

Estructura de una población del cangrejo ermitaño *Cestopagurus timidus* (Crustacea, Decapoda, Anomura) de fondos de *Posidonia oceanica* del SE de España

M.E. Manjón-Cabeza & J. E. García Raso

(Dpto. Biología Animal Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga.
29071 Málaga, España)

Résumé : Une population du Paguridé *Cestopagurus timidus* a été étudiée dans un herbier superficiel de *Posidonia oceanica* du sud-est de l'Espagne. Son cycle annuel présente une longue période de ponte avec deux pics, l'un en mai et l'autre en août-septembre. Dans ce biotope, le recrutement s'observe deux mois après la ponte, d'où une coexistence de 3-4 cohortes (2 par année). Cette espèce a une longévité de l'ordre de 21 mois et une croissance lente, particularités qui expliquent sa taille relativement petite.

Abstract : A population of the hermit crab *Cestopagurus timidus* from *Posidonia oceanica* meadow of SE Spain has been studied. The results show a large egg-laying period, with two maximum (in May and August-September respectively) and a recruitment two months after. The lifetime of the species is about 21 months, and during the year, 3-4 cohorts (2 for each year) coexist. This longevity and the slow growth of the specimens justify the small size of the species.

INTRODUCCION

Las praderas de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, representan uno de los hábitat más importantes del Mediterráneo, pues albergan una comunidad biológica compleja, con una alta riqueza específica (Pérès & Picard, 1964 ; Kikuchi & Pérès, 1977 ; Templado, 1984) y poseen una enorme importancia en el ecosistema infralitoral.

Las referencias existentes sobre Decápodos de *Posidonia* son en su mayoría de carácter faunístico y se encuentran principalmente en estudios de índole general (Pérès & Picard, 1964 ; Harmelin, 1964 ; Ledoyer, 1966, 1968 ; Templado, 1984 ; Carbonell, 1984, etc.). Unas pocas tocan aspectos sobre : variaciones día-noche (Ledoyer, 1966), alimentación (Chessa *et al.*, 1983 ; Zupi & Fresi, 1985 ; Chessa *et al.*, 1989), relaciones con otras bioce-nosis (Pérès & Picard, 1964 ; Vadon, 1981), estructura de la comunidad (García Raso, 1990).

Sin embargo, a pesar de los muchos estudios realizados y de la gran importancia del hábitat, hay muy pocos datos sobre la estructura y dinámica de las poblaciones de las especies que viven en la *Posidonia* (Vadon, 1981) y en especial de las dominantes, ya sean del estrato de hojas y/o rizomas.

En el SE de España la especie dominante es el cangrejo ermitaño *Cestopagurus timidus* (Roux, 1930) (García Raso, 1990), el cual también habita de forma permanente en fondos de concrecionamientos calcáreos (López de la Rosa & García Raso, 1992). De esta especie,

además de la información procedente de trabajos faunísticos, hay estudios taxonómicos (Saint Laurent, 1968) ; sobre sus fases larvarias (Dechance & Forest, 1958 ; Pike & Williamson, 1960) ; datos sobre su distribución y selección de conchas en praderas de *Posidonia oceanica* en Ischia (Zupo *et al.*, 1989) ; Pessani & Premoli (1993) han aportado interesantes datos sobre algunos aspectos de su biología en relación a las conchas ocupadas.

MATERIAL Y METODO

El material estudiado procede de muestras bimestrales tomadas en una pradera de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile situada entre 4-7 m de profundidad en la playa de Genoveses del Parque Natural del Cabo de Gata, Almería, SE de España durante los años 1986 y 1987. En el segundo año, las muestras de verano no pudieron ser tomadas a causa del mal estado de la mar, consecuencia de los fuertes vientos de Levante, lo que ha limitado la interpretación de los datos del segundo ciclo.

Las muestras, de unos 900 cm² (30 x 30 cm) y con una altura de rizomas de 20 cm, fueron tomadas utilizando equipos de inmersión autónomos e introducidas "*in situ*" en bolsas de plástico para recoger todos los individuos de la población que habitan en el área muestreada.

Los ejemplares se separaron de las hojas y rizomas con la ayuda de tres tamices de tamaño de malla decreciente (5 mm, 1 mm, y 0,5 mm respectivamente), realizando posteriormente la determinación de la especie (Zariquiey, 1968 ; Ingle, 1985 ; Saint Laurent, 1968) y su sexo (en hembras mediante la localización del orificio sexual y en machos mediante la localización del largo tubo sexual asociado a la coxa derecha del quinto pereiópodo) ; de los 1962 ejemplares sólo 16, pertenecientes a la clase de talla 1 y 2 de los meses de máxima recluta, no pudieron ser sexados con seguridad.

Las hojas y rizomas se secaron a 105 °C en una estufa durante 48 horas y se obtuvo su peso seco. Este peso se cuantificó y es la base de los datos faunísticos. Las abundancias absolutas han sido referidas a 1 000 g de peso seco/muestra.

