em conjunto. Bertness (1981d) ressaltou que o peso das conchas varia de acordo com sua arquitetura (forma) e que esta variável não poderia ser analisada sem discriminar as espécies de gastrópodes que estão sendo analisadas. Porém, esta situação não foi verificada nos resultados deste trabalho, de forma que o peso das conchas foi utilizado em análises onde todas as conchas seriam avaliadas em conjunto.

Os experimentos de seleção de conchas revelaram que os ermitões apresentam diferentes preferências por conchas e que estas preferências não explicam os padrões de utilização de conchas na natureza. Contudo, os dados de utilização de conchas no campo e de disponibilidade indicam que os ermitões selecionam conchas no ambiente natural ao invés de utilizá-las aleatoriamente. Como os dados de adequação indicam (Capítulo 4), as conchas ocupadas no campo tendem a apresentar dimensões subótimas. Além disso, as preferências de cada espécie de ermitão estão associadas com a arquitetura de cada tipo de concha (Bertness 1981g) e podem ser influenciadas pela presença de predadores (Bertness 1981e). Assim, a grande utilização de conchas de *C. senegalensis* no campo não pode ser explicada nem pela sua disponibilidade nem pela preferência dos ermitões. Provavelmente estas conchas estão sendo muito utilizadas pelos ermitões, principalmente por *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, pois apresentam características que, segundo Vermeij (1978), as tornam menos susceptíveis à predação por predadores quebradores de conchas (siris: *Callinectes danae* são abundantes em toda a região do Araçá).

Estas diferenças nas preferências por conchas também podem representar uma adaptação para reduzir a competição interespecífica (Vance 1972a, Grant e Ulmer 1974) além de poderem refletir diferentes pressões seletivas sobre cada espécie de ermitão (Bertness 1981g).

O baixo valor ($R^2=0,278$) obtido para a regressão linear entre o tamanho dos indivíduos de *C. sclopetarius* e o peso das conchas selecionadas é muito inferior aos obtidos para as duas outras espécies aqui estudadas e por Bertness (1980) (valores R^2 acima de 0,7). Isto pode indicar que esta espécie de ermitão não esteja levando em consideração o peso destas conchas durante a seleção, e sim outras características não avaliadas neste trabalho.

Condição e Adequação das Conchas

INTRODUÇÃO

A avaliação da condição e da adequação das conchas dos gastrópodes é muito importante visto que são características levadas em conta pelos ermitões no processo de seleção de conchas (Grant e Ulmer 1974, Conover 1978). As conchas dos ermitões podem ser colonizadas por organismos sésseis e incrustantes (Conover 1979), os quais podem alterar características das conchas e a escolha destas pelos ermitões (Brooks e Mariscal 1985).

Segundo Hazlett (1970a), a realização experimental de danos em conchas de ermitões aumenta seu grau de agressividade, provavelmente porque conchas danificadas os tornam mais susceptíveis à dessecação e à predação (Reese 1969). O mesmo tipo de raciocínio pode ser realizado com relação à adequação destas, visto que a agressividade dos ermitões também aumenta quando estes ocupam conchas inadequadas (Vance 1972b, Scully 1983a, Rittschof *et al.* 1995).

As incrustações podem ser benéficas ou desvantajosas para os ermitões. Ostras, cracas, briozoários e algas podem trazer um incremento em peso para as conchas, além de modificar sua forma e seu centro de gravidade. Segundo Buckley e Ebersole (1994), organismos incrustantes como vermes podem reduzir as capacidades defensivas das conchas, ao passo que incrustações por hidróides e antozoários geralmente aumentam a proteção dos ermitões (Ross 1971, McLean 1983, Brooks 1989). As incrustações podem ainda ser vantajosas quando camuflam os ermitões no ambiente onde vivem (Partdridge 1980). Algas (Reese 1969) e outros tipos de incrustação (Gherardi 1991) podem tornar os ermitões mais crípticos.

Segundo Scully (1979), a condição das conchas está relacionada com a disponibilidade destas pois, constatou que em áreas de baixa disponibilidade os ermitões utilizam conchas danificadas e/ou incrustadas (alteradas) em maiores proporções que em áreas de maior disponibilidade.

De uma forma geral, conchas relativamente pequenas ou relativamente grandes podem ser consideradas inadequadas (Childress 1972). Esta inadequação das conchas pode levar a uma redução na fecundidade (Childress 1972, Fotheringham 1976b, Bach et al. 1976, Vance 1972b) e no sucesso reprodutivo (Hazlett 1989, Hazlett e Baron 1989), além de interferir no crescimento dos indivíduos (Markham 1968, Fotheringham 1976b). Segundo Bertness (1981a) e Rittschof *et al.* (1995), a adequação das conchas aos ermitões pode variar sazonalmente, provavelmente devido ao crescimento destes, além de poder variar em função do sexo dos indivíduos (Asakura 1992).

Bertness (1981a) constatou uma relação inversa entre a adequação das conchas e a porcentagem de fêmeas ovadas entre diferentes populações, na qual populações que estão supridas com conchas ótimas reproduzem-se menos freqüentemente que populações supridas com conchas menos adequadas. Também verificou que quanto maior a adequação das conchas a uma população, maior o tamanho em que os indivíduos começam a reproduzir, maior a média de tamanho e maior o tamanho máximo dos ermitões.

Desta forma, pretendeu-se avaliar neste capítulo a condição das conchas utilizadas pelos ermitões quanto a danos físicos e incrustações. Além disso, procedeu-se a uma avaliação da adequação das conchas aos ermitões utilizando-se diferentes métodos.

MATERIAL E MÉTODOS

CONDIÇÃO

A avaliação da condição das conchas levou em conta a presença de danos físicos e de incrustações (Tabela 4.1). As conchas ainda foram classificadas em intactas (sem danos e/ou incrustações) e alteradas (com danos e/ou incrustações). A condição das conchas foi comparada entre as espécies de ermitões e entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de cada espécie de ermitão com o teste G (Zar 1984). Além disso, regressões lineares entre o logaritmo do comprimento do escudo cefalotorácico de cada espécie de ermitão e o logaritmo do peso das conchas intactas e alteradas foram realizadas e comparadas entre si com análises de covariância.

ADEQUAÇÃO

A adequação das conchas aos ermitões foi avaliada de duas formas diferentes. A primeira medida da adequação levou em conta um índice de adequação visual (Tabela 4.2) baseado em Abrams (1978) e Carlon e Ebersole (1995). Este índice avalia quanto um ermitão consegue se retrair dentro de sua concha, ou seja, é uma medida do tamanho relativo entre o ermitão e a concha utilizada (índice 1, ermitão pequeno em concha relativamente grande; índice 6, ermitão grande em uma concha relativamente pequena). Os índices de adequação visual foram comparados entre as três espécies de ermitões com o teste G.

TABELA 4.1

Descrição dos índices de condição das conchas dos gastrópodes utilizadas pelos ermitões baseados em danos físicos e presença de incrustações.

Índice de Condição	Descrição
Intacta	Concha intacta (sem danos físicos ou incrustações)
Alterada	Concha danos físicos e/ou incrustações
Danos	Concha com algum tipo de dano físico
Dab	Concha com abertura danificada
Dper	Concha com perfurações
Dap	Concha com o ápice quebrado
Dtot	Concha muito fragmentada
Incrust	Concha incrustada
Alvd	Presença de algas verdes
Alpd	Presença de algas pardas
Craca	Presença de cracas
Ostra	Presença de ostras

TABELA 4.2

Descrição dos índices de adequação visuais modificados de Abrams (1978).

Índice de adequação	Descrição
1	Ermitão não visível
2	Dáctilos visíveis
3	Uma quela visível
4	Duas quelas visíveis
5	Quelas fechando a abertura da concha
6	Cefalotórax exposto

A segunda medida da adequação das conchas aos ermitões baseou-se nos trabalhos de Vance (1972a e b) e Bertness (1981b). Para isto foi calculado um índice de adequação para as conchas (SAI, "shell adequation index"). Os dados utilizados para o cálculo do SAI

foram obtidos nos experimentos de seleção de conchas (Capítulo 3), nos quais os ermitões tiveram a possibilidade de escolher conchas ideais, quanto ao tipo e às dimensões, pois lhes foi oferecido um suprimento abundante de conchas.

As retas de regressão obtidas entre o comprimento do escudo cefalotorácico de cada espécie de ermitão e o peso das conchas selecionadas (Figura 3.5) foram utilizadas para estimar o tamanho ótimo dos ermitões em uma concha de determinado tamanho (peso). Estas estimativas de tamanho ótimo dos ermitões foram baseadas no peso das conchas utilizadas pelos ermitões coletados no campo e foram comparadas com o tamanho real dos ermitões que estavam ocupando estas conchas.

Assim,

$$SAI = \frac{\text{Comprimento do Escudo Cefalotoracico Otimo}}{\text{Comprimento do Escudo Cefalotoracico Real}}$$

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, mais pesada que o previsto pelo modelo acima descrito. Se $SAI<1$, o ermitão também está ocupando uma concha inadequada, porém mais leve do que os esperado.

Como pode ser visualizado na figura 3.5, o poder (R^2) de previsão do ajuste realizado para *C. sclopetarius* foi baixo, de forma que as previsões baseadas neste modelo são pouco precisas.

Os valores do SAI obtidos foram comparados entre as três espécies de ermitões, entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas, entre indivíduos de classes de tamanho diferentes de cada espécie (Tabela 2.1) e entre as conchas mais utilizadas por estes ermitões com análises de variância (ANOVA) e teste de Tukey para comparação de médias “a posteriori”.

RESULTADOS

CONDIÇÃO DAS CONCHAS

As três espécies de ermitões apresentaram conchas pouco danificadas (Figura 4.1), sendo os danos mais freqüentemente registrados na abertura das conchas. Conchas danificadas no seu ápice ou perfuradas foram mais raras, enquanto que conchas muito fragmentadas praticamente não foram utilizadas. Quanto às incrustações pode-se perceber que as conchas utilizadas por *C. sclopetarius* e por *C. vittatus* apresentavam-se relativamente mais incrustadas que as conchas de *C. antillensis*. O tipo de incrustação mais frequente nas conchas das três espécies foram as ostras. Cracas e algas verdes também foram frequentes nas conchas utilizadas por *C. sclopetarius* e por *C. vittatus*.

A presença ou ausência de danos físicos, presença ou ausência de incrustações e presença ou ausência de qualquer alteração nas conchas (danos físicos e/ou incrustações) são comparadas entre as três espécies de ermitões (Tabela 4.3) e entre machos, fêmeas ovadas e não ovadas de cada espécie (Tabela 4.4).

As três espécies de ermitões utilizaram principalmente conchas sem danos físicos, mas em proporções diferentes ($G=1,4$; $gl=2$; $p<0,05$). Também houve diferenças nas proporções de utilização de conchas incrustadas e com qualquer tipo de alteração ($G=175,52$; $gl=2$; $p<0,001$ e $G=106,56$; $gl=2$; $p<0,001$, respectivamente), com *C. antillensis* utilizando principalmente conchas sem incrustações e *C. sclopetarius* e *C. vittatus* utilizando conchas incrustadas. Estas duas últimas espécies utilizaram conchas alteradas mais freqüentemente que conchas intactas, enquanto que *C. antillensis* utilizou indiscriminadamente conchas alteradas ou intactas.

TABELA 4.3

Comparação das frequências de utilização de conchas (Teste G) para *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* de acordo com a condição destas (presença de danos físicos, incrustações ou qualquer tipo de alteração-danos físicos e/ou incrustações).

Ermitão	Danos Físicos					Incrustações					Alterações				
	0	1	G	gl	p	0	1	G	gl	p	0	1	G	gl	p
<i>C. antillensis</i>	530	186	172,30	1	<0,001	462	254	61,32	1	<0,001	284	313	0,71	1	ns
<i>C. sclopetarius</i>	286	101	92,16	1	<0,001	154	233	16,24	1	<0,001	86	240	75,72	1	<0,001
<i>C. vittatus</i>	376	152	98,10	1	<0,001	149	380	104,24	1	<0,001	78	347	183,98	1	<0,001

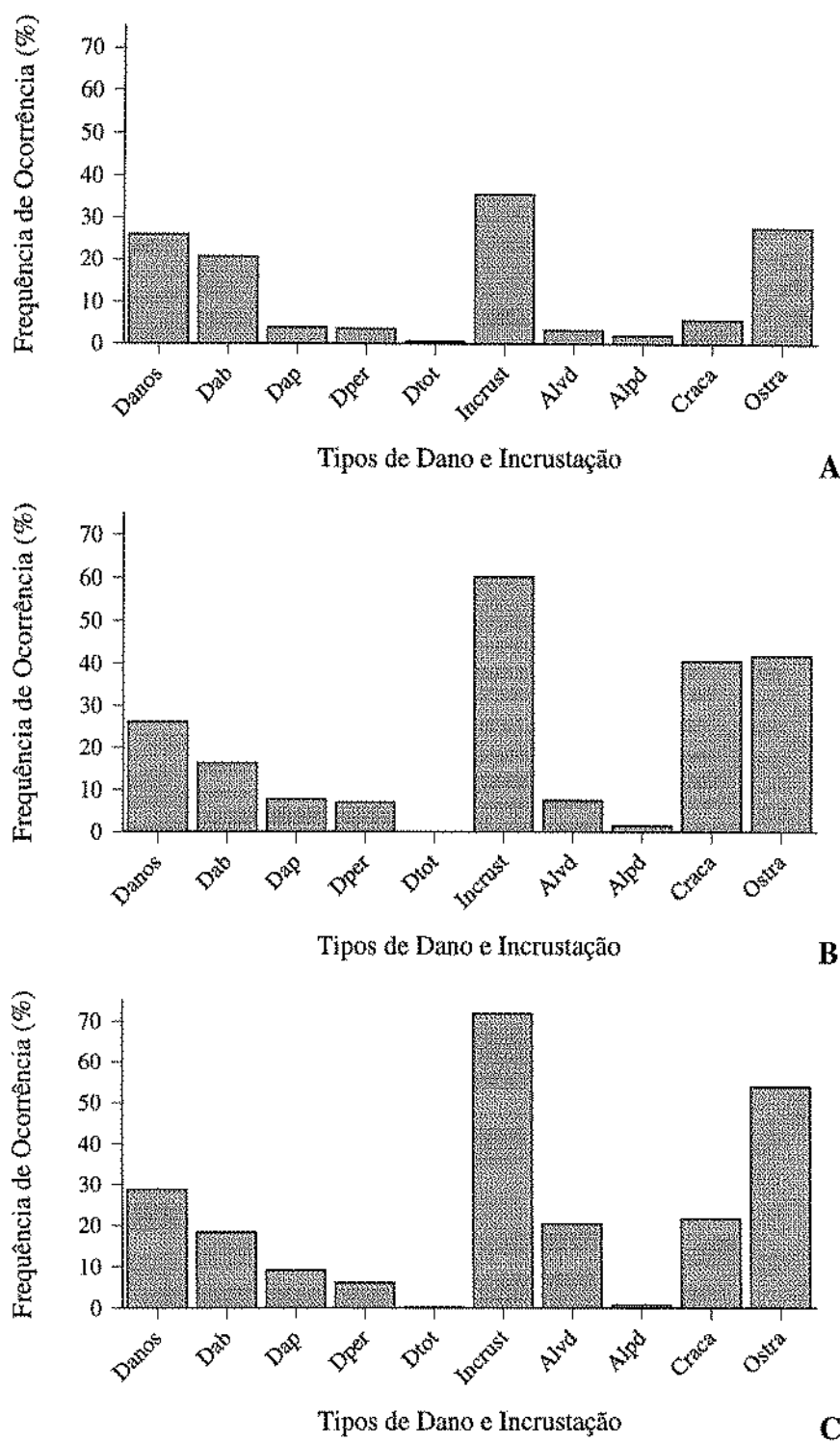


FIGURA 4.1. Distribuição de frequências dos tipos de dano e incrustação apresentados pelas conchas utilizadas por *C. antillensis* (A), *C. scolopetarius* (B) e *C. vittatus* (C). Siglas: Tabela 4.1

Fêmeas ovadas, fêmeas não ovadas e machos de *C. antillensis* utilizaram principalmente conchas sem danos físicos, ainda que em diferentes proporções ($G=22,72$; $gl=2$; $p<0,001$). Conchas sem incrustações foram mais utilizadas pelas fêmeas ovadas e não ovadas, enquanto que os machos foram indiferentes no uso de conchas com esta característica (Tabela 4.4). As proporções de utilização de conchas incrustadas e de conchas com qualquer alteração também foram diferentes entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de *C. antillensis* ($G=30,48$, $gl=2$, $p<0,001$ e $G=37,28$, $gl=2$, $p<0,001$, respectivamente). Fêmeas ovadas de *C. antillensis* utilizaram principalmente conchas intactas e os machos conchas não intactas, enquanto que fêmeas não ovadas foram indiferentes quanto ao fato das conchas estarem alteradas.

