Marilia Nagata Ragagnin

Efeitos de estressores múltiplos no impacto da acidificação oceânica na biota marinha

Dissertação apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa de Oceanografia, área de Oceanografia Biológica.

Orientador: Prof. Dr. Alexander Turra
Co-orientador: Dr. Wellington Silva Fernandez

São Paulo
2017

Universidade de São Paulo

Instituto Oceanográfico

Efeitos de estressores múltiplos no impacto da acidificação oceânica na biota marinha

Versão Corrigida

Marilia Nagata Ragagnin

Dissertação apresentada ao Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, Programa de Oceanografia, área de Oceanografia Biológica.

Julgada em _____

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Conceito

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Conceito

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Conceito

São Paulo
2017

Agradecimentos

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento a esta pesquisa sob o Processo nº 2015/02727-0 e ao projeto temático Biota/Araçá (FAPESP proc. nº 2011/50317-5), ao qual este projeto de Mestrado foi vinculado.

Sou grata ao meu orientador, Prof. Dr. Alexander Turra, por todo o processo de aprendizado ao longo de todos estes anos, desde a Iniciação Científica. Agradeço também ao meu co-orientador, Dr. Wellington Fernandez por todo o suporte e ajuda durante esta etapa da minha vida acadêmica.

Aos Prof. Dr. Ian McCarthy, Prof. Dra. Nia Whiteley e Dra. Coleen Suckling pela experiência do estágio na Bangor University e por toda a ajuda relacionada à etapa experimental do meu trabalho.

Ao Miguel Mies e à Linda Waters pela ajuda imensurável e sugestões durante o processo de construção do sistema experimental. Sem vocês, o experimento não seria possível.

Ao pessoal do Serviço de Manutenção do Instituto Oceanográfico, especialmente o Piauí, pela ajuda e paciência na construção do sistema experimental, além dos consertos e pepinos resolvidos nas horas de desespero. Sou grata também ao Tomás e ao David por prontamente me ajudarem em qualquer situação que precisasse no Laboratório Geral.

Agradeço, especialmente, a TODOS os colegas do Lab. Manejo, desde ICs até pós-docs, por formarem um grupo de pesquisa unido em que todos sempre se ajudam e que, de certa forma, me ensinaram muito desde que entrei no laboratório. Destaco a ajuda essencial da Camila Andrade, Marina Santana e Lucas Barbosa no trabalho de campo e experimento (seja coletando exúvia nos finais de semana ou observando ermitões andarem durante horas e horas no escuro...). Obrigada, Luciana Xavier pelo mapa e Maila Guilhon, Marina Correa e Dr. Francesc Montserrat pelos pitacos, sugestões de texto e análises. Obrigada também a Natalia Grilli e Paola Lemes, por termos nos ajudado e passado por essa juntas!

Aos meus amigos unespianos, especialmente Leonardo Mendes e Marcelo Tangerina, não só pela ajuda com contatos e dúvidas de química, mas principalmente pela parceria e apoio nestes anos de amizade.

Por último, mas jamais menos importante, sou imensamente grata à minha família, Leila, Marcos, Marina e Lucas, por todo o apoio, compreensão, paciência e, principalmente,

por aguentarem meus momentos de estresse. Sem vocês acreditando e comemorando cada conquista, eu não teria chegado até aqui.

Resumo

Estressores múltiplos, decorrentes de atividades antropogênicas, podem gerar efeitos combinados em organismos marinhos. Efeitos da acidificação oceânica associados a outros impactos antrópicos são pouco compreendidos, especialmente em zonas costeiras. Nestas regiões, o sombreamento causado por infraestruturas, como portos, pode potencialmente interagir com a redução do pH da água do mar e afetar populações de crustáceos. O objetivo foi avaliar os efeitos de pH reduzido e sombreamento na mortalidade, crescimento, calcificação e respostas comportamentais de deslocamento a odores de predadores vivos (sinal de perigo) e gastrópodes mortos (sinal de recurso disponível) usando juvenis do ermitão *Pagurus criniticornis*, coletados na Baía do Araçá (São Paulo, SE Brasil). Após 98 dias de experimento, os estressores apresentaram interação significativa sobre a mortalidade dos organismos, além de efeito aditivo sobre o crescimento. A calcificação não diferiu entre tratamentos, indicando que indivíduos foram capazes de manter a calcificação em condições de pH reduzido. Quando expostos a odor de predadores, o deslocamento dos ermitões foi afetado somente pelo sombreamento. Entretanto, uma interação entre ambos os estressores foi observada para o odor de gastrópodes, causando a redução do deslocamento. Este estudo mostra como impactos locais podem amplificar efeitos de mudanças ambientais globais em populações de crustáceos do entremarés.