El empleo del peso seco como base de cuantificación en el estudio de la evolución de la abundancia o densidad, se debe a las características del biotopo. En la *Posidonia*, tanto hojas como rizomas representan para la comunidad animal y vegetal una superficie (de asentamiento, refugio y alimentación) considerable que varía mensualmente y según las zonas, como consecuencia del desarrollo anual de la fanerógama. Por ello, no se debe emplear como base cuantitativa una superficie bidimensional, de hacerlo los datos serían totalmente erróneos.

En el estudio de estructura poblacional, el análisis de la talla en cangrejos ermitaños es problemático (Lancaster, 1988 ; Blackstone, 1989), pues debido al blando abdomen (que puede estar más o menos contraído o relajado dependiendo de muchos factores) no se puede emplear la longitud total como estimador de la talla. Las estructuras rígidas empleadas han sido el escudo cefalotorácico y la longitud de la quela mayor. No obstante, la quela

es a nuestro entender inadecuada, pues ésta puede presentar cambios en el ritmo de crecimiento debido a factores diversos, como son : el tipo de conchas disponibles (Blackstone, 1986) ; la madurez sexual, que puede afectar de forma diferente según el sexo y los procesos de regeneración.

Por lo expuesto, el único parámetro utilizable para determinar la talla es la longitud del escudo cefalotorácico (LC), tomada desde el rostro hasta el borde posterior.

Las mediciones, a causa del diminuto tamaño de los ejemplares y del escudo cefalotorácico, se realizaron mediante lupa binocular provista de sistema semiautomático de análisis de imágenes, VID V, con una cámara de vídeo de alta resolución con precisión de 0.0001 mm.

Para el estudio de reproducción se procesaron todas las hembras ovígeras. Para el análisis de la fecundidad sólo se consideraron como validas aquellas que tenían la puesta completa pertenecientes al mes de máxima puesta (Tabla I). Igualmente, se consideraron las tallas máximas y mínimas del resto de los meses de la época reproductiva. En el estudio morfométrico de los huevos, se procesaron diez huevos de cada hembra ovígera.

TABLA I

Características de la población del decápodo *Cestopagurus timidus* de la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (años 1986-87).

P.S. (gr) : peso seco de muestra (en g) ;

N : abundancia de ejemplares ;

Dt : densidad total (nº ind. 1 000 g) ;

Dh : densidad de hembras (nº ind. 1 000 g) ;

Dho : densidad de hembras ovígeras (nº ind. 1 000 g) ;

Sex-ratio : proporción machos/hembras.

FECHA	P.S.	N	Dt	Dh	Dho	SEX-RATIO
26/03/86	949,7	198	208,48	85	38	0,92
23/05/86	753,8	164	217,56	105	71	0,48
21/07/86	925,6	122	131,80	60	14	0,45
17/09/86	1 223,8	218	178,13	124	47	0,35
13/11/86	1 051,6	78	74,173	39	0	1,56
08/01/87	1 643,6	215	130,85	132	0	0,57
05/02/87	1 371,9	214	155,98	67	0	0,88
10/04/87	1 372,7	155	112,91	70	17	0,72
25/08/87	953,3	154	161,54	90	29	0,38
07/10/87	1 013,6	256	252,56	165	33	0,26
15/12/87	1 204,3	188	156,10	123	0	0,89

Métodos matemáticos

Para el estudio de la estructura poblacional, los especímenes se han agrupado en clases de talla, pues al trabajar con poblaciones naturales, de especies nunca estudiadas, se desconoce la relación talla/edad.

En total se han considerado 14 clases de talla, cuya amplitud de 0.13 mm se determinó a partir de las tallas máxima y mínima encontradas (Christensen, 1983).

Clase de talla 1 : 0.60-0.73

Clase de talla 8 : 1.51-1.64

Clase de talla 2 : 0.73-0.86

Clase de talla 9 : 1.64-1.77

Clase de talla 3 : 0.86-0.99

Clase de talla 10 : 1.77-1.90

Clase de talla 4 : 0.99-1.12

Clase de talla 11 : 1.90-2.03

Clase de talla 5 : 1.12-1.25

Clase de talla 12 : 2.03-2.16

Clase de talla 6 : 1.25-1.38

Clase de talla 13 : 2.16-2.29

Clase de talla 7 : 1.38-1.51

Clase de talla 14 : 2.29-2.42

Para la determinación y seguimiento mensual de las cohortes se ha utilizado el método de Bhattacharya (1967) y para la determinación de los parámetros de crecimiento de von Bertalanffy se ha adoptado el método de Ford - Walford (Walford, 1946, en Ricker, 1975).

RESULTADOS

En las 11 muestras analizadas se recolectaron un total de 1.962 ejemplares, de los cuales se procesaron 1.637.

En la Tabla I se da el número de ejemplares capturados en cada muestra.

En las figuras 1 y 2 se muestra la evolución de la abundancia general y la de las hembras ovígeras a lo largo del ciclo.