Machos, fêmeas ovadas e não ovadas de *C. sclopetarius* utilizaram conchas sem danos físicos, incrustadas e alteradas em diferentes proporções entre si ($G=8,28$; $gl=2$; $p<0,05$; $G=12,04$; $gl=2$; $p<0,05$; $G=16,18$; $gl=2$; $p<0,001$, respectivamente). Fêmeas não ovadas utilizaram principalmente conchas sem danos físicos, incrustadas e não intactas (Tabela 4.4). Fêmeas ovadas utilizaram principalmente conchas sem danos físicos mas não diferiram no uso de conchas incrustadas:não incrustadas e intactas:alteradas. Os machos ocuparam principalmente conchas sem danos físicos, incrustadas e alteradas.

Fêmeas ovadas, não ovadas e machos de *C. vittatus* utilizaram conchas sem danos físicos, com incrustações e alteradas em diferentes proporções entre si ($G=7,74$; $gl=2$; $p<0,05$; $G=14,72$; $gl=2$; $p<0,001$; $G=6,48$; $gl=2$; $p<0,05$, respectivamente). As fêmeas não ovadas utilizaram principalmente conchas sem danos físicos, com incrustações e alteradas. As fêmeas ovadas utilizaram principalmente conchas sem danos físicos e alteradas, enquanto que não houve diferença no grau de incrustação das conchas utilizadas por elas. Os machos utilizaram principalmente conchas sem danos, com incrustações e alteradas.

De uma forma geral, conchas intactas não foram mais adequadas (não apresentaram melhores coeficientes de determinação - R^2) aos ermitões que as conchas alteradas. O logaritmo do peso das conchas intactas e alteradas parece estar igualmente relacionado com o logaritmo do comprimento do escudo cefalotorácico dos indivíduos das três espécies de ermitões (Figura 4.2). A igualdade entre estas retas de regressão para conchas intactas e alteradas, ou seja, o fato de que as retas descrevem a mesma relação entre as variáveis analisadas para as três espécies de ermitões foi verificado com análises de covariância (Tabela 4.5).

TABELA 4.4

Comparação das frequências de utilização de conchas (Teste G) para machos, fêmeas ovadas e não ovadas de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* de acordo com a condição destas (presença de danos físicos, incrustações ou qualquer tipo de alteração) (0-ausência; 1-presença).

	Danos Físicos					Incrustações					Alterações				
	0	1	G	gl	p	0	1	G	gl	p	0	1	G	gl	p
<i>C. antillensis</i>															
Fêmeas	87	31	27,68	1	<0,001	89	29	31,98	1	<0,001	56	48	0,62	1	ns
Fêmeas ovadas	275	63	143,46	1	<0,001	239	99	59,76	1	<0,001	154	112	6,68	1	<0,05
Machos	152	87	17,9	1	<0,001	122	117	0,005	1	ns	64	112	31,58	1	<0,001
<i>C. sclopetarius</i>															
Fêmeas	130	44	44,42	1	<0,001	56	118	22,58	1	<0,001	33	116	48,98	1	<0,001
Fêmeas ovadas	83	18	45,36	1	<0,001	54	47	0,48	1	ns	38	52	2,16	1	ns
Machos	70	38	9,62	1	<0,001	42	66	5,38	1	<0,05	15	72	40,62	1	<0,001
<i>C. vittatus</i>															
Fêmeas	179	56	67,7	1	<0,001	58	177	63,14	1	<0,001	32	168	99,58	1	<0,001
Fêmeas ovadas	61	20	21,72	1	<0,001	38	43	0,32	1	ns	21	50	12,18	1	<0,001
Machos	125	69	16,4	1	<0,001	50	144	47,52	1	<0,001	25	129	78,88	1	<0,001

Os testes mostram que, num nível de significância de 0,001, mais conservativo, as retas comparadas apresentam inclinações (fator: “interação”) e elevações (fator: “condição da concha”) iguais. Isto significa que todos os ajustes comparados (retas) descrevem uma mesma relação entre as variáveis em questão. Esta relação foi significativa em todos os ajustes, de forma que pode-se esperar que ermitões maiores ocupem conchas mais pesadas independentemente das conchas estarem intactas ou alteradas. O nível de significância de 99% foi utilizado pois as regressões obtidas geralmente apresentaram coeficientes de regressão (R^2) muito baixos (geralmente menores que 0,50), o que revela um alto nível de ruído (variação não explicada pelo modelo linear).

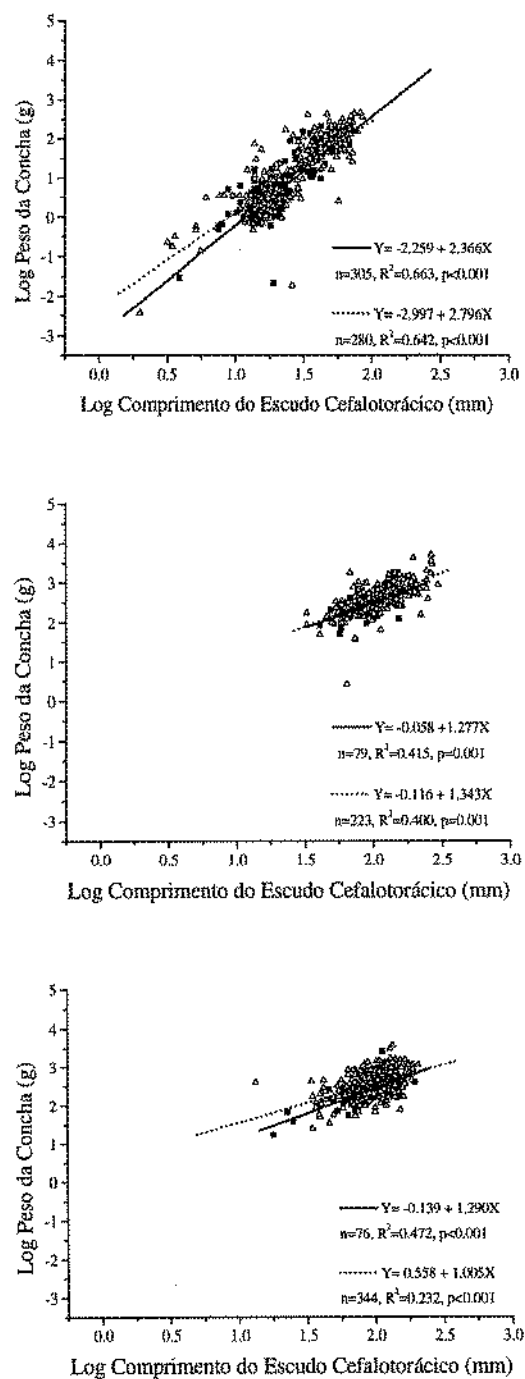


FIGURA 4.2. Regressões lineares entre o log do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. antillensis* (A), *C. scolopetarius* (B) e *C. vittatus* (C) e o log do peso das conchas intactas (quadrados, linha contínua) e alteradas (triângulos, linha pontilhada).

TABELA 4.5

Análise de covariância entre as regressões lineares do logaritmo do comprimento do escudo cefalotorácico de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* com o logaritmo do peso das conchas utilizadas.

Modelo	N	gl	F	p
ENTRE CONCHAS INTACTAS E ALTERADAS				
<i>Clibanarius antillensis</i>	581			
Log compr. esc. cefalot.		1	880,092	<0,001
Condição da concha		1	10,425	0,001
Interação		1	6,123	0,014
<i>Clibanarius sclopetarius</i>	302			
Log compr. esc. cefalot.		1	135,287	<0,001
Condição da concha		1	0,017	0,896
Interação		1	0,084	0,772
<i>Clibanarius vittatus</i>	439			
Log compr. esc. cefalot.		1	133,807	<0,001
Condição da concha		1	3,285	0,071
Interação		1	2,067	0,151

ADEQUAÇÃO

A análise da distribuição de frequências do índice de adequação visual (Figura 4.3) revela que as conchas estão relativamente bem adequadas aos ermitões (índices 1 e 2), ou seja, há poucos ermitões que não conseguem se retrair totalmente dentro de suas conchas. A adequação visual das conchas variou entre as três espécies de ermitões, com *C. antillensis* ocupando conchas mais adequadas que *C. sclopetarius* ($G=371,60$; $gl=4$; $p<0,001$) e que *C. vittatus* ($G=1426,42$; $gl=4$; $p<0,001$). As conchas dos gastrópodes não apresentam diferenças visuais quanto sua adequação a *C. sclopetarius* e a *C. vittatus*, apesar da distribuição de frequência dos índices de adequação destas conchas ter sido diferente para estas duas espécies de ermitões ($G=18,62$; $gl=4$; $p<0,001$).

A concentração dos índices de adequação visual nas classes 1 e 2 indica que os ermitões são relativamente pequenos com relação às conchas. Por outro lado, a baixa frequência de indivíduos com índice de adequação visual 5 e 6 indica que há poucos ermitões utilizando conchas extremamente pequenas.

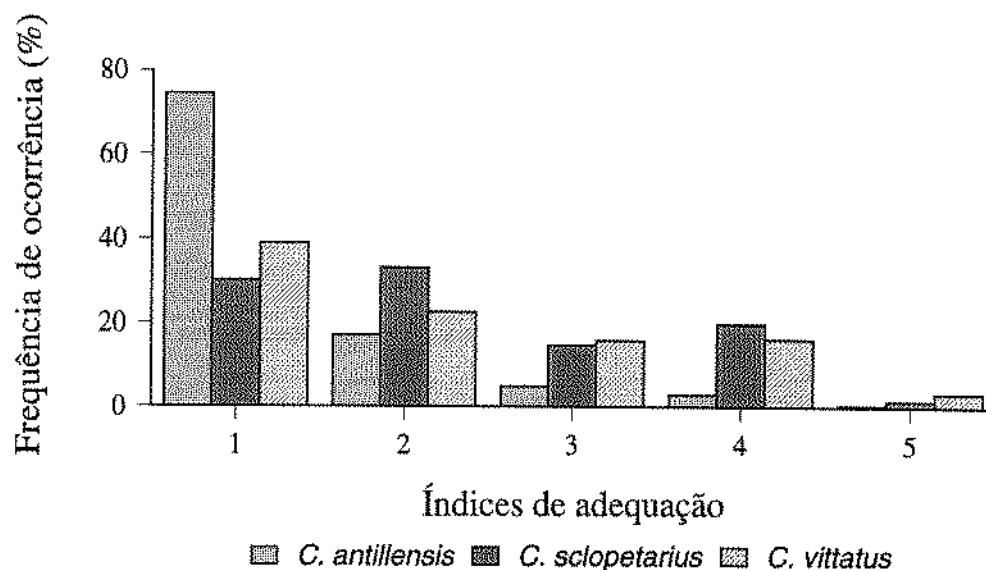


FIGURA 4.3. Distribuição de frequências dos índices de adequação visual das conchas para os indivíduos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

A adequação (SAI) das conchas variou dependendo da espécie de ermitão (ANOVA, $F=21,752$, $gl=2$, $p<0,001$). As conchas mostram-se igualmente adequadas a *C. sclopetarius* e a *C. vittatus* (SAI: $1,025 \pm 0,146$ e $1,033 \pm 0,193$, respectivamente; Tukey, $p=0,833$). *Clibanarius antillensis* utilizou conchas menos adequadas que estas duas espécies ($1,104 \pm 0,240$; Tukey, $p<0,001$ e $p<0,001$, respectivamente) (Figura 4.4). O fato do SAI ter sido em média maior que 1 para estas três espécies indica que estes ermitões estão, de uma forma geral, utilizando conchas relativamente mais pesadas (maiores) que as ideais. Entretanto, as conchas mostraram-se mais adequadas a *C. sclopetarius* e *C. vittatus* que a *C. antillensis*.

Quando os valores do SAI foram comparados entre machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas das três espécies de ermitões não foi encontrado um padrão claro (Figura 4.5). Para *C. antillensis* e para *C. sclopetarius* constatarem-se diferenças nos valores do SAI entre os sexos (ANOVA, $F=4,356$, $gl=2$, $p=0,013$ e $F=46,128$, $gl=2$, $p<0,001$, respectivamente), enquanto que para *C. vittatus* estas diferenças não foram verificadas (ANOVA, $F=1,452$, $gl=2$, $p=0,235$). Em *C. antillensis* as conchas apresentaram-se mais adequadas às fêmeas ovadas ($1,073 \pm 0,075$), embora estes valores tenham sido diferentes apenas dos das fêmeas não ovadas ($1,145 \pm 0,223$; Tukey, $p=0,023$).

Em *C. sclopetarius* as fêmeas não ovadas ($1,082 \pm 0,145$) apresentaram um valor de SAI maior que as fêmeas ovadas ($1,034 \pm 0,097$; Tukey, $p=0,014$) e que os machos ($0,916 \pm 0,128$; Tukey, $p<0,001$). As fêmeas ovadas e os machos também diferiram entre si quanto a estes valores (Tukey, $p<0,001$). Assim, os machos de *C. sclopetarius* utilizaram geralmente conchas mais leves que o esperado, enquanto que as fêmeas não ovadas utilizaram conchas geralmente mais pesadas.

Indivíduos de diferentes classes de tamanho (P, M e G) de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* utilizaram conchas com diferentes valores de adequação (ANOVA, $F=24,628$, $gl=2$, $p<0,001$; $F=326,547$, $gl=2$, $p<0,001$; $F=40,295$, $gl=2$, $p<0,001$, respectivamente) (Figura 4.6). Os indivíduos P de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus* utilizaram conchas com valores de SAI acima de 1 ($1,208 \pm 0,400$, $1,194 \pm 0,106$ e $1,221 \pm 0,234$, respectivamente) e maiores que os dos indivíduos M e G (M: $1,048 \pm 0,116$, $0,974 \pm 0,072$ e $1,038 \pm 0,170$, respectivamente; G: $1,033 \pm 0,151$, $0,828 \pm 0,084$ e $0,918 \pm 0,168$, respectivamente; Tukey, $p<0,001$ para todas as comparações). Estes resultados indicam que indivíduos pequenos estão utilizando conchas mais pesadas (maiores) que o previsto, enquanto que indivíduos médios e grandes utilizaram, respectivamente, conchas tendendo a ótimas e mais leves (menores) que o esperado.