Palavras-chave: pH, fotoperíodo, múltiplos estressores, *Pagurus criniticornis*, Baía do Araçá.

Abstract

Multiple stressors due to anthropogenic activities may cause combined impacts in marine organisms. Effects of ocean acidification associated with other anthropogenic impacts are poorly understood, especially in coastal regions. In these areas, shading caused by infrastructure development, such as harbor construction, may potentially interact with CO_2-induced pH reduction and affect invertebrate populations. Here we evaluated reduced pH and shading effects on mortality, growth, calcification and displacement behavior to live predator (danger signal) and dead gastropod (resource availability signal) odors using juveniles of the hermit crab *Pagurus criniticornis* collected in Araçá Bay (São Paulo state, SE Brazil). After a 98 days experiment period, both stressors had a significant interaction on mortality and an additive effect on total growth. No difference in calcification was recorded among treatments, indicating that individuals were able to maintain calcification under reduced pH. When exposed to odor of live predators, crabs' responses were affected only by shading. However, an interactive effect between both stressors was observed in response to gastropod odor, leading to reduced displacement behavior. This study shows how local disturbance impacts may enhance effects of global environmental changes on intertidal crustacean populations.

Keywords: pH, photoperiod, multiple stressors, *Pagurus criniticornis*, Araça Bay.

ÍNDEX DE FIGURAS

Figura 1: Baía do Araçá, localizada no município de São Sebastião (Litoral Norte do Estado de São Paulo, Brasil), com destaque para a área atual da infraestrutura do Porto de São Sebastião, a proposta inicial do projeto de expansão, cuja construção recobriria 75% da área da baía, e do projeto modificado durante o processo de licenciamento ambiental e atualmente proposto, com recobrimento de 34% da área da Baía. 17

Figura 2: Mortalidade de indivíduos de *Pagurus criniticornis*, representada pela média de mortes acumulada (X±SE) durante o experimento de 98 dias (i.e., média de mortes acumuladas ao longo do período entre cada tratamento), considerando os tratamentos de diferentes condições de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h). Letras diferentes representam diferença indicada pelo teste Tukey, entre os tratamentos para cada intervalo de tempo (7 dias) separadamente; ns = não significativo. 23

Figura 3: Crescimento total (X+SE) dos indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos por 98 dias em diferentes condições de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), considerando n=17. Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre os tratamentos pelo teste Tukey. 24

Figura 4: Conteúdo de cálcio (X+SE), mensurado em % de peso do elemento (%Ca), representando a calcificação de indivíduos de *Pagurus criniticornis* (n=6) mantidos em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h) após 98 dias de experimento. A comparação foi realizada a partir da média das quatro áreas analisadas em ambos os quelípodos de cada exúvia. 25

Figura 5: Deslocamento (X+SE), representado pelo número de linhas cruzadas, de indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos por 98 dias de experimento em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h): (A) em resposta ao odor de predadores vivos (*Callinectes danae*), usando dados não transformados (n=19) e (B) em resposta ao odor de gastrópodes mortos (*Cerithium atratum*), usando dados não transformados (n=18). Letras diferentes representam diferença pelo Teste Tukey entre as condições experimentais de pH e fotoperíodo, evidenciada pela interação significativa. 26

Figura 6: Correlação entre o deslocamento, representado pelo número de linhas cruzadas, de indivíduos de *Pagurus criniticornis* em resposta ao odor de