La talla de los ejemplares capturados osciló entre 0.60 y 2.40 mm de longitud de escudo cefálico, observándose en el histograma de distribución de frecuencias de tallas (Fig. 3) un claro predominio de individuos pequeños, menores de 1,51 mm LC (clase 7), con máxima

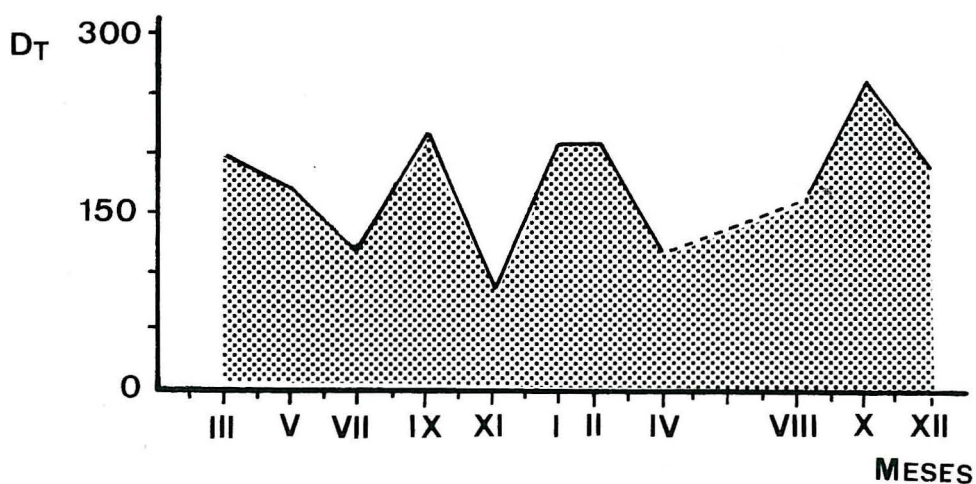


Fig. 1 : Evolución de la densidad total D_t (nº ind. / 1000 g) del decápodo *Cestopagurus timidus* en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (muestras de 1986-87).

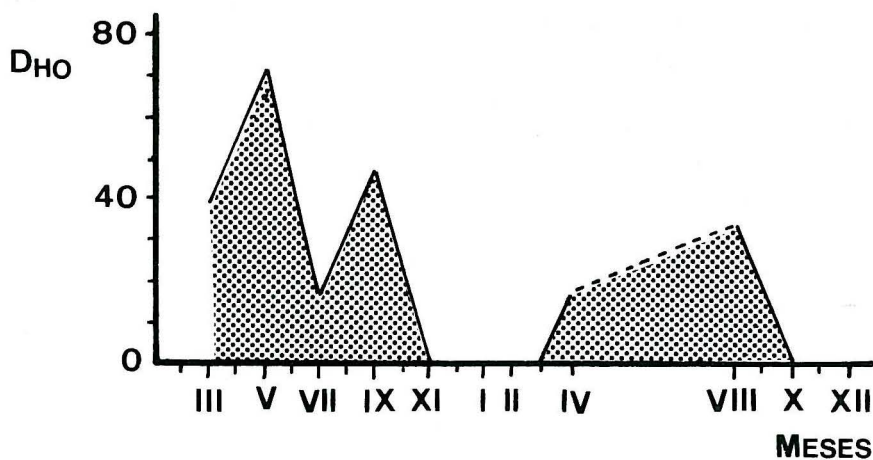


Fig. 2 : Evolución de la densidad de hembras ovígeras Dho (nº de ind. 1 000 g) del decápodo *Cestopagurus timidus* en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (muestras de 1986-87).

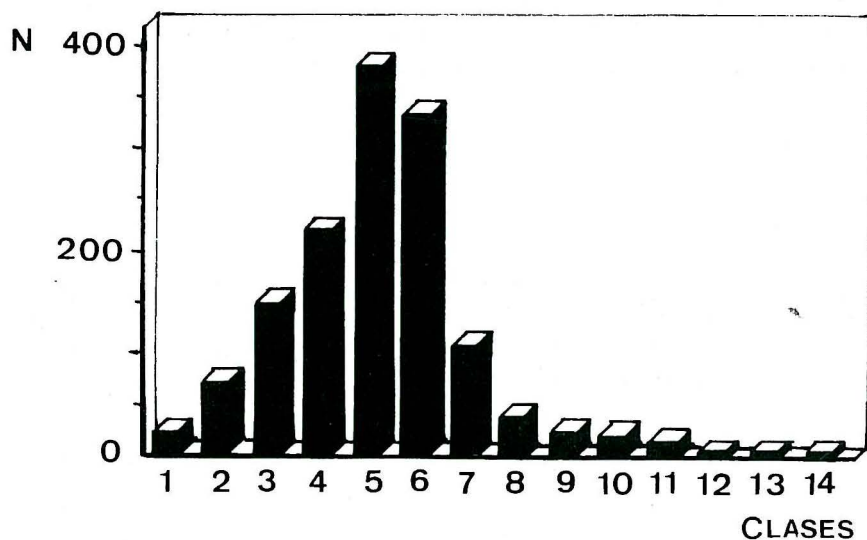


Fig. 3 : Histograma general de frecuencia de talla del escudo cefalotorácico de los ejemplares de *Cestopagurus timidus* muestreados en 1986-87 en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (N : número de ejemplares).

abundancia en la clase 5 (1.12-1.25 mm LC), siendo muy escasos tanto los ejemplares pertenecientes a las dos primeras clases de talla, como los de las superiores (clase 8 en adelante).