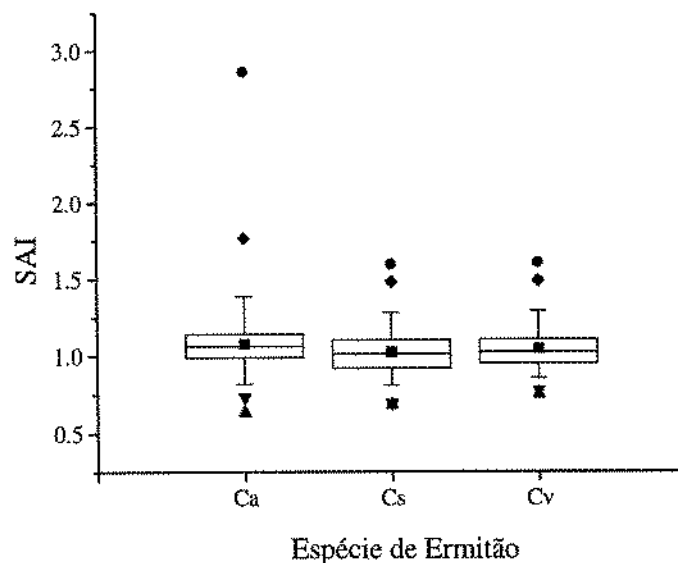


FIGURA 4.4. Comparação dos valores de adequação (SAI) das conchas às três espécies de ermitões estudadas.

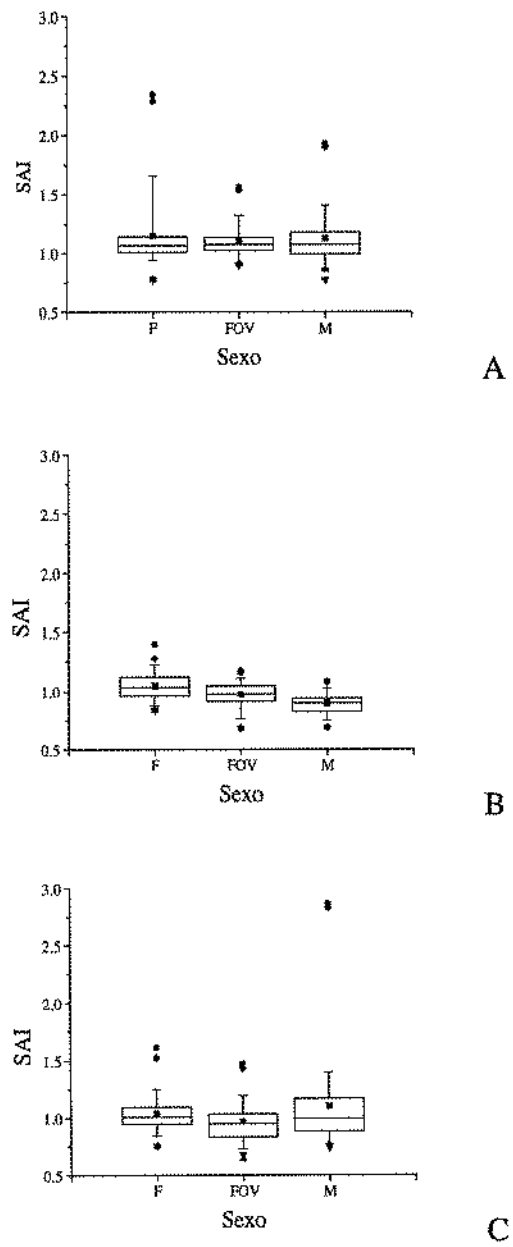


FIGURA 4.5. Comparação dos valores de adequação (SAI) das conchas à machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C).

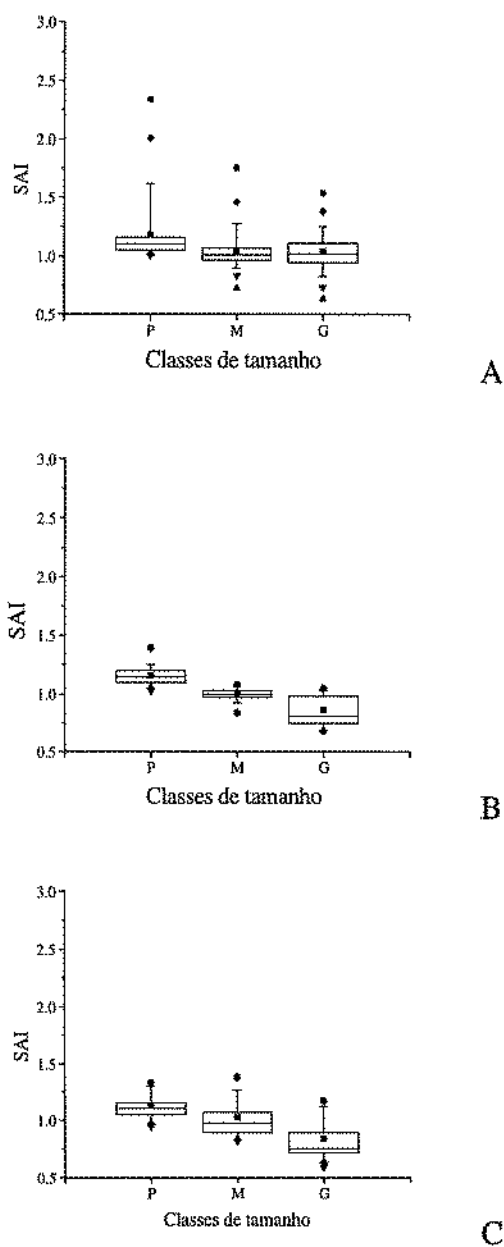


FIGURA 4.6. Comparação dos valores de adequação (SAI) das conchas à indivíduos de diferentes classes de tamanho (P, M e G) de *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C).

As principais conchas utilizadas por *C. antillensis* não apresentaram diferenças quanto a suas adequações (ANOVA, $F=1,380$, $gl=3$, $p=0,248$), diferentemente de *C. sclopetarius* (ANOVA, $F=9,232$, $gl=4$, $p<0,001$) e de *C. vittatus* (ANOVA, $F=13,417$, $gl=3$, $p<0,001$).

Para *C. sclopetarius* as conchas de *L. nassa* apresentaram valores de adequação acima de 1 e mais altos que as demais conchas, enquanto que conchas de *C. partenopeum* e *A. phoebia* apresentaram valores abaixo de 1 e inferiores aos das demais conchas utilizadas por esta espécie (Figura 4.7). Conchas de *C. senegalensis* e de *S. haemastoma* apresentaram valores de adequação mais próximos de 1 sendo, portanto, mais adequadas aos indivíduos desta espécie de ermitão. Para *C. vittatus*, conchas de *L. nassa* apresentaram valores de adequação acima de 1 e mais altos que as demais conchas, enquanto que conchas de *S. haemastoma* e *C. partenopeum* apresentaram valores abaixo de 1 e inferiores aos das demais conchas.

Os valores de adequação de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus*, diferentemente dos de *C. antillensis* (ANOVA, $F=1,157$, $gl=11$, $p=0,314$), apresentaram variações ao longo do ano (ANOVA, $F=3,547$, $gl=11$, $p<0,001$ e $F=5,085$, $gl=11$, $p<0,001$, respectivamente). Entretanto, não foram identificados períodos nos quais os valores de adequação tenham sido maiores ou menores. A adequação das conchas a estes ermitões ao longo do ano parece estar mais relacionada a fatores estocásticos (aleatórios) que determinísticos.

DISCUSSÃO

De uma forma geral, as três espécies utilizaram principalmente conchas sem danos que danificadas. Com relação às incrustações, os ermitões demonstraram uma certa partilha de recursos com *C. antillensis* utilizando conchas incrustadas numa proporção menor que *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. O baixo grau de incrustações apresentado pelas conchas de *C. antillensis* pode estar relacionado com a alta disponibilidade dos gastrópode (*Cerithium atratum*) cuja concha é a mais utilizada por esta espécie. Isto está de acordo com Scully (1983a), que verificou uma redução na condição das conchas (danos e incrustações) utilizadas pelos ermitões em locais onde estas estão em baixa disponibilidade. Por outro lado, a alta frequência de conchas incrustadas utilizadas por *C. sclopetarius* e *C. vittatus* deve estar associada à baixa disponibilidade das conchas mais utilizadas por estas espécies,

ou seja, os ermitões não teriam muitas conchas sem incrustações para utilizar. As características estruturais apresentadas pelas conchas utilizadas por estas duas últimas espécies, segundo Vermeij (1978), lhes conferem grande resistência à predação. Entretanto, o padrão regular de distribuição de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* e a tendência de seus indivíduos permanecerem isolados torna-os mais expostos a predadores quebradores de conchas, como *Callinectes danae*. Desta forma, a frequente utilização de conchas incrustadas, o que pode torná-los mais crípticos (Partdridge 1980, Gherardi 1990 e 1991), reduziria assim o risco à predação.

A alta quantidade de danos na abertura das conchas utilizadas por estas três espécies de ermitões pode indicar, segundo Bertness e Cunningham (1981), uma alta taxa de predação por caranguejos ou siris sobre as populações de gastrópodes ou de ermitões. Além disso, a existência de danos físicos nas conchas pode, por si só, aumentar ainda mais o risco à predação destes indivíduos (Reese 1969). Conchas com perfurações foram pouco ocupadas pelos ermitões. Estas são extremamente desvantajosas pois impedem o armazenamento de água no interior destas durante a maré baixa, principalmente quando localizam-se nas espirais altas das conchas (Reese 1969).

Assim, de acordo com os resultados, os ermitões utilizaram conchas pouco danificadas e relativamente incrustadas, o que condiz com sua capacidade em explorar o ambiente entremarés e que reduz concomitantemente os riscos de predação e de dessecação.

A partilha de conchas quanto à condição apresentada pelos indivíduos das três espécies também é verificada para machos, fêmeas ovadas e fêmeas não ovadas. Em alguns casos o sexo ou o estado reprodutivo não pareceu discriminar entre os diferentes estados das conchas. Apenas para machos e fêmeas ovadas de *C. antillensis* verificou-se partilha de conchas, ainda que apenas com relação ao fato destas estarem intactas ou alteradas.

As conchas intactas não se mostraram mais adequadas a estas três espécies de ermitões que as conchas alteradas, pois as regressões entre o tamanho dos ermitões e o peso das conchas intactas e alteradas apresentaram valores equivalentes para o coeficiente de determinação (R^2). Além disso, como as inclinações e elevações destas retas também foram homogêneas, constata-se que o fato das conchas estarem intactas ou alteradas não interfere nos padrões de utilização de conchas por estes ermitões.

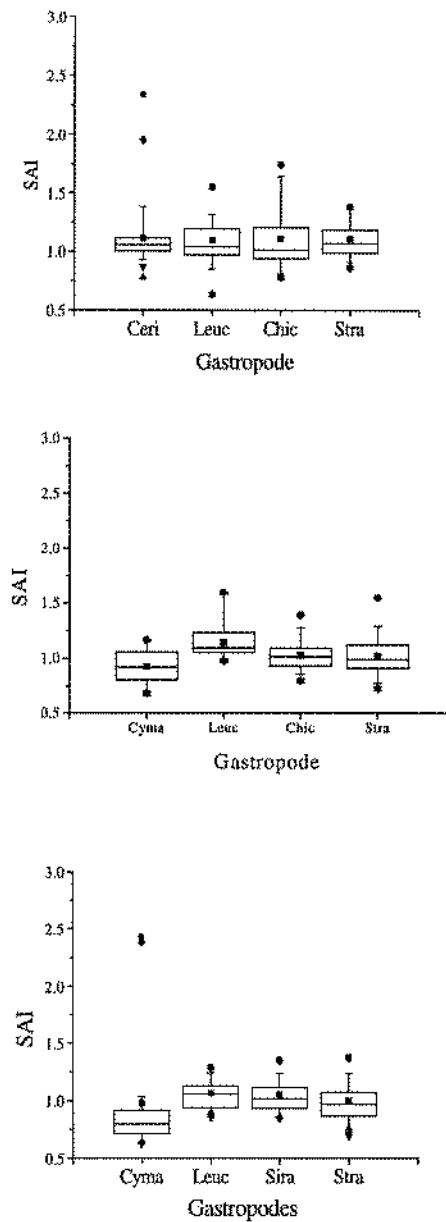


FIGURA 4.7. Comparação dos valores de adequação das conchas das principais gastrópodes utilizados por *C. antillensis* (A), *C. sclopetarius* (B) e *C. vittatus* (C). *Legenda:* Ceri, *Cerithium atratum*; Chic, *Chicoreus senegalensis*; Cyma, *Cymatium partenopeum*; Leuc, *Leucozonia nassa*; Stra, *Stramonita haemastoma*.

Os índices de adequação visual podem ser analisados como sendo relações entre o tamanho do ermitão e o tamanho da concha. A classe 1 corresponde a um ermitão pequeno em uma concha relativamente grande, enquanto que a classe 6 a um ermitão grande em uma concha relativamente pequena. De acordo com este índice, percebe-se que os ermitões utilizaram mais frequentemente conchas relativamente grandes (índices 1 e 2) que conchas relativamente pequenas. Nota-se que as maiores espécies de ermitões, *C. sclopeticarius* e *C. vittatus*, ocuparam conchas relativamente menores ao seu tamanho. Esta é mais uma evidência da limitação de conchas para os indivíduos ou espécies grandes (Childress 1972, Vance 1972a, Kellogg 1976, Spight 1977, Conover 1978, Carlon e Ebersole 1995). Por outro lado, conchas relativamente maiores que os ermitões não são necessariamente mais adequadas. O seu tamanho pode refletir-se num peso extremamente dispendioso para a locomoção dos ermitões, isto é, um peso que implique num maior gasto de energia no transporte das conchas.

As análises de regressão entre parâmetros das conchas e o tamanho dos ermitões apresentadas no capítulo de utilização de conchas (Capítulo 3) também podem fornecer uma idéia sobre a adequação destas. Segundo Scully (1983a), valores baixos para o coeficiente de determinação (R^2) indicam uma baixa adequação das conchas aos ermitões. Como foi apresentado anteriormente, quase todos os coeficientes de determinação obtidos foram inferiores a 0,5, de forma que as conchas parecem estar, de uma forma geral, inadequadas a estas três espécies de ermitões. Neste sentido, esta inadequação reflete-se no fato de que alguns indivíduos grandes utilizam conchas relativamente pequenas e que alguns indivíduos pequenos utilizam conchas relativamente grandes, como foi constatado também pelos índices de adequação visual acima discutidos.

Com relação aos resultados apresentados com o cálculo do SAI - índice de adequação proposto por Vance (1972a), pode-se verificar uma situação muito particular. As conchas mostraram-se mais adequadas a *C. sclopeticarius* e *C. vittatus*, as espécies com maiores indivíduos, que a *C. antillensis*, a espécie com os menores indivíduos. Assim, a inadequação visual das conchas apresentadas acima para estas duas primeiras espécies não é confirmada pelos valores de SAI. Desta forma, a baixa disponibilidade das conchas ocupadas por estas duas espécies não parece estar levando a uma redução na sua adequação.

Os valores do SAI calculados para *C. antillensis* foram geralmente acima de 1, o que indica que os indivíduos desta espécie estão utilizando conchas mais pesadas que as

ideais. Isto pode ser desvantajoso para eles pois conchas mais pesadas dificultam o seu transporte. Por outro lado, se estas conchas forem mais pesadas e maiores que o ideal, elas poderão conter espaço suficiente para permitir que estes indivíduos cresçam (Childress 1972). No entanto, ao verificar os valores da correlação entre o peso e o tamanho das conchas de *C. atratum*, as mais utilizadas por esta espécie, constata-se que estas variáveis não estão bem correlacionadas. Assim, um aumento no peso destas não necessariamente indica um incremento no seu tamanho.

Os indivíduos de *C. antillensis*, os quais apresentam dimensões pequenas, as fêmeas ovadas e não ovadas das três espécies, as quais também apresentam tamanhos reduzidos, e os indivíduos classificados como P (pequenos), tendem a ocupar conchas relativamente mais pesadas que os demais indivíduos estudados. Isto, segundo Spight (1977), está associado ao fato de que ermitões pequenos possuem uma maior probabilidade de encontrar e ocupar conchas relativamente maiores que o seu tamanho quando comparados a ermitões grandes. Além disso, há um enorme suprimento das conchas mais utilizadas por estes pequenos indivíduos (*C. atratum*), o que possibilita que eles selecionem e utilizem as conchas que lhes proporcionem a melhor aptidão possível.

A adequação das conchas (SAI) não apresentou um padrão claro quando comparada entre os principais tipos de conchas utilizadas pelas três espécies de ermitões. Para *C. antillensis* não houve variação entre elas, enquanto que para *C. sclopetarius* e *C. vittatus* algumas conchas mostraram-se mais adequadas que outras. De um modo geral, as conchas de *L. nassa* apresentaram valores de adequação acima de 1 para as duas espécies de ermitões, enquanto que conchas de *C. partenopeum*, para ambas as espécies, e conchas de *A. phoebia*, para *C. sclopetarius*, apresentaram valores de adequação abaixo de 1. As conchas mais adequadas para ambas as espécies foram as de *C. senegalensis* e de *S. haemastoma*.

A variação dos valores de adequação ao longo do ano pode ser constatada apenas para *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. Entretanto, não foi possível verificar períodos onde estes valores tendessem a ser altos ou baixos como demonstrado por Bertness (1981a) para outras espécies. Segundo este autor, a variação sazonal na adequação das conchas aos ermitões está associada às variações nos períodos disponibilidade de conchas e de alimento, além de que, a redução na adequação ao longo do ano pode ser devida ao crescimento dos ermitões. Esta variação nos valores de adequação ao longo do ano para

estas duas espécies de ermitões parece não ter explicação na teoria acima proposta, sendo provavelmente ocasionada pelo acaso, ou seja, por fatores estocásticos.

As análises apresentadas neste capítulo dão início a uma sequência de estudos sobre a adequação das conchas aos ermitões. Devido à uma questão de praticidade e aos resultados sobre as relações entre os parâmetros das conchas e o tamanho dos ermitões, o índice de adequação (SAI) foi calculado para todas as conchas sem discriminar a espécie de gastrópode em questão. Entretanto, pode-se observar que esta generalização causou uma redução na precisão destas análises, tanto para os experimentos de seleção de conchas (capítulo 3), quanto para o tratamento dos dados apresentados neste capítulo. Na sequência deste trabalho pretende-se testar a preferência de cada uma destas espécies de ermitão, discriminando o sexo e o tamanho dos seus indivíduos, para cada uma dos gastrópodes mais utilizados por elas nesta área. Deste modo, análises mais precisas poderão ser realizadas.

Embora este tipo de índice de adequação seja criticado por Gilchrist (1984), esta pesquisadora realça sua importância e sugere cautela no seu emprego. Índices baseados em respostas comportamentais dos ermitões em conchas com diferentes adequações (Rittschof *et al.* 1995) são provavelmente a melhor saída para este impasse, embora sua utilização requeira um profundo conhecimento da biologia comportamental das espécies em questão, o que não é o caso das espécies aqui estudadas. Além disso, estes índices não necessitam uma avaliação independente para cada tipo de concha. A medida que as respostas comportamentais destas espécies de ermitões à inadequação das conchas forem sendo compreendidas, este “índice comportamental de adequação” deverá ser empregado sem exceção.

INTRODUÇÃO

A fecundidade (tamanho da desova ou da ninhada) é uma característica fenotípica herdada que pode ser afetada em diferentes intensidades pelas condições ambientais predominantes de cada ambiente (Cody 1966) e, segundo Nyblade (1974), sua variação pode ser um dos mecanismos que permitem a coexistência de espécies. A verificação desta suposição proveio com Bertness (1981d), cujo trabalho constatou alterações no crescimento e na fecundidade dos indivíduos de diferentes espécies em situação de simpatria quando comparados a indivíduos em situações de alopatria.

O estudo da fecundidade se faz necessário pois, segundo Childress (1972), o número de descendentes pode ser considerado uma medida da aptidão reprodutiva dos ermitões. Além disso a fecundidade é uma das características da história de vida de organismos que é influenciada pela seleção natural (Stearns 1977). Além disso, segundo Sastry (1983), a fecundidade e a taxa com que desovas são produzidas por fêmeas são características de cada espécie e estão diretamente relacionadas com suas estratégias de vida.

De uma forma geral, o tamanho da ninhada em decápodes é altamente correlacionado com o tamanho dos indivíduos (Jensen 1958), o que também é verdade para os ermitões (Fotheringham 1976a, Bertness 1981c, Wilber 1989, Negreiros-Fransozo *et al.* 1992). Esta relação é fortemente influenciada pelas conchas dos gastrópodes utilizadas por estes ermitões, visto que indivíduos em conchas inadequadas tendem a produzir menos ovos que indivíduos em conchas mais adequadas (Childress 1972, Fotheringham 1976a, Elwood *et al.* 1995, Wilber 1989). Por outro lado, Bertness (1981d) revelou que fêmeas mantidas em regime de limitação de conchas têm seu crescimento reduzido, investem mais energia em produção de ovos e apresentam desovas maiores que fêmeas mantidas em regime ilimitado de conchas, até o momento em que o tamanho destas conchas torna-se prejudicial à desova. O efeito da limitação da fecundidade pelas conchas pode tornar-se

maior no caso de espécies competitivamente subordinadas quando em situação de simpatria com espécies competitivamente dominantes (Fotheringham 1976a).

Segundo Fotheringham (1976a) as conchas podem afetar a fecundidade de várias maneiras. Conchas demasiadamente pesadas requerem mais energia para seu transporte, além de levar a uma redução na mobilidade dos ermitões. Este fato ocasionaria uma menor obtenção de alimento e, conseqüentemente, uma redução na de energia disponível para as atividades reprodutivas. Além disso, Fotheringham (1976a) indica que o potencial reprodutivo dos ermitões pode ser afetado pelo pequeno volume interno das conchas, o qual dificulta a acomodação e a oxigenação das desovas, além de reduzir o crescimento dos ermitões e aumentar a possibilidade de entrada de organismos predadores de ovos.

A fecundidade em ermitões também pode variar sazonalmente (Negreiros-Fransozo *et al.* 1992), sendo a temperatura (Jones e Simons 1983) e a abundância de alimento (Bertness 1981a) os principais responsáveis por esta variação.

Pretendeu-se aqui avaliar a fecundidade das três espécies de ermitões que coexistem na região entremarés da Ilha de Pernambuco e relacioná-la com o tamanho dos ermitões e com os valores de adequação das conchas a estes indivíduos. O tamanho dos ovos é avaliado e comparado entre as espécies e os diferentes estágios de desenvolvimento embrionário. Além disso, uma comparação entre a fecundidade das espécies aqui estudadas é realizada com a fecundidade de outras espécies avaliadas em outros trabalhos.

MATERIAL E MÉTODOS

O termo fecundidade foi definido para este trabalho como a média do número de ovos (tamanho da desova) produzidos pelas fêmeas ovadas de uma população de ermitão.

Para estas análises foram utilizados apenas os dados referentes às fêmeas ovadas coletadas nos transectos e nas coletas complementares. Estas foram medidas quanto ao comprimento do escudo cefalotorácico, tendo também seus ovos contados, medidos (maior diâmetro) e avaliados quanto ao seu estágio de desenvolvimento. O peso das desovas foi obtido após as mesmas terem sido mantidas em estufa a 70°C durante 24 horas.

As comparações da fecundidade média entre as espécies foram realizadas por análises de variância (ANOVA) e teste de Tukey para comparação de média "a posteriori". Regressões lineares foram realizadas, sendo as análises de resíduos utilizadas para verificar a

normalidade e a homocedasticidade das variáveis originais. Todas estas análises foram baseadas em Zar (1984).

RESULTADOS

Inicialmente, várias desovas foram observadas para uma caracterização visual dos estágios de desenvolvimento apresentados por cada espécie de ermitão (Tabela 5.1). Para o cálculo do número médio de ovos por desova foram utilizados os dados referentes às desovas com ovos em estágio 1, com o intuito de evitar erros decorrentes da mortalidade de ovos durante o desenvolvimento embrionário (Fotheringham 1976a, Elwood *et al.* 1995). Houve diferenças significativas entre a fecundidade para as três espécies (ANOVA, $F=54,946$; $gl=2$; $p<0,001$), sendo a de *C. antillensis* menor (Tabela 5.2) que a de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* (Tukey, $p<0,001$ para ambas as comparações). A fecundidade destas duas últimas espécies foi equivalente ($p=0,946$).

Tabela 5.1

Caracterização dos estágios de desenvolvimento para os ovos das três espécies de ermitões estudadas.

Estágio de desenvolvimento	Descrição
1	Sem olhos; Vitelo não consumido
2	Sem olhos; Vitelo parcialmente consumido
3	Olhos em formação (forma de vírgula); Vitelo parcialmente consumido
4	Olhos formados; Vitelo quase totalmente consumido
5	Olhos formados; Vitelo totalmente consumido; Membrana externa rompendo-se facilmente

Tabela 5.2

Fecundidade média e números mínimos e máximos de ovos de *C. antillensis*, *C. sclopetarius* e *C. vittatus*.

Ermitão	N	Mínimo	Máximo	Média	D. Padrão
<i>C. antillensis</i>	26	556	6083	2149,885	1581,204
<i>C. sclopetarius</i>	27	3529	11802	6722,077	2153,278
<i>C. vittatus</i>	24	1948	11293	5579,240	2283,914

Pode-se observar que praticamente todos os estágios de desenvolvimento dos ovos (exceto o quinto) foram bem representados nas desovas de *C. antillensis* (Figura 5.1). Por outro lado, os ovos das desovas de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* corresponderam em sua maioria ao estágio 1. O período de incubação dos ovos não foi estimado para estas espécies neste momento mas será objeto de estudos futuros.

O tamanho dos ovos correspondentes ao estágio de desenvolvimento 1 apresentou diferenças significativas entre as três espécies de ermitões (ANOVA, $F=63,406$; $gl=2$; $p<0,001$). Neste sentido, os ovos de *C. sclopetarius* ($0,482 \pm 0,023\text{mm}$) foram maiores que os de *C. vittatus* ($0,443 \pm 0,009\text{mm}$; Tukey, $p=0,021$) e que os de *C. antillensis* ($0,375 \pm 0,051\text{mm}$; $p<0,001$), enquanto que os de *C. vittatus* foram maiores que os de *C. antillensis* ($p<0,001$).

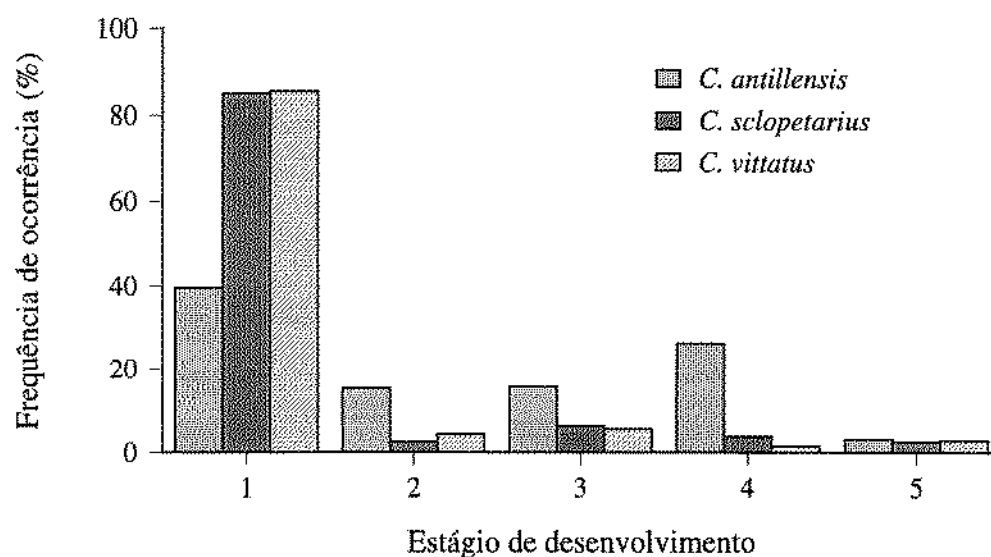


FIGURA 5.1. Distribuição de frequência dos estágios de desenvolvimento dos ovos registrados nas desovas amostradas para as três espécies de ermitão estudadas.

Clibanarius antillensis apresentou diferenças no tamanho dos ovos entre os diferentes estágios de desenvolvimento (ANOVA, $F=55,734$; $gl=4$; $p<0,001$), sendo os ovos recém produzidos (estágio 1) menores que os ovos que estão prestes a liberar as larvas (estágio 5). Não houve dados suficientes para realizar esta análise com as desovas de *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. A comparação múltipla das médias do tamanho dos ovos (teste de Tukey) está ilustrada na Tabela 5.3. Como pode ser visto, dentre todas as comparações, apenas as entre os estágios 2x3 e 4x5 não revelam diferenças no tamanho dos ovos.

O peso das desovas também variou entre as três espécies de ermitões (ANOVA, $F=61,587$, $gl=2$, $p<0,001$), sendo o das de *C. sclopetarius* ($0,187 \pm 0,060g$) maior que o das de *C. vittatus* ($0,132 \pm 0,054g$; Tukey, $p=0,001$) e de *C. antillensis* ($0,034 \pm 0,036g$; $p<0,001$). As desovas de *C. vittatus* também foram mais pesadas que as de *C. antillensis* ($p<0,001$). Tanto o tamanho dos ovos quanto o peso das desovas apresentaram a mesma relação entre as três espécies de ermitões, sendo sempre maiores para *C. sclopetarius*, intermediários para *C. vittatus* e menores para *C. antillensis*. Isto pode ser explicado pelo fato destas duas variáveis estarem altamente correlacionadas entre si (Figura 5.2).