La talla media mensual (longitud del escudo cefalotorácico) a lo largo del ciclo anual muestra poca variación, oscilando entre 1.08 y 1.31 mm (Fig. 4), siendo la media de éstas 1.14 mm con $s = \pm 0.07$.

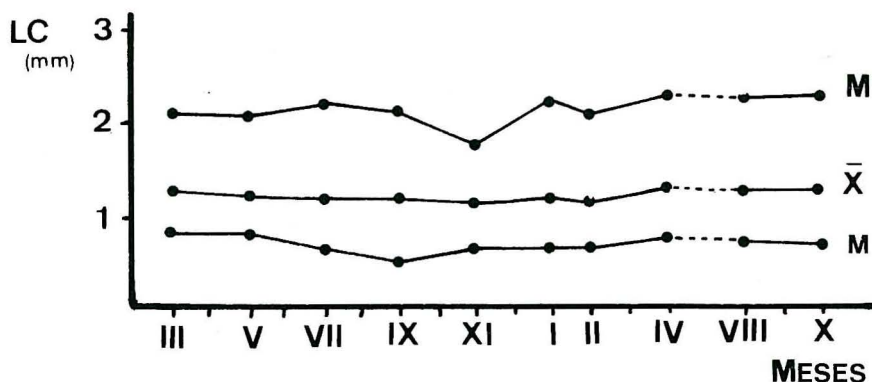


Fig. 4: Evolución de la longitud del escudo cefalotorácico (LC) de los ejemplares de *Cestopagurus timidus* muestreados en 1986-87 en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (M : máximas, \bar{X} : medias y m : mínimas).

Los machos presentan una talla máxima superior a la de las hembras :

LC machos.- media : 1.24 mm, $s = \pm 0.09$; máx. : 2.40 mm.

LC hembras.- media : 1.14 mm, $s = \pm 0.08$; máx. : 2.23 mm.

En la figura 5 se representan los histogramas mensuales de frecuencias de tallas de las clases durante el período de muestreo. En éstos, en general, se han podido determinar tres modas que corresponden a las tallas medias que identifican las cohortes. Así, durante el periodo analizado y en especial durante el primer año, se han detectado dos reclutas, la primera comienza en Julio y la segunda en Noviembre (Fig. 5A) ; ambas serían el resultado de los picos de puesta (Fig. 2) de los meses Mayo y Septiembre (Agosto en el 2º año). A partir de estas reclutas se ha realizado el seguimiento mensual de las cohortes y de sus modas (Fig. 5B), apreciándose la coexistencia de tres o cuatro cohortes (dos por cada año), lo que representa una vida media de algo menos de dos años (unos 21 meses).

En el estudio de crecimiento, los valores resultantes de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy, han sido : $K = 0.041$ y $L_{\infty} = 3.25$ mm. Por ello, la expresión de la curva de crecimiento (Fig. 6) del escudo cefalotorácico queda como :

$$Lt = 3.25 [1 - \exp (- 0.041 (t - 7))]$$

$$Lt + Lo = 3.25 [1 - \exp (-0.041 (t - 7))] + 0.6$$

Las proporciones sexuales mensuales se exponen en la Tabla I. En ella se aprecia un claro sex-ratio a favor de las hembras durante período de puesta.