TABELA 5.3

Matriz de probabilidades para as comparações múltiplas do tamanho dos ovos de *C. antillensis* entre os estágios de desenvolvimento registrados. (X, média aritmética; DP, desvio padrão)

Estágios de desenvolvimento	N	X	DP	Probabilidades das comparações par a par				
				1	2	3	4	5
1	24	0,375	0,009	1,000				
2	20	0,456	0,010	0,000	1,000			
3	11	0,483	0,013	0,000	0,464	1,000		
4	27	0,544	0,008	0,000	0,000	0,002	1,000	
5	4	0,576	0,022	0,000	0,000	0,004	0,638	1,000

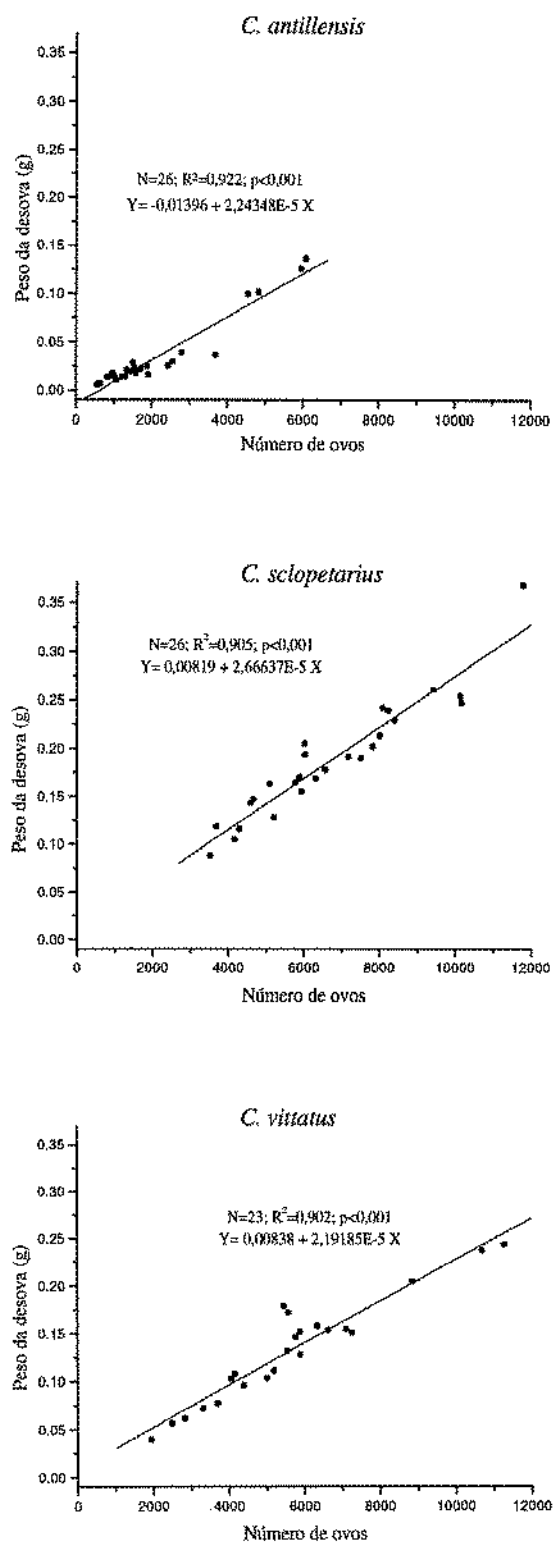


FIGURA 5.2. Regressões lineares entre o número de ovos e o peso das desovas das três espécies de ermitões.

O número de ovos está positivamente relacionado com o tamanho das fêmeas das três espécies de ermitões (Figura 5.3), de forma que fêmeas grandes produzem desovas maiores que fêmeas pequenas. Ainda que o valor para o ajuste entre o comprimento do escudo cefalotorácico e o número de ovos produzidos por *C. sclopetarius* tenha sido baixo, os ajustes obtidos para as três espécies de ermitões representam as mesmas relações entre as variáveis em questão (Análise de covariância, elevação: $F=1,669$, $gl=2$, $p=0,196$; inclinação: $F=1,702$, $gl=2$, $p=0,190$). Assim, constata-se que taxa de aumento no número de ovos ocasionada pelo aumento no tamanho dos indivíduos é a mesma para as três espécies de ermitões.

Regressões lineares revelam que não há relação entre o tamanho e o número dos ovos em estágio 1 para *C. sclopetarius* ($R^2=0,019^{ns}$) e para *C. vittatus* ($R^2=0,054^{ns}$), isto é, desovas grandes ou pequenas apresentam ovos de mesmo tamanho. Ao contrário destas duas espécies, as desovas de *C. antillensis* tendem a apresentar ovos com maiores tamanhos em ninhadas maiores ($R^2=0,315$, $p=0,004$).

Não foram verificadas relações entre o número de ovos produzidos por *C. antillensis* e por *C. vittatus* e os valores de adequação das conchas aos indivíduos destas espécies ($N=24$; $R^2=0,003$; $p=0,785$ e $N=21$; $R^2=0,023$; $p=0,507$, respectivamente). Para *C. sclopetarius* esta relação foi significativa ($p=0,009$), embora tenha sido fraca ($R^2=0,252$). Apesar disto, verificou-se uma tendência de fêmeas com valores de adequação mais elevados (fêmeas em conchas mais pesadas que as ideais) em produzir desovas menores (Figura 5.4). Para uma análise mais precisa sobre a influência da adequação das conchas na fecundidade dos ermitões seria necessário verificar esta relação para cada classe de tamanho destes indivíduos, o que não foi possível com estes dados.

De qualquer forma, regressões lineares entre o número de ovos produzidos e o peso das conchas utilizadas por *C. antillensis* revelam que há uma influência positiva do peso destas sobre a fecundidade ($N=25$, $R^2=0,681$, $p<0,001$). Esta relação não foi verificada para *C. sclopetarius* ($N=26$, $R^2=0,069$, $p=0,195$) e para *C. vittatus* ($N=21$, $R^2=0,094$, $p=0,177$).

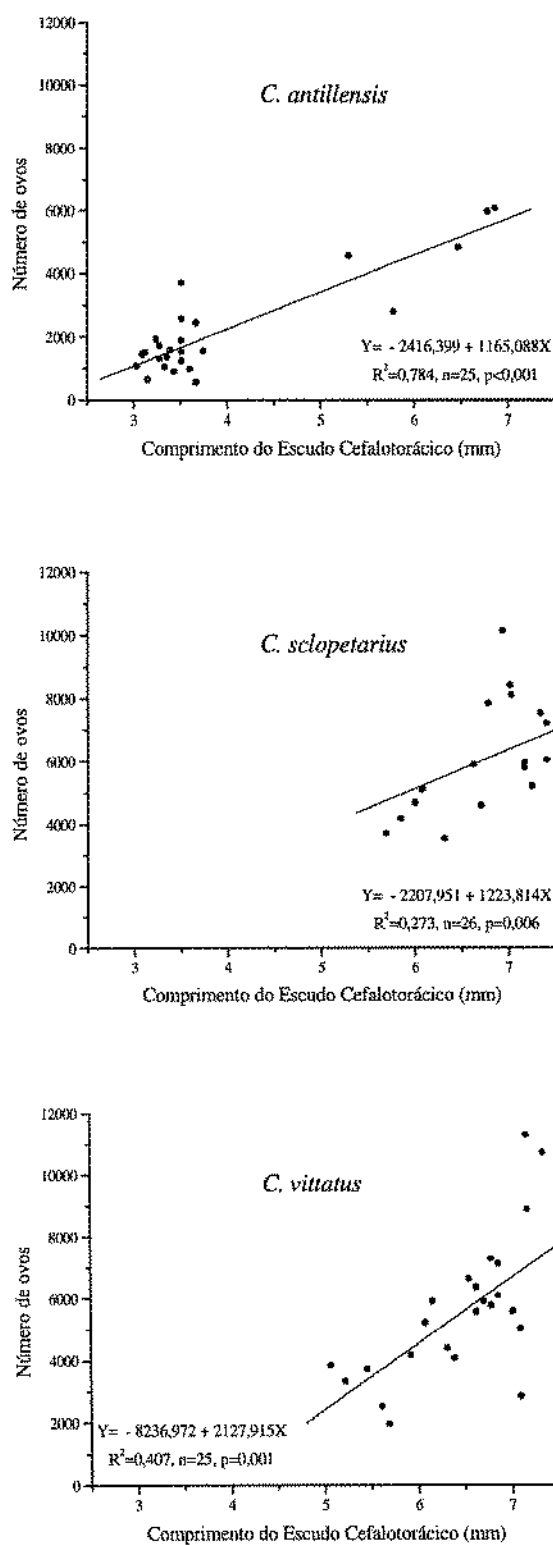


FIGURA 5.3. Regressões lineares entre o comprimento do escudo cefalotorácico (mm) das fêmeas ovadas das três espécies de ermitões e o número de ovos produzidos.

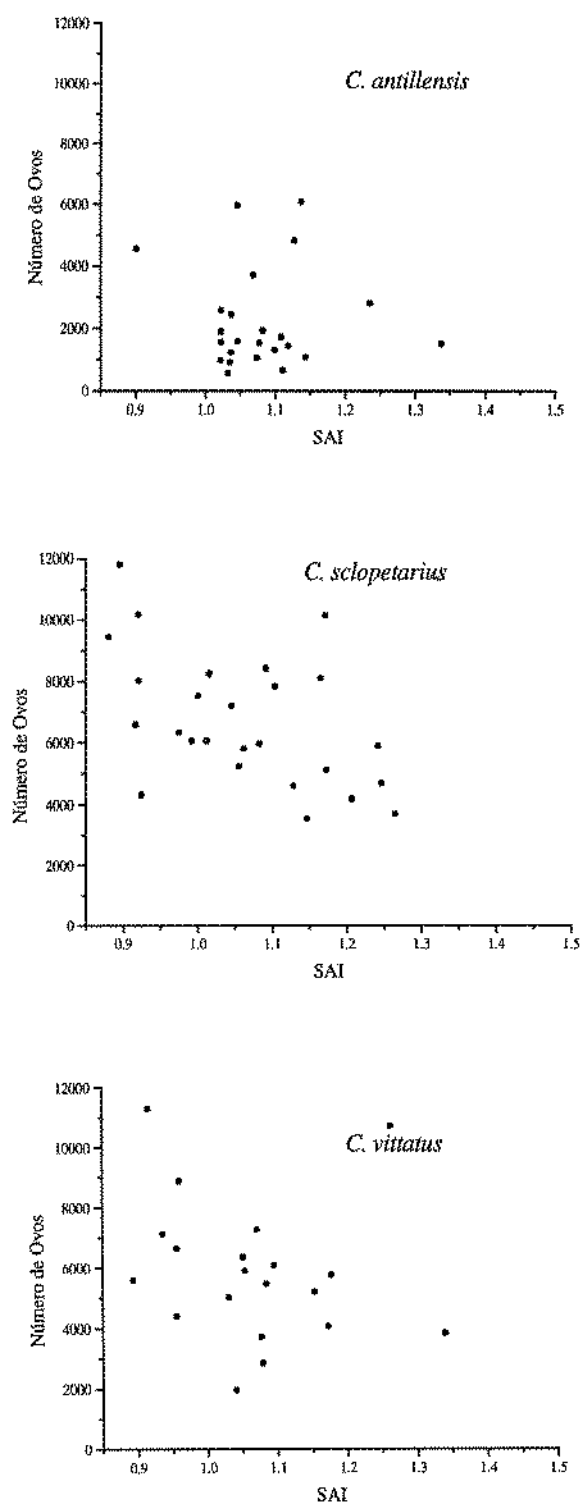


FIGURA 5.4. Variação do número de ovos em função da adequação (SAI) das conchas às fêmeas ovadas.

DISCUSSÃO

Segundo Childress (1972), a fecundidade é uma medida para a aptidão reprodutiva de um indivíduo ou de uma população pois é uma função direta do potencial reprodutivo de um indivíduo em relação a outro. Desta forma, pode-se concluir que o potencial reprodutivo de *C. antillensis* (menor fecundidade) é inferior ao de *C. scolopetarius* e ao de *C. vittatus*. De uma forma geral, pode-se concluir também que a fecundidade é dependente do tamanho dos indivíduos destas três espécies de ermitões, o que está de acordo com os dados já existentes para este grupo de animais (Fotheringham 1976a, Bertness 1981c, Wilber 1989, Negreiros-Fransozo *et al.* 1992).

As relações apresentadas na Tabela 5.3 permitem dois tipos de comentário. O primeiro diz respeito à estratégia reprodutiva das diferentes espécies de ermitões. *Paguristes tortugae* e *Diogenes brevirostris* apresentaram ovos com diâmetros maiores e desovas menos numerosas que as demais espécies, indicando que estas estão investindo em cuidado à prole, ou seja, apresentando uma estratégia *k* (Cody 1966). Segundo este raciocínio, as outras espécies estariam investindo em número de descendentes, ou seja, estariam apresentando uma estratégia *r* (Cody 1966). Estas estratégias refletem-se diretamente na ecologia das larvas destas espécies, pois, segundo Sastry (1983), ovos grande são produzidos por espécies que apresentam larvas lecitotróficas ou de desenvolvimento direto, enquanto que ovos pequenos são produzidos por espécies que apresentam larvas planctotróficas. Assim, as três espécies de *Clibanarius* estudadas neste trabalho apresentam uma estratégia reprodutiva similar, na qual o número de descendentes é maximizado em detrimento ao cuidado à prole, ocasionando a produção de larvas planctotróficas ao invés de lecitotróficas.

Em segundo lugar, para cada tipo de estratégia empregada há uma relação positiva entre a fecundidade e o tamanho das fêmeas, independente da espécie de ermitão. Assim, verifica-se que ermitões grandes como *C. scolopetarius* e *C. vittatus* (presente trabalho) apresentam uma fecundidade maior que ermitões pequenos *C. antillensis* (presente trabalho e Turra e Leite no prelo). A fecundidade destas duas também foi maior que a de *C. tricolor* (Bach *et al.* 1976). Da mesma forma verifica-se uma fecundidade maior para *D. brevirostris* (Emmerson e Alexander 1986) que para *P. tortugae* (Negreiros-Fransozo *et al.* 1992).

Para uma comparação da fecundidade das espécies estudadas neste trabalho com a de outras espécies de ermitões procedeu-se a confecção da Tabela 5.3, a qual foi baseada em Fotheringham (1980). Segundo este autor, a grande variação no número de ovos produzidos está melhor associada à diferenças no tamanho dos indivíduos e dos ovos das diferentes espécies de ermitões que à um gradiente latitudinal.

Tabela 5.4

Relação dos trabalhos realizados com fecundidade em ermitões, baseada em Fotheringham (1980).

Ermitão	Local	Compr. esc. cefalot. (mm)	Fecundidade média ***	Diâmetro dos ovos *	Autor
<i>Clibanarius tricolor</i>	Belize (17°N)		299	0,401	Fotheringham (1980)
<i>Clibanarius tricolor</i>	Flórida (24°50'N)	4,62	150		Bach <i>et al.</i> (1976)
<i>Clibanarius chapini</i>	Ghana (6°N)		766 (403-2162)	0,3-0,4	Ameyaw-Akumfi (1975)
<i>Clibanarius senegalensis</i>	Ghana (6°N)		705 (483-1894)	0,3-0,5	Ameyaw-Akumfi (1975)
<i>Clibanarius albidigitus</i>	Costa Rica (8°50'N)		300		Childress (1972)
<i>Clibanarius olivaceus</i>	Madras, Índia (13°N)		210		Kamalaveni (1949)
<i>Clibanarius longitarsus</i>	Madras, Índia (13°N)		500		Kamalaveni (1949)
<i>Clibanarius vittatus</i>	Florida (27°52'N)		7376 (2594-15865)		Lowery e Nelson (1988)
<i>Clibanarius vittatus</i>	Texas (29°50'N)		9291 (9291-30520)	0,445	Fotheringham (1976a)
<i>Clibanarius vittatus</i>	São Sebastião (23°49'S)	6,97	5579 (1948-11293)	0,443	Presente estudo
<i>Clibanarius antillensis</i>	São Sebastião (23°49'S)	3,76	2150 (556-6083)	0,375	Presente estudo
<i>Clibanarius antillensis</i>	São Sebastião (23°49'S)**	3,04	637 (48-4529)		Turra e Leite (no prelo)
<i>Clibanarius sclopetarius</i>	São Sebastião (23°49'S)	7,74	6722 (3529-11802)	0,482	Presente estudo
<i>Pagurus pollicaris</i>	Texas (29°50'N)		4717 (514-10961)	0,556	Fotheringham (1976a)
<i>Pagurus longicarpus</i>	Texas (29°50'N)		2027 (260-4054)	0,551	Fotheringham (1976a)
<i>Paguristes tortugae</i>	Ubatuba, Brazil (23°26'S)	4,47	172 (12-562)	0,76	Negreiros-Fransozo <i>et al.</i> 1992
<i>Diogenes brevirostris</i>	África do Sul (32°S-34°S)	3,8-6,2	(540-3478)	0,75	Emmerson e Alexander (1986)

* Estágios iniciais de desenvolvimento; ** Área adjacente a Ilha de Pernambuco denominada Praia Grande;

*** Variação no tamanho da desova

A variação no número de ovos produzidos por *C. vittatus* entre as populações da Flórida (Lowery e Nelson 1988), do Texas (Fotheringham 1976a) e de São Sebastião pode ser explicada segundo a teoria de Cody (1966). Nesta, populações de áreas onde as condições ambientais são marcadamente sazonais geralmente levam a uma grande mortalidade de indivíduos. Além disso, estes tendem a maximizar a fecundidade para preencher o ambiente que não está saturado (com nichos vagos). Em populações de regiões tropicais (São Sebastião e todos os exemplos acima apresentados), onde o ambiente está saturado devido à estabilidade ambiental, a fecundidade tende a ser menor e o cuidado à prole mais intenso. Neste sentido, o tamanho dos ovos de *C. vittatus* entre as populações de São Sebastião e do Texas é muito semelhante (Tabela 5.4), indicando que o investimento energético por descendente é equivalente. Desta forma, estas diferenças entre populações podem estar associadas a outros fatores como a disponibilidade de alimento e de conchas, ou até mesmo diferenças no tamanho dos indivíduos.

A maior fecundidade verificada para a população de *C. antillensis* na Ilha de Pernambuco (presente trabalho) em comparação com a da Praia Grande (Turra e Leite no prelo), ambas na região de São Sebastião, pode estar associada à diferença no tamanho dos indivíduos entre elas, o que provavelmente é devido às maiores dimensões das conchas disponíveis e utilizadas pelos ermitões na Ilha de Pernambuco.

Os dados referentes à relação entre o tamanho dos ovos e a fecundidade de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus*, podem indicar que, para as fêmeas analisadas, não há limitação de espaço para as desovas pois, se houvesse, desovas mais numerosas deveriam apresentar ovos com diâmetros menores. Para *C. antillensis* este resultado sofre uma alteração pois a presença de ovos maiores está correlacionada com desovas maiores. Esta pode ser uma consequência do fato do tamanho dos ovos aumentar com o tamanho dos indivíduos desta espécie ($N=24$, $R^2=0,551$, $p<0,001$) e com o tamanho dos ermitões de uma maneira geral, independentemente da espécie ($N=65$, $R^2=0,654$, $p<0,001$). Este fato também explicaria o maior tamanho dos ovos de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* quando comparados aos de *C. antillensis*. Assim, os ovos grandes registrados para *C. antillensis* são produzidos pelas maiores fêmeas desta espécie, as quais provavelmente estão investindo mais energia em seus ovos (ovos com maiores diâmetros) que as menores fêmeas desta espécie. Estes resultados não foram verificados para as outras duas espécies porque a variação no comprimento da carapaça destas foi menor que para *C. antillensis*.

Os ovos de *C. antillensis* sofreram um incremento em tamanho durante o desenvolvimento embrionário, o que, segundo Branco e Avilar (1992), pode indicar que eles estão sofrendo uma hidratação. Este incremento no tamanho dos ovos também foi verificado por Fotheringham (1980) e Ameyaw-Akumfi (1975) e pode estar relacionado com uma mortalidade ao longo do desenvolvimento embrionário, visto que Fotheringham (1976a), Bertness (1981a) e Lancaster (1990) indicam que as fêmeas não podem carregar mais ovos que conseguem armazenar dentro de suas conchas. Esta mortalidade não foi verificada neste trabalho, mas foi relatada por Fotheringham (1980) e Ameyaw-Akumfi (1975) para outras espécies de ermitões.

A diferença encontrada no desenvolvimento embrionário entre as três espécies baseou-se na probabilidade de encontro dos diferentes estágios de desenvolvimento embrionário nas desovas. Fotheringham (1980) também amostrou mais desovas em estágio de desenvolvimento precoce (ovos sem olhos) que adiantado (ovos com olhos). Desta forma, constatou-se que os estágios de desenvolvimento de *C. antillensis* apresentam praticamente a mesma duração, enquanto que para *C. sclopeticarius* e *C. vittatus* o estágio 1 apresenta duração maior que os demais. Sem dúvida é necessário um estudo futuro sobre o desenvolvimento embrionário destas três espécies para verificar estas considerações.

As conchas de gastrópodes mostraram uma certa influência na fecundidade das espécies estudadas. Constatou-se uma tendência de redução da fecundidade em conchas mais inadequadas (valores altos de SAI). O peso das conchas, por sua vez, relacionou-se positivamente com o tamanho da desova de *C. antillensis*, indicando que as maiores desovas são produzidas em conchas mais pesadas. No entanto, conchas mais pesadas podem também apresentar dimensões maiores e ser ocupadas por fêmeas grandes, as quais, como já foi apresentado anteriormente, possuem maiores fecundidades. Por outro lado, a influência do peso na fecundidade de *C. sclopeticarius* e de *C. vittatus* não foi constatada, pois não há muita variação no peso das conchas ocupadas por esta espécie e no tamanho dos seus indivíduos quando comparado a *C. antillensis*.

Para trabalhos futuros é necessária uma avaliação do desenvolvimento embrionário, tanto com relação à mortalidade quanto ao crescimento dos ovos, e do período de incubação de ovos para cada uma destas espécies de ermitões. Além disso, é necessária uma avaliação do investimento reprodutivo e da fecundidade para cada classe de tamanho destes ermitões. Por fim, a influência separada do tipo, adequação e peso das conchas na fecundidade deve ser verificada com o auxílio de experimentos.

Considerações Finais

As três espécies apresentaram dois tipos de estratégias de ocupação do ambiente. *Clibanarius antillensis* apresentou uma distribuição agrupada, enquanto que *C. sclopetarius* e *C. vittatus* distribuíram-se de forma regular ao longo da área. Este modo de ocupação do espaço mostrou-se muito relacionado à tendência dos organismos destas espécies em agruparem-se e as suas capacidades de dispersão.

A partilha de tipos de substratos e microambientes verificada na natureza esteve muitas vezes relacionada à utilização em diferentes proporções de diferentes tipos de ambientes do que a uma utilização sem sobreposição. As alterações de nicho relacionadas aos tipos de substratos utilizados foram inferidas a partir de experimentos de seleção. Nestes, constatou-se que *C. vittatus* ocupou os substratos preferidos no campo, enquanto que as outras duas espécies utilizaram substratos sub-ótimos. Embora ocorra esta utilização de substratos sub-ótimos, as três espécies não utilizaram ao acaso os tipos de substratos e microambientes no campo, os quais foram selecionados.

De uma forma geral, estes padrões de ocupação de espaço apresentaram-se muito relacionados com as tolerâncias destas espécies à exposição ao ar. Assim, os indivíduos utilizaram frequentemente substratos com áreas sombreadas, poças de marés e fenda bem como aqueles que permitissem que estes se enterrassem.

Com relação à estrutura populacional verificou-se que as três espécies apresentaram padrões muito semelhantes. Constatou-se um dimorfismo sexual com machos maiores que as fêmeas. A razão sexual mostrou-se desviada para fêmeas, principalmente nas menores classes de tamanho. Nas classes de tamanho intermediárias entre a dominadas por fêmeas e por machos foram encontrados indivíduos intersexo, com aberturas genitais na base do terceiro e quinto pares de patas. Até o momento não há uma explicação concreta sobre este tipo de hermafroditismo em ermitões, podendo configurar tanto uma situação de protoginia quanto de protandria. Não foram verificadas grandes alterações sazonais no tamanho dos indivíduos, o que não evidencia períodos de recrutamento.

Ao comparar as três espécies de ermitões quanto aos ciclos reprodutivos e quanto às porcentagens de fêmeas ovadas amostradas verifica-se que há dois padrões bem distintos.

O primeiro corresponde ao de *C. sclopetarius* e *C. vittatus* no qual o ciclo reprodutivo é sazonal e há baixas frequências de fêmeas ovadas no período estudado como um todo. O outro corresponde ao de *C. antillensis*, no qual o ciclo reprodutivo é heterogeneamente contínuo e há uma alta frequência de fêmeas ovadas. Analisando-se os dados referentes à adequação das conchas aos indivíduos destas três espécies constata-se que estas conchas apresentam-se menos adequadas a *C. antillensis* que às outras duas espécies estudadas, o que indica que esta espécie está utilizando conchas mais pesadas que o ideal. Entretanto, a relação entre peso e tamanho das conchas parece estar na dependência do tipo de concha analisado (Tabela 3.3). Assim, os valores de adequação calculados para as conchas ocupadas por *C. antillensis* podem indicar que estes ermitões estejam utilizando conchas relativamente maiores e com maior volume interno que as ideais. Por outro lado, esta espécie poderia estar apenas utilizando conchas relativamente mais pesadas e sem incremento em tamanho que as ideais, como é o caso das conchas de *C. atratum*, as mais utilizadas por *C. antillensis* (Correlação entre peso e comprimento das conchas: $R=0,496$).

De qualquer forma, regressões lineares entre o número de ovos produzidos e o peso das conchas utilizadas por *C. antillensis* revelam que há uma influência positiva do peso destas sobre a fecundidade ($N=25$, $R^2=0,681$, $p<0,001$), provavelmente porque, segundo Fotheringham (1976a e 1980), ermitões maiores utilizam as conchas mais pesadas (maiores). Esta relação não foi verificada para *C. sclopetarius* ($N=26$, $R^2=0,069$, $p=0,195$) e para *C. vittatus* ($N=21$, $R^2=0,094$, $p=0,177$).

Se o incremento no peso das conchas utilizadas por *C. antillensis* realmente indicar um consequente incremento no tamanho e volume interno destas, o que aparentemente não é o caso das conchas de *C. atratum*, estes indivíduos terão espaço disponível para crescer e alocar energia em crescimento (Childress 1972, Bertness 1981d). Por outro lado, se a inadequação destas conchas se refletir num peso extremamente dispendioso para serem transportadas pelos ermitões sem possibilitar espaço para seu crescimento, estes alocarão sua energia em reprodução (Bertness 1981d, Carlon e Ebersole 1995).

Assim, a partir de todas estas evidências é muito provável que os padrões reprodutivos verificados para *C. antillensis* sejam uma consequência da inadequação das conchas utilizadas por estes ermitões. Entretanto, uma terceira hipótese ainda pode ser levantada. As conchas de *C. atratum* são utilizadas unicamente por indivíduos de *C. antillensis*, principalmente os menores (fêmeas ovadas e não ovadas). Os machos desta espécie apresentam sobreposição no uso de conchas com os menores indivíduos de *C.*

sclopetarius e de *C. vittatus*, ou seja, não utilizam um recurso exclusivo como as fêmeas. Esta diferença de utilização de conchas entre machos e fêmeas deve-se basicamente às diferenças no tamanho destes indivíduos. As fêmeas que alcançarem maiores tamanhos, semelhantes ao dos machos, terão que utilizar conchas que estão sendo disputadas por todos estes indivíduos supracitados e, se estas forem competitivamente inferiores como demonstrado por Bertness (1981b) para outras espécies, poderão ter sua aptidão (sobrevivência) reduzida. Assim, seria vantajoso para estas fêmeas continuarem com tamanhos pequenos, ocupando conchas relativamente maiores que seu tamanho, ou seja, que contenham espaço disponível para a produção de desovas relativamente maiores às que elas produziram se estivessem em conchas com dimensões menores.

Alternativamente, como as conchas utilizadas por *C. sclopetarius* e por *C. vittatus* apresentaram-se mais adequadas a estes ermitões, estes, ao contrário de *C. antillensis*, não investiram energia em reprodução. A estratégia reprodutiva utilizada por estas duas espécies indica, segundo Bertness (1981d), que elas estão alocando energia em crescimento para poderem investir futuramente em reprodução. Neste momento, estes indivíduos teriam a estratégia de alcançarem um certo tamanho, no qual o sucesso reprodutivo é máximo, para reproduzirem-se mais intensamente. Para tanto é preciso lembrar que fêmeas maiores produzem mais ovos que fêmeas menores.

A despeito destas diferenças nos potenciais reprodutivos (fecundidade) destas espécies, elas apresentam uma estratégia reprodutiva similar, na qual o número de descendentes é maximizado em detrimento ao cuidado à prole, ocasionando a produção de larvas planctotróficas ao invés de lecitotróficas. Além disso, a densidade encontrada para *C. antillensis* nesta área é muito superior à encontrada para as duas outras espécies. Esta situação seria possível caso os jovens e adultos de *C. antillensis* sofressem uma pressão de predação menor que *C. sclopetarius* e que *C. vittatus*, isto supondo-se que a mortalidade larval seja igual para as três espécies. Por outro lado, a menor densidade de *C. sclopetarius* e de *C. vittatus* também pode ser explicada pelo fato destas espécies apresentarem uma maior mobilidade que *C. antillensis* (G. Jacobucci, com. pessoal). Desta forma, estas duas espécies poderiam apresentar uma área de vida maior que *C. antillensis* e estar distribuídas por toda a Região do Araçá, não ficando restritas à Ilha de Pernambuco. Outro fato que pode elucidar esta aparente contradição é que *C. antillensis* é um ermitão típico de substrato rochoso, enquanto que as outras duas espécies podem ocorrer frequentemente em

substrato areno-lodoso (Fransozo e Negreiros-Fransozo 1996, Leite *et al.* no prelo), não ficando restritas aos arredores da Ilha de Pernambuco.

Esta diferença em densidade entre estas espécies também pode ser atribuída às suas estratégias reprodutivas. Embora *C. antillensis* tenha um menor potencial reprodutivo que *C. sclopetarius* e que *C. vittatus*, esta espécie se reproduz durante todo o ano, ao passo que as outras duas têm um padrão reprodutivo sazonal. Esta situação poderia fazer com que *C. antillensis* produzisse mais descendentes que as demais espécies.

As três espécies de ermitões partilharam o recurso “conchas de gastrópodes”. *Clibanarius antillensis* utilizou conchas de diferentes espécies e menores (mais leves) que as utilizadas por *C. sclopetarius* e *C. vittatus*. Estas duas últimas espécies utilizaram as mesmas conchas de gastrópodes, porém em diferentes proporções. Houve também partilha de conchas entre indivíduos de diferentes tamanhos, a qual pode ser explicada em parte pela diferença em tamanho dos indivíduos destas três espécies.