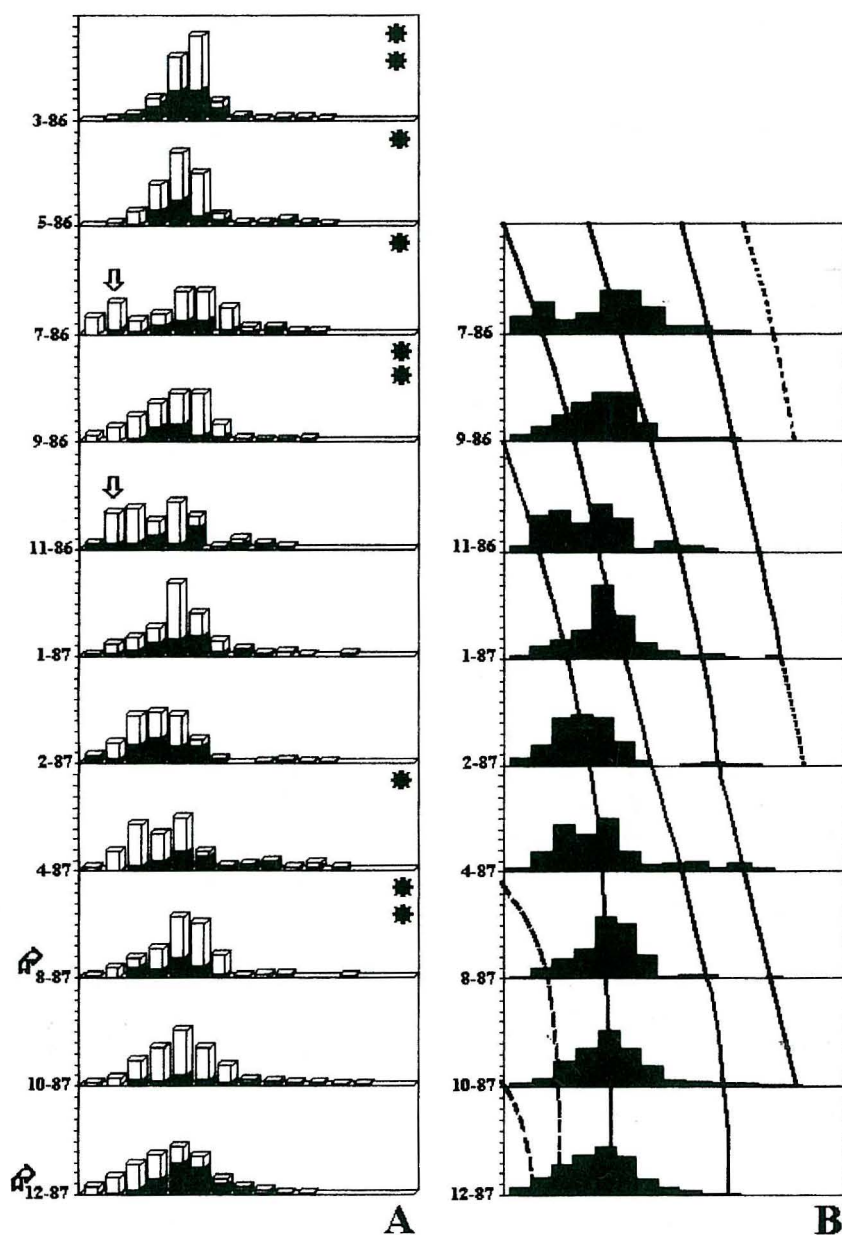


Fig. 5 : Histogramas mensuales de frecuencia de tallas del escudo cefalotorácico de los ejemplares de *Cestopagurus timidus* muestreados en 1986-87 en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses. En A se indica la proporción de machos (en negro) y de hembras (en blanco), el período de puesta (* presencia de hembras ovígeras, ** pico de puesta) y reclutamiento (flechas). En B se representan la evolución de las cohortes (según el método de Bhattacharya).

El período de puesta de *C. timidus*, en la zona de estudio, abarca desde Marzo a Octubre, con dos máximos en los meses de Mayo y Agosto-Septiembre y con un descanso en la estación invernal (Fig. 2). De hecho, tras dichos períodos se manifiesta la recluta (Fig. 1) y un incremento en el número de individuos pequeños (Fig. 5).

Individuos muy pequeños, de clase de talla 2, pueden realizar primeras puestas, pero la talla pubertad (50 % de hembras ovígeras sobre el total de las hembras) se establece en la clase 6, a partir de 1.25 mm de LC. Para los machos, dicha talla ha sido determinada mediante estudios de crecimiento relativo (Manjón-Cabeza & García Raso, en preparación) y se localizó en clase de talla 9, a partir de 1.64 mm de LC.

Los huevos son prácticamente circulares, siendo su diámetro medio de 0.44 mm, $s = \pm 0.067$. El número medio de huevos transportado por hembra es de 20.3 con una $s = \pm 3.04$.

La relación entre la talla LC (longitud del escudo cefalotorácico) de las hembras y el número de huevos transportados (Y) por éstas, en los meses de máxima puesta (V y IX), es significativa. Siendo la ecuación resultante : $Y = 9.99LC + 4.61$, $r = 0.99$.

Todos los huevos transportados por una hembra presentan el mismo estado de desarrollo, lo que indica que la puesta es sincrónica ; aunque no todas las hembras de la población tienen los huevos en el mismo estadio de desarrollo.

DISCUSION

En el estudio de frecuencia de tallas es de destacar la ausencia de grandes individuos (4-5 mm de longitud de caparazón), como los referidos en bibliografía por Bouvier (1940), Pesta (1918), Zariquiey (1968), etc. Ello podría ser debido a :

1. Que dichas tallas sean casos excepcionales. Lo que es posible, pues en otras áreas las tallas máximas referidas (longitud del caparazón) son como las nuestras (Holthuis & Gottlieb, 1958 ; Pessani & Premoli, 1993) de 2 a 3 mm.

2. Que, a consecuencia de la elevada densidad de individuos y especies que coexisten en el biotopo (García Raso, 1990), exista una gran competencia por los recursos que condicione la talla máxima. Además, la gran abundancia de Lábridos y Espáridos (García Raso *et al.*, 1992) podría colaborar a ello, pues las conchas que llevan los ermitaños no representan un impedimento para los poderosos dientes trituradores faríngeos, siendo los ermitaños más grandes los más visibles.

3. Que tras la reproducción una gran parte de los individuos mueran, pues ésta representa un momento crítico (Hartnoll, 1983) y al producirse muy tempranamente la probabilidad de que alcancen las tallas superiores será menor.