A grande variação na fecundidade dos ermitões entre populações pode ser atribuída principalmente a diferenças no tamanho dos seus indivíduos (Fotheringham 1980). Como o tamanho dos indivíduos é fortemente relacionado com o suprimento (tipos, condição e tamanhos) de conchas (Markham 1968, Fotheringham 1976a e b, Spight 1977), estas podem ser o principal fator que gera variabilidade intraespecífica em fecundidade nestes organismos. Como a situação de coexistência na Ilha de Pernambuco demonstrou afetar a utilização de conchas pelas três espécies de ermitões, ela provavelmente tem um efeito particular na fecundidade destas. A maior fecundidade de *C. antillensis* na Ilha de Pernambuco que na Praia Grande (Turra e Leite no prelo), onde esta espécie não está em simpatria com *C. sclopetarius* e *C. vittatus*, está associada às maiores dimensões das conchas ocupadas por esta espécie neste primeiro local. Para se verificar a influência da condição de simpatria na fecundidade destes indivíduos, as suas fecundidades deveriam ser comparadas às fecundidades de indivíduos destas mesmas espécies em áreas de alopatria, porém sem variação nos suprimentos de conchas.

No entanto, como a disponibilidade de alimento está diretamente relacionada com a abundância (Reese 1969) e atividade reprodutiva (Bertness 1981a) de ermitões, ela também deve ter um papel importante na determinação da fecundidade.

De uma forma geral, o levantamento dos modos de vida destas três espécies de ermitões forneceu informações fundamentais para explicar a coexistência das mesmas na área estudada. Partilha de substratos, microambientes e de conchas foram verificadas entre

as três espécies. A determinação das preferências dos ermitões por conchas e por tipos de substrato permitiram a identificação de alterações no nicho realizado destas populações na situação de simpatria.

Literatura Citada

- ABBOTT, R. T. 1974. **American Seashells**. 2nd Edition, van Nostrand Reinhold Company, 663pp.
- ABRAMS, P. A. 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus*. **Oecologia** 34: 239-253.
- ABRAMS, P. A. 1980a. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. **Oecologia** 46: 365-379.
- ABRAMS, P. A. 1980b. Some comments on measuring niche overlap. **Ecology** 61: 44-49.
- ABRAMS, P. A. 1988. Sexual differences in resource use in hermit crabs: consequences and causes. Pages 283-296 in G. Chelazzi and M. Vanni, eds. **Behavioral adaptations to intertidal life**. Plenum, New York.
- ALEXANDER, R. D., HOOGLAND, J. L., HOWARD, R. D., NOONAN, K. M. E SHERMAN, P. W. 1979. Sexual dimorfisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. Pages 402-435 in N. A. Chagnon and W. Irons. eds. **Evolutionary biology and human social organization**. Duxbury, North Scituate, Mass.
- AMARAL, A. C. Z. e MORGADO, E. H. 1994. Alteraciones en la fauna de anelídeos poliquetos de Araçá, São Sebastião (SP, Brasil). **Rev. Acad. Colomb. Cien.** 19(72): 147-152.
- AMEYAW-AKUMFI, C. 1975. The breeding biology of two sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, *Clibanarius chapini* and *C. senegalensis*. **Mar. Biol.** 29: 15-28.
- ARANTES, I. C. 1994. **Utilização e seleção de conchas por ermitões da zona entremarés na região do Araçá (SP)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia. UNICAMP. 86p
- ASAKURA, A. 1987. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus* Terao. III. Mating system. **Bull. Mar. Sci.** 41: 282-288.
- ASAKURA, A. 1992. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus* Terao. V. Ecological implications in the pattern of molting. **J. Crust.**

- Biol. 12 (4): 537-545.**
- ASAKURA, A. e KIKUCHI, T. 1984. Population ecology of the sand dwelling hermit crab, *Diogenes nitidimanus* Terao. II. Migration and life history. **Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab., 7 (2): 109-123.**
- BACH, C. B.; HAZLETT, B. e RITTSCHOF, D. 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. **Ecology 57: 579-586.**
- BEGON, M.; HARPER, J. L. e TOWNSEND, C. R. 1996. **Ecology, individuals, populations and communities.** Oxford, Blackwell Sciences Ltd, 3rd Edition, 1068p.
- BERTNESS, M. D. 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the Bay of Panama. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 48: 1-16.**
- BERTNESS, M. D. 1981a. Seasonality in tropical hermit crab reproduction in the Bay of Panama. **Biotropica 13 (4): 292-300.**
- BERTNESS, M. D. 1981b. Interference, exploitation, and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 49: 189-202.**
- BERTNESS, M. D. 1981c. The influence of shell type on the growth rates and clutch sizes of hermit crabs. **Crustaceana 40: 197-205.**
- BERTNESS, M. D. 1981d. Pattern and plasticity in tropical hermit crab growth and reproduction. **Am. Nat. 117: 754-773.**
- BERTNESS, M. D. 1981e. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. **Ecology 62 (2): 411-425.**
- BERTNESS, M. D. 1981f. Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. **Ecology 62 (3): 751-761.**
- BERTNESS, M. D. 1981g. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. **Am. Nat. 118: 432-437.**
- BERTNESS, M. D. CUNNINGHAM, C. 1981. Crab shell-crushing predation and gastropod architectural defense. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 50: 213-230.**
- BLACKSTONE, N. W. 1985. The effects of shell size and shape on growth and form in hermit crabs *Pagurus longicarpus*. **Biol. Bull. 168: 75-90.**
- BOLLAY, M. 1964. Distribution and utilization of gastropod shells by the hermit crab *Pagurus samuelis*, *P. granosimanus*, and *P. hirsutiunculus* at Pacific Grove, California. **Veliger, (suppl.) 6: 71-76.**

- BORJESSON, D. L. e SZELISTOWSKI, W. A. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* (Stimpson) in a tropical mangrove estuary. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **133**: 213-228.
- BRANCO J. O. e AVILAR, M. G. 1992. Fecundidade em *Callinectes danae* Smith (Decapoda, Portunidae) da Lagoa da Conceição, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revta. Bras. Zool.** **9** (3/4): 167-173.
- BRIGHTWELL, L. R. 1952. Further notes on the hermit crab *Eupagurus bernhardus* and associated animals. **Proc. Zool. Soc. Lond.** **123**: 61-64.
- BROOKS, W. R. 1989. Hermit crab alter sea anemone placement patterns for shell balance and reduced predation. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **132**: 109-121.
- BROOKS, W. R. e 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. **Biol. Bull.** **168**: 1-17.
- BROSSI-GARCIA, A. L. 1987. Juvenile development of *Clibanarius sclopetarius* (Herbst, 1976) (Crustacea, Paguridea, Diogenidae) in the laboratory. **J. Crust. Biol.** **7** (2): 338-357.
- BROSSI-GARCIA, A. L. 1988. Juvenile development of *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda, Anomura) in the laboratory. **Crustaceana** **54** (3): 294-313.
- BROWN, W. L., Jr e WILSON, E. O. 1956. Character displacement. **Syst. Zool.** **5**: 49-64.
- BUCKLEY, W. J. e EBERSOLE J. P. 1994. Symbiotic organisms increase the vulnerability of a hermit crab to predation. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **182**: 49-64.
- BURGGREN, W. W. e McMAHON, B. R. 1981. Oxygen uptake during environmental temperature change in hermit crabs: adaptation to subtidal, intertidal, and supratidal habitats. **Physiol. Zool.** **54** (3): 325-333.
- CAINE, E. A. 1980. Adaptations of a species of hermit crab (Decapoda, Paguridea) inhabiting sessile worm tubes. **Crustaceana** **38**(3): 306-310.
- CARLON, D. B. e EBERSOLE, J. P. 1995. Life-history variation among three temperate hermit crabs: the importance of size in reproductive strategies. **Biol. Bull** **188**: 329-337.
- CAROTHERS, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. **Am. Nat.** **124**: 244-254.
- CHARNIAUX-COTTON, H. 1965. Hormonal control of sex differentiation in invertebrates. In: Dehaan, R. L. and H. Ursprung (eds.). **Organogenesis**. New York,

- Holt, Rinehart and Winston, pp. 701-740.
- CHARNOV, E. L. 1982. **The theory of sex allocation**. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- CHILDRESS, J. R. 1972. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. **Ecology** 53 (5): 960-964.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. **Evolution** 20: 174-184.
- CONOVER, M. R. 1978. The importance of various shell characteristics to the shell selection behavior of hermit crabs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 32: 131-142.
- CONOVER, M. R. 1979. Effects of gastropod shell characteristics and hermit crabs on shell epifauna. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 40: 81-94.
- DAVENPORT, J. 1972. Effects of size upon salinity tolerance and volume regulation in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Mar. Biol.** 17: 222-227.
- DRAPKIN, E. I. 1963. Effect of *Rapana bezear* Linne on the Black Sea fauna. Doklady Akademii nauk SSSR 151:700-703. **Translation Biological Science Section** 151: 964-966.
- ELLIOTT, J. M. 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. **Freshwater Biological Association Scientific Publication N° 25**. 157p.
- ELWOOD, R.W., MARKS, N. e DICK, J. T. A. 1995. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Mar. Biol.** 123: 431-434.
- ELWOOD, R. W. e STEWART, A. 1987. Reproduction in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Ir. Nat. J.** 22: 252-255.
- EMMERSON, W. D. e ALEXANDER, M. D. 1986. Shell utilization and morphometrics of the hermit crab *Diogenes brevisrostris* Stimpson. **S. Afr. Tydskr. Dierk.** 21(3): 211-216.
- FOREST, e SAINT LAURENT, M. 1967. Campagne de la "Calypso" au large de côtes Atlantiques de l'Amerique du Sud (1961-1962). 6. Crustacés Décapodes: Pagurides. **Ann. Inst. Oceanogr. Monaco** 45 (2): 47-169.
- FOTHERINGHAM, N. 1975. Structure of seasonal migrations of the littoral hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 18: 47-53.
- FOTHERINGHAM, N. 1976a. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. **Ecology** 57: 570-578.

- FOTHERINGHAM, N. 1976b. Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **23**: 299-305.
- FOTHERINGHAM, N. 1980. Effects of shell utilization on reproductive patterns in tropical hermit crabs. **Mar. Biol.** **55**: 287-293.
- FOTHERINGHAM, N. e BAGNALL, R. A. 1976. Seasonal variation in the occurrence of planktonic larvae of sympatric hermit crabs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **21**: 279-287.
- FOWLER, J. e COHEN, L. 1990. **Practical statistics for field biology**. Open University Press. 227p.
- FRANSOZO, A. e NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. 1996. **Brasilian coastal Crustacea Decapoda**. Ed. C. E. Bicudo e N. A. Menezes. In: Biodiversity in Brazil, a first approach. Proccedings of the Workshop Methods for the assesement of biodiversity in plants and animals held at Campos do Jordão, SP, Brazil, 26-30 May, 1996. Chapter 8, p.275-287.
- GANDOLFI, S. M. 1996. **Padrão de utilização de conchas e aspectos da reprodução de *Paguristes tortugae* e *Pagurus brevidactylus* (Decapoda, Anomura) em costões do Canal de São Sebastião, SP**. Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia, Unicamp. 69p.
- GHERARDI, F. 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **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.
- GHERARDI, F. e CASSIDY, P. M. 1994. Sabellarian tubes as the housing of the hermit crab *Discorsopagurus schmitti*. **Can. J. Zool.** **72**: 526-532.
- GHERARDI, F. e CASSIDY, P. M. 1995. Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting polichaete tubes. **Biol. Bull.** **188**: 68-77.
- GHERARDI, F. e NARDONE, F. 1997. The question of coexistence in hermit crabs: Population ecology of a tropical intertidal assemblage. **Crustaceana** **70**(5): 608-629.
- GHERARDI, F. e VANNINI, M. 1993. Hermit crabs in a mangrove swamp: proximate and ultimate factors in the clustering of *Clibanarius laevimanus*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **168**: 167-187.
- GHISELIN, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. **Quart. Rev.**

- Biol 44:** 189-208.
- GIESE, A. C. 1959. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. **Ann. Rev. Physiol.** **21:** 547-576.
- GILCHRIST, S. 1984. Evaluation of hermit crab shell indices. **Mar. Biol.** **78:** 147-151.
- GRANT, W. C., Jr. e ULMER, K. M. 1974. Shell selection and aggressive behavior in two sympatric species of hermit crabs. **Biol. Bull.** **146:** 32-43.
- HARVEY, A. W. 1990. Sexual differences in contemporary selection acting on size in the hermit crab *Clibanarius digueti*. **Am. Nat.** **136:** 292-304.
- HAZLETT, B. A. 1966. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curaçao. **Stud. Fauna Curaçao** **88:** 1-143.
- HAZLETT, B. A. 1970a. Interspecific shell fighting in three sympatric species of hermit crabs in Hawaii. **Pac. Sci.** **24:** 472-482.
- HAZLETT, B. A. 1970b. Tactile stimuli in the social behavior of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridae). **Behavior** **36:** 20-48.
- HAZLETT, B. A. 1978. Shell exchanges in hermit crabs: aggression, negotiation or both? **Anim. Behav.** **26:** 1278-1279.
- HAZLETT, B. A. 1979. Individual distance in Crustacea. IV. Distance and dominance hierarchies in *Pagurus pollicaris*. **Mar. Behav. Physiol.** **6:** 225-242.
- HAZLETT, B. A. 1980. Communication and mutual resource exchange in north Florida hermit crabs. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **6:** 177-184.
- HAZLETT, B. A. 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **12:** 1-22.
- HAZLETT, B. A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **25:** 119-128.
- HAZLETT, B. A. e BARON, L. C. 1989. Influence of shells on mating behavior in the hermit crab *Calcinus tibicen*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **24:** 369-376.
- HAZLETT, B. A. e HERRNKIND, W. 1980. Orientation to shell events by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc) (Decapoda, Paguridae). **Crustaceana** **39(3):** 311-314.
- HEBLIN, N. e RIEGER
- HUTCHINSON, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animal? **Amer. Nat.** **93:** 145-159.
- IMAZU, M. e ASAKURA, A. 1994. Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific

- coast of Japan. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **184**: 41-65.
- JENSEN, J. P. 1958. The relation between body size and number of eggs in marine Malacostraca. **Meddr. Dan. Fisk. Havunders** **2**: 1-25.
- JONES, M. B. e SIMONS, J. 1983. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab *Helice crassa* (Graspidae). **Bull. mar. Sci.** **33**(3): 656-670.
- KAMALAVENI, S. 1949. On the ovaries, copulation and egg-formation in the hermit crab, *Clibanarius olivaceous* Henderson (Crustacea, Decapoda). **J. zool. Soc. India** **1**: 120-128.
- KELLOGG, C. W. 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **22**: 101-111.
- KELLOGG, C. W. 1977. Coexistence in a hermit crab species ensemble. **Biol. Bull** **153**: 133-144.
- KIKUCHI, T. 1962. An ecological study on animal community of *Zostera* belt in Tomioka Bay, Amakusa, Kyushu (II). Community composition (2), Decapod crustaceans. **Res. Oceanogr. wks. Japan, New series, Spec.** **6**: 135-146.
- KOVACH, W. L. 1986-1990. **A MultiVariate Statistics Package**. MVSP Plus, Ver. 2.0a
- KRATT, C. M. e RITTSCHOF, D. 1991. Peptide attraction of hermit crabs *Clibanarius vittatus* Bosc: roles of enzymes and substrates. **J. Chem. Ecol.** **17**(12): 2347-2365.
- KREBS, C. J. 1989. **Ecological Methodology**. New York, Harper Collins Publishers. 654p.
- KUHLMANN, M. L. 1992. Behavioral avoidance of predation in an intertidal hermit crab. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **157**: 143-158.
- KURATA, H. 1968. Larvae and Decapod Anomura of Arasaki, Sagami Bay, 1. *Pagurus samuelis* (Stimpson), (Paguridae). **Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.** **55**: 265-269.
- LANCASTER, I. 1988. *Pagurus bernhardus* (L.) - an introduction to the natural history of hermit crabs. **Field Studies** **7**: 189-238.
- LANCASTER, I. 1990. Reproduction and life history strategy of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **J. Mar. Biol. Ass. U. K.** **70**: 129-142.
- LEITE, F. P. P. 1995. Distribuição temporal e espacial de *Kalliapseudes schubarti* Mañe-Garzon, 1949 (Tanaidacea, Crustacea) da Região do Araçá, São Sebastião (SP). **Arq. Biol. Tecnol.** **38**: 605-618.
- LEITE, F. P. P., TURRA, A. e GANDOLFI, S. M. 1998. Hermit crabs, gastropod shells, and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. **J. Nat. Hist.**