4. Que sufran migraciones. Comportamiento común en Decápodos (Hazlett, 1983a ; Fotheringham, 1975 ; Rebach, 1983) y también referido en ermitaños, ya sea en relación con la reproducción (Hazlett, 1981a, 1981b, 1983b ; Tomlinson, 1960), o con la búsqueda de conchas adecuadas (Rebach, 1969, 1974 ; Fotheringham, 1975 ; Stachowitsch, 1979 ;

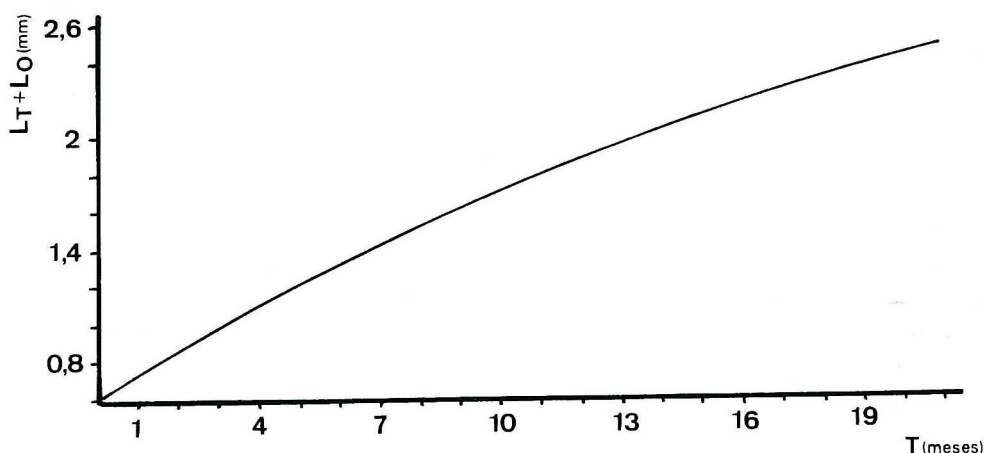


Fig. 6 : Curva de crecimiento absoluto de los ejemplares de *Cestopagurus timidus* muestreados en 1986-87 en la pradera de *Posidonia oceanica* de la playa de Genoveses (longitud del escudo cefalotorácico en mm ; t : tiempo en meses).

Lancaster, 1988, etc.). De hecho, la disponibilidad de conchas es un factor limitante para las poblaciones de ermitaños (Provenzano, 1960 ; Scully, 1983).

En lo referente a *C. timidus*, Zupo *et al.*, (1989) han detectado migraciones verticales de este tipo.

No obstante, el hecho de que en nuestra zona la especie prefiera conchas de *Bittium spp.* apunta más bien hacia la existencia de migraciones horizontales, pues las mayores poblaciones de este gasterópodo en la zona de estudio se encuentran en los "pedreros" superficiales (1 a 2 m) colindantes, mientras que los ejemplares vivos de *Bittium spp.* en la pradera son poco abundantes (en relación al número de ermitaños que utilizan su concha).

Por otro lado, la preferencia de conchas de *Bittium spp.* por parte de nuestros ejemplares de *C. timidus* ratifica los datos aportados por Pessani & Premoli (1993), pues según estos autores este es el gasterópodo más utilizado por ejemplares de menos de 2 mm LC, que son los dominantes en la pradera estudiada.

En lo referente a la estrategia reproductiva, existe un largo período de puesta con dos máximos y, consecuentemente, con dos períodos principales de recluta. Esto, ya había sido apuntado por García Raso (1990) y coincide con los datos aportados por Pessani & Premoli (1993), pero en el SE de España presentan un retraso de unos dos meses en relación a Portofino (Pessani & Premoli, 1993). Ello posiblemente es consecuencia de las diferentes características de las aguas y de la normal variación interanual. Además, se constata que la primera puesta se realiza muy tempranamente (LC : 0.73-0.86 mm) con una primera talla ovígera (50 %) a partir de 1.25 mm de LC, talla algo más pequeña que la mínima (1.49 mm) referida por Pessani & Premoli (1993) ; igualmente ocurre para los machos, cuya talla de madurez sexual se localiza a partir de 1.64 mm de LC.

Este hecho, junto con el tamaño de huevos, que son más pequeños que los existentes en otras especies de la misma familia (Zariquiey, 1968) y que los de la otra especie de ermitaño dominante en la pradera de *Posidonia* estudiada : *Calcinus tubularis* (L., 1767) (García Raso, 1990) (la cual tiene huevos más grandes y menos numerosos, datos inéditos), viene a indicar la existencia de estrategias reproductivas diferentes, siendo *C. timidus* un típico ejemplo de estrategia de la r.

El hecho de que el sex-ratio se incline a favor de las hembras en período de puesta podría ser debido a que los machos sufran migraciones hacia otros lugares del hábitat, lo que se da en otros decápodos (Števíć, 1973). Además Pessani & Premoli (1993) refieren datos de otro autor que muestran la existencia de diferente sex-ratio según la profundidad. Ello podría apoyar la existencia de migraciones verticales relacionadas con el sexo.

El número medio de huevos transportado por hembra en nuestra zona de estudio es de 20, valor muy próximo al referido por Pessani & Premoli (1993) para la zona de Portofino (de 16) y dentro del rango referido por estos autores.

Finalmente citaremos que el crecimiento hallado es de tipo indeterminado (Hartnoll, 1983) y que la pequeña talla de la especie es el resultado de su longevidad (casi dos años) y del bajo coeficiente de crecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a la Dr. M. Demestre su ayuda en el análisis de la evolución de las cohortes. El presente estudio se ha realizado con ayuda económica del Ministerio de Educación y Ciencia, CAICYT, PB84-0401-C02-01.

Resumen : El estudio de una población del cangrejo ermitaño *Cestopagurus timidus* (Roux), de fondos superficiales de *Posidonia oceanica*, en el SE español, muestra la existencia de un largo período de puesta con dos máximos anuales (Mayo y Agosto Septiembre), con reclutas al hábitat dos meses después. La longevidad de la especie se ha calculado en unos 21 meses, coexistiendo 3-4 cohortes (2 por cada año). Esta longevidad, junto con el lento crecimiento hallado, justifica el pequeño tamaño de la especie.

BIBLIOGRAFIA

- BHATTACHARYA, C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 115-135.
- BLACKSTONE, N. W., 1986. Variation of cheliped allometry in a hermit crab : the role of introduced periwinkle shells. *Biol. Bull.*, 171 : 379-390.
- BLACKSTONE, N. W., 1989. Size, shell-living and carcinization in geographic populations of a hermit crabs, *Pagurus hirsutiusculus*. *J. Zool.*, London, 217 : 477-490.
- BOUVIER, E.-L., 1940. Faune de France. 37. Décapodes Marcheurs, Paris. 1-399.
- CARBONELL, J., 1984. Crustacis des Iles Medes. En (Ros, J., I. Olivella & J. M. Gili eds.) *Els sistemes naturals de les illes Medes. Inst. Estud. Catalans*, 505-527.

- CHESSA, L. A., E. FRESI & L. SOGGIU, 1983. Preliminary data on consumers food web in *Posidonia oceanica* (L.) Delile Bed. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28, 3 : 159-160.
- CHESSA, L. A., M. SCARDI, E. FRESI & P. RUSSU, 1989. Consumers in *Posidonia oceanica* beds : 1. *Processa edulis* (Risso) (Decapoda, Caridea). In (Boudouresque C.F., Meinesz A. Fresi E. & V. Gravez eds.) *Internat. Workshop on Posidonia Beds*, GSI Posidonie publ., Fr., 2 : 243-249.
- CHESSA, L. A., M. SCARDI, E. FRESI & S. SABA, 1989. Consumers in *Posidonia oceanica* beds : *Galathea squamifera* Leach (Decapoda Anomura). In (Boudouresque C.F., Meinesz A. Fresi E. & V. Gravez eds.) *Internat. Workshop on Posidonia Beds*, GSI Posidonie publ., Fr., 2 : 251-255.
- CHRISTENSEN, H. B., 1983. *Estadística paso a paso*. ed. Trillas Mexico. 69-89.
- DECHANCE, M. & J. FOREST, 1958. Les glaucothoés de *Catapaguroides timidus* (Roux) et de *Clibanarius erythropus* (Latreille). Remarques sur le stade postlarvaire des pagurides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 83 : 274-293.
- FOTHERINGHAM, N., 1975. Structure of seasonal migrations of the littoral hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 18 : 47-53.
- GARCIA RASO, J. E., 1990. Study of a Crustacea Decapoda Taxocoenosis of *Posidonia oceanica* Beds from the Southeast of Spain. *PSZNI : Marine Ecology*, 11 (4) : 309-326.
- GARCIA RASO, J. E., A. A. LUQUE, J. TEMPLADO, C. SALAS, E. HERGETA, D. MORENO & M. CALVO, 1992. *Fauna y flora marinas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar*. García Raso et al. eds., Madrid, 1-288.
- HARMELIN, J. G., 1964. Étude de l'endofaune des "mattes" d'herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 35 (51) : 43-105.
- HARTNOLL, R. G., 1983. Strategies of Crustacean growth. In (J. K. Lowry ed.) Papers from the Conference on the Biology and Evolution of Crustacea. *Australian Mus. Mem.*, 18 : 121-131.
- HAZLETT, B. A., 1981 a. The behavioral ecology of hermit crabs. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12 : 1-22.
- HAZLETT, B. A., 1981 b. Daily movements of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Bull. Mar. Sci.*, 31 : 177-183.
- HAZLETT, B. A., 1983 a. Parental behavior in Decapod Crustacea. In : S. Rebach & D. W. Dunham (eds). *Studies in adaptation. The behavior of higher Crustacea*, 171-193, John Wiley & Sons, New York.
- HAZLETT, B. A., 1983 b. Daily movements of the hermit crab *Clibanarius tricolor* and *Calcinus tribiclen*. *J. Crus. Biol.*, 3 (2) : 223-234.
- HOLTHUIS, L. B. & E. GOTTLIEB, 1958. An annotated list of decapod Crustacea of the mediterranean coast of Israel, with an appendix listing the Decapoda of the Eastern Mediterranean. *Bull. Res. Coun. Israel*, 7B(1-2) : 1-126.
- INGLE, R. W., 1985. Northeastern Atlantic and Mediterranean hermit crabs (Crustacea : Anomura : Paguroidea : Paguridae). 1. The genus *Pagurus* Fabricius, 1775. *J. Nat. Hist.*, 19 : 745-769.
- KIKUCHI, T. & J. M. PERES, 1977. Consumer ecology of seagrass beds. In : C.P. Mc Roy & C. Helfferich (eds.), *Seagrass ecosystems a scientific perspective*, 147-193 Marcel Dekker Inc., New York.
- LANCASTER, I., 1988. *Pagurus bernardus* (L.) - an introduction to the natural history of hermit crabs. *Field Studies*, 7 : 189-238.
- LEDOYER, M., 1966. Écologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. II Données analytiques sur les herbiers de phanérogames. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 41 (57) : 135-164.
- LEDOYER, M., 1968. Écologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (Région de Marseille principalement) IV. Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 44 (60) : 126-295.
- LOPEZ DE LA ROSA, I. & J. E. GARCIA RASO, 1992. Crustáceos Decápodos de fondos de concrecionamientos calcáreos asociados a *Posidonia oceanica* del sur de España. *Cah. Biol. Mar.*, 33 : 55-74.
- PERES, J. M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, 31 (47) : 1-137.
- PESSANI, D. & C. PREMOLI, 1993. Some aspects of the biology of *Cestopagurus timidus* (Crustacea, Paguridae) in relation to the occupied shell. *Boll. Zool.*, 60 : 199-205.
- PESTA, O., 1918. Die Decapodenfauna der Adria. Versuch eine Monographie, 1-500.
- PIKE, R. B. & D. I. WILLIAMSON, 1960. Larvae of Decapod Crustacea of the families Diogenidae and Paguridae from the Bay of Naples. *Publ. Staz. Zool. Nap.*, : 31 : 493-552.
- PROVENZANO, A. J., Jr., 1960. Notes on Bermuda hermit crabs (Crustacea, Anomura). *Bull. Mar. Sci.*, 10 : 117-124.
- REBACH, S., 1969. Seasonal migratios of the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *American Zoologist*, 9 : 10705.
- REBACH, S., 1974. Burying behaviour in relation to substrate and temperature in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Ecology*, 55 : 195-198.
- REBACH, S., 1983. Orientation and migration in Crustacea. In : S. Rebach & D. W. Dunham (eds). *Studies in adaptation. The behavior of higher Crustacea*, 217-264, John Wiley & Sons, New York.
- RICKER, W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull. Fish. Res. Board. Can.*, 191 : 1-32.