- 32(6)** (no prelo).
- LEWIS, J. B. 1960. The fauna of rocky shores of Barbados, West Indies. **Can. J. Zool.** **38**: 391-435.
- 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.
- LOTKA, A. J. 1932. The growth of mixed populations, two species competing for a common food supply. **J. Wash. Acad. Sci., U. S.** **43**: 293-295.
- LOWERY, W. A. e NELSON, W. G. 1988. Population ecology of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Decapoda: Duogenidae) at Sebastian Inlet, Florida. **J. Crust. Biol.** **8 (4)**: 548-556.
- MacGINTIE, G. E. 1955. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska. **Smithson. misc. Collns.** **128**: 1-201.
- MARKHAM, J. 1968. Notes on the growth patterns and shell utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Ophelia** **5**: 189-205.
- MAYR, E. 1963. **Animal Species and Evolution**. Cambridge, Belknap Press of harvard University Press, 797p.
- McLEAN, R. B. 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. **Experientia** **30**: 206-208.
- McLEAN, R. B. 1983. Gastropod shells: A dynamic resources that helps shape benthic community structure. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **69**: 151-174.
- McMAHON, B. R. e BURGGREN, W. W. 1979. Respiration and adaptation to the terrestrial habitat in the land hermit crab *Coenobita clypeatus*. **J. Exp. Biol.** **79**: 265-281.
- MILLER, R. S. 1967. Pattern and process in competition. **Adv. Ecol. Res.** **4**: 1-74.
- MITCHELL, K. A. 1975. An analysis of shell occupation by two sympatric species of hermit crabs. I. Ecological factors. **Biol. Bull** **149**: 205-213.
- MIYAKE, S. 1956. Invertebrate fauna of the intertidal zone of the Tokara Island, XIII. Anomura. **Publ. Seto mar. Biol. Lab.** **5**: 303-337.
- MIYAKE, S. 1978. **The crustacean Anomura of Sagami Bay**. Biol. Lab. Imperial Household. 200pp.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. e FRANSOZO, A. 1992. Estrutura populacional e relação com a concha em *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Decapoda,

- Diogenidae), no litoral norte do Estado de São Paulo, Brasil. **Naturalia** 17: 31-42.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L. e FRANSOZO, A. 1996. Brazilian coastal crustacea decapoda. Ed. C. E. Bicudo e N. A. Menezes. In: Biodiversity in Brazil, a first approach. Proceedings of the Workshop Methods for the assesement of biodiversity in plants and animals held at Campos do Jordão, SP, Brazil, 26-30 May, 1996. Chapter 8, p.275-287.
- NEGREIROS-FRANSOZO, M. L., FRANSOZO, A., MANTELATTO, F. L. M., NAKAGAKI, J. M., SPILBORGH, M. C. 1992. Fecundity of *Paguristes tortugae* Schmitt, 1933 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in Ubatuba, (SP), Brazil. **Rev. bras. biol.** 52(4): 547-553.
- NYBLADE, C. F. 1987. Phylum or subphylum Crustacea, Class Malacostraca, Order Decapoda, Anomura. In: Strathman, M. F. (ed.). **Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast**. Seattle, Washington, DC., University of Washington Press, pp. 441-450.
- ORIAN, G. H. e KING, C. E. 1964. Shell selection and invasion rates of some Pacific hermit crabs. **Pac. Sci.** 18: 297-306.
- PARTRIDGE, B. L. 1980. Background camouflage: an additional parameter in hermit crab shell selection and subsequent behavior. **Bull. Mar. Sci.** 30 (4): 914-916.
- PASSANO, L. M. 1960. Moulting and its control. In: Waterman, T. H. (ed.). **The physiology of Crustacea, vol 1**. New York, Academic Press, pp. 473-536.
- PROVENZANO, A. J. 1960. Notes on Bermuda hermit crabs (Crustacea: Anomura). **Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribbe** 10(1): 117-124.
- RAIMONDI, P. T. e 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*. **Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.** 14: 246-295.
- REBACH, S. 1978. The role of celestial cues in short range migration of the hermit crab, *Pagurus longicarpus*. **Anim. Behav.** 26: 835-842.
- REBACH, S. 1981. Use of multiple cues in short-range migrations of crustacea. **Am. Mid. Nat.** 105(1): 168-180.
- REESE, E. S. 1962. Shell selection behavior of hermit crabs. **Anim. Behav.** 10: 347-360.
- REESE, E. S. 1963. The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. **Behaviour** 21: 78-126.

- REESE, E. S. 1968. Annual breeding seasons of three sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, with a discussion of factors controlling breeding. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 2: 308-318.
- REESE, E. S. 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. **Am. Zool.** 9 (2): 343-355
- RIOS, E. C. 1994. **Seashells of Brazil**. FURG, Rio Grande, 2^o Edição, 492p.
- RITTSCHOF, D. 1980. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to simulated gastropod predation sites. **J. Chem. Ecol.** 6: 103-118.
- RITTSCHOF, D., KRATT, C. M. e CLARE, A. S. 1990. Gastropod predation sites: the role of predator and prey in chemical attraction of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. **J. Mar. Biol. Ass. U. K.** 70: 583-596.
- RITTSCHOF, D., SARRICA, J. e RUBEINSTEIN, D. 1995. Shell dynamics and microhabitat selection by striped legged hermit crabs, *Clibanarius vittatus* (Bosc). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 192: 157-172.
- RITTSCHOF, D., TSAL, D. W., MASSEY, P. G., BLANCO, L. KEUBER, G. L., Jr e HAAS, R. J. Jr. 1992. Chemical mediation of behavior in hermit crabs: allarm and aggregation cues. **J. Chem. Ecol.** 18(7): 959-984.
- ROBERTS, M. H. 1968. Functional morphology of mouthparts of the hermit crabs *Pagurus longicarpus* and *Pagurus pollicaris*. **Chesapeake Sci.** 9: 9-20.
- ROSS, D. M. 1971. Protection of hermit crab (*Dardanus* spp.) from octopus by commensal sea anemones (*Calliacts* spp.). **Nature** 230: 401-402.
- RUTHERFORD, J. C. 1977. Removal of living snails from their shells by a hermit crab. **The Veliger** 19 (4): 438-439.
- SABOURIN, T. D. e STICKLE, W. B. 1980. Respiratory and osmoregulatory responses of the hermit crab, *Clibanarius vittatus* (Bosc), to salinity changes. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** 46: 241-254.
- SAMUELSON, Y. J. 1970. The biology of six species of Anomura (Crustacea, Decapoda) from Raunefjorden, Western Norway. **Sarsia** 45: 25-52.
- SASTRY, A. N. 1983. Ecological aspects of reproduction. In: Vernberg & Vernberg (eds.). **The biology of crustacea, 8. Environmental adaptations**. New York, Academic Press, xxvi + 383 pp.
- SCHEMBRI, P. J. 1982. Feeding behaviour of fifteen species of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the Otago region, southeastern New Zealand. **J. Nat.**

Hist. 16: 859-878.

SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. **Science** **185:** 27-39.

SCULLY, E. P. 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **37:** 139-152.

SCULLY, E. P. 1983a. The effects of shell availability on intraspecific competition in experimental populations of the hermit crab, *Pagurus longicarpus* Say. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **71:** 221-236.

SCULLY, E. P. 1983b. The behavioral ecology of competition and resource utilization among hermit crabs. In: Rebach, S. and D. Dunham (eds.). **Studies in adaptation: the behavior of higher crustacea**. New York, John Wiley & Sons, pp. 23-55.

SHAEFFER-NOVELLI, Y. 1990. Vulnerabilidade do litoral norte do Estado de São Paulo a vazamentos 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, pp. 375-399.

SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. **Copeia** **1979:** 297-306.

SMALL, M. P. e THACKER, R. W. 1994. Land hermit crabs use odors of died conspecifics to locate shells. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **182:** 169-182.

SNYDER-CONN, E. K. 1980. Tidal clustering and dispersal of the hermit crab *Clibanarius digueti*. **Mar. Behav. Physiol.** **7:** 135-154.

SNYDER-CONN, E. K. 1981. The adaptative significance of clustering in the hermit crab *Clibanarius digueti*. **Mar. Behav. Physiol.** **8:** 43-53.

SPIGHT, T. M. 1977. Availability and use of shells by intertidal hermit crabs. **Biol. Bull.** **152:** 120-133.

SPIGHT, T. M. 1985. Why small hermit crabs have large shells? **Res. Popul. Ecol.** **27:** 39-54.

STACHOWITSCH, M. 1979. Movement, activity pattern, and role of a hermit crab population in a sublittoral epifaunal community. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **39:** 135-150.

STEARNS, S. C. 1977. The evolution of life-history traits. **Ann. Rev. Ecol. Sys.** **8:** 145-171.

- TAYLOR, P. R. 1981. Hermit crab fitness: the effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **52**: 205-218.
- TAYLOR, P. R. 1982. Environmental resistance and the ecology of coexisting hermit crabs: thermal tolerance. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** **57**: 229-236.
- 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. **L. Chem. Ecol.** **20**(7): 1457-1482.
- TURRA, A. e LEITE, F. P. P. (no prelo). Population structure and fecundity of the hermit crab *Clibanarius antillensis* Stimpson 1862 (Anomura, Diogenidae) in southeastern Brazil. **Bull. Mar. Sci.**
- 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**. Harward University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- WENNER, A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacea. **Am. Nat.** **106** (949): 321-350.
- WILBER, T. P., Jr. 1989. Associations between gastropod shell characteristics and egg production in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. **Oecologia** **81**: 6-15.
- WILKINSON, L. SYSTAT: *The system for statistics*. Evanston, IL: SYSTAT, Inc., 1990.
- WOOSTER, D. S. 1984. The genus *Calcinus* (Diogenidae) from the Mariana Islands including three new species. **Micronesica** **18**: 121-162.
- YOUNG, A. M. 1978. Desiccation tolerances for three hermit crab species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* Say and *P. longicarpus* Say (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, U.S.A. **Est. Coast. Mar. Sci.** **6**: 117-122.
- ZAR, J. H. 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, 2nd Edition, 718p.
- ZIBROWIUS, H. 1978. Première observation du Pagure *Calcinus orcinatus* dans le Parc National de Port-Cros (côte méditerranéenne de France). **Trav. Sci. Parc National Port-Cros** **4**: 149-155.

Apêndices

Apêndice 1

Dados originais de utilização de substrato pelas três espécies de ermitões. Obs., Abundância observada; Esp., Abundância esperada (aleatória); Abundância padronizada para um esforço de 21 unidades amostrais.

Tipo de substrato*	Número de quadrados	Abund. Rel. do subs.	C. antillensis				C. sclopertartus				C. vittatus			
			Obs.	Esp.	Densidade (Ind./0,25m ²)	Abundância padronizada	Obs.	Esp.	Densidade (Ind./0,25m ²)	Abundância padronizada	Obs.	Esp.	Densidade (Ind./0,25m ²)	Abundância padronizada
Areia	21	2,95	73	12,03	3,476	73	7	2,09	0,333	7	3	3,75	0,143	3,00
A	21	2,95	73	12,03	3,476		7	2,09	0,333		3	3,75	0,143	
Costão	482	67,69	302	276,20	0,626	13,16	58	48,06	0,120	2,52	100	85,97	0,207	4,35
C	88	12,36	5	50,43	0,057		8	8,77	0,091		9	15,70	0,102	
Car	46	6,46	113	26,36	2,456		0	4,59	0		1	8,20	0,022	
Cf	206	28,93	144	118,04	0,699		28	20,54	0,136		59	36,74	0,286	
Cht	110	15,45	40	63,03	0,364		14	10,97	0,127		7	19,62	0,064	
Cpd	22	3,09	0	12,61	0		8	2,19	0,364		17	3,92	0,773	
Cpç	10	1,40	0	5,73	0		0	0,99	0		7	1,78	0,700	
Lodo	115	16,90	0	65,89	0	0	0	11,47	0	0	4	20,51	0,035	0,73
L	87	12,22	0	45,85	0		0	8,67	0		0	15,52	0	
Lpd	28	4,68	0	16,04	0		0	2,79	0		4	4,99	0,143	
Pedra	94	13,20	33	53,86	0,351	7,37	6	9,37	0,064	1,34	20	16,77	0,213	4,47
P	25	3,51	0	14,32	0		6	2,49	0,064		11	4,46	0,440	
Par	69	9,69	33	39,54	0,478		0	6,88	0		9	12,31	0,064	
Total	712		408	408	5,730	120,33	71	71	0,099	10,86	127	127	0,178	12,55

* Legenda para os tipos de substrato está apresentada na tabela 1.1

vittatus obsevadados na natureza.

Espécie de gastrópode	<i>C. antillensis</i>					<i>C. scolopetarius</i>					<i>C. vittatus</i>				
	F	FOV	INT	M	Total	F	FOV	INT	M	Total	F	FOV	INT	M	Total
<i>Astraea tecta olfersi</i> (Philippi 1844)	0	0	0	0	0	1	2	0	11	14	0	0	0	0	0
<i>Cerithium atratum</i> (Born 1778)	108	336	8	64	516	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chicoreus</i> (= <i>Stratus</i>) <i>senegalensis</i> (Gmelin 1787)	4	2	2	550	63	92	70	1	40	203	129	46	9	79	263
<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus 1758)	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anachis</i> sp. (H. & A. Adams 1853)	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cymatium partenopeum</i> (von Salis 1793)	0	1	0	1	2	14	4	0	23	51	12	4	2	22	40
<i>Fusinus marmoratus</i> (Philippi 1846)	0	0	0	1	1	6	0	0	2	8	2	0	0	5	7
<i>Leucozonita nassa</i> (Gmelin 1791)	6	2	2	36	46	18	6	0	0	24	30	12	1	6	49
<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams 1845)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nassarius vibex</i> (Say 1822)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pisania auritula</i> (Link 1807)	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Phalium</i> sp. (Link 1807)	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	2	2
<i>Polinices hepaticus</i> (Roding 1798)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Sironibus pugilis</i> (Linnaeus 1758)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	10	10
<i>Tegula viridula</i> (Gmelin 1791)	1	0	0	5	6	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Stramonita</i> (= <i>Thais</i>) <i>haemastoma</i> (Linnaeus 1767)	1	2	6	77	86	46	19	1	27	93	63	20	4	68	155
Indeterminadas	0	0		2	2	0	1	0	0	1	2	0	0	3	5
Total	120	343	18	243	724	177	102	2	109	390	238	82	16	198	534
															913