- SAINT-LAURENT, M., 1968. Révision des genres *Catapaguroides* et *Cestopagurus* et description de quatre genres nouveaux II. *Cestopagurus bouvier* (Crustacés Décapodes Paguridae). *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, Paris, ser 2, 40 (3) : 539-552.
- SCULLY, E. P., 1983. The behavioral ecology of competition and resource utilization among hermit crabs. In : S. Rebach & D. W. Dunham (eds). *Studies in adaptation. The behavior of higher Crustacea*, 23-55, John Wiley & Sons, New York.
- STACHOWITSCH, M., 1979. Movement, activity pattern, and role of hermit crab population in a sublittoral epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 39 : 135-150.
- ŠTEVČIĆ, Z., 1973. Les migrations de l'Araignée de mer. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 21. 9 : 597-598.
- TEMPLADO, J., 1984. Las praderas de *Posidonia oceanica* en el sureste español y su biocenosis. In (Boudouresque C.F., A. Jeudy de Grissac & J. Oliver eds) *Internat. Workshop on Posidonia Beds*, GSI Posidonie publ., Fr., 1 : 159-172.
- TOMLINSON, J. M., 1960. Low hermit crab migration rates. *Veliger*, 2, 61.
- VADON, C., 1981. Les Brachyours des herbiers de Posidonies de la région de Villefranche-sur-Mer : biologie, écologie et variations quantitatives des populations. Thèse de 3^e cycle. Univ. Paris VI, 1-227.
- ZARIQUIEY ALVAREZ, R., 1968. Crustáceos Decápodos Ibéricos. *Inv. Pesq.* 32 : 1-510.
- ZUPI, V. & E. FRESI, 1985. A study on the food web the *Posidonia oceanica* (L.) Delile ecosystem : analysis of the gut contents of Decapod Crustaceans. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29, 5 : 189-192.
- ZUPO, V., G. F. RUSSO, E. FRESI & M. SCARDI, 1989. Hermit crabs of a *Posidonia oceanica* bed : zonal patterns and shell selection. In (Boudouresque C.F., Meinesz A. FRESI E. & V. Gravez eds) *Internat. Workshop on Posidonia Beds*, GSI Posidonie publ., Fr., 2 : 207-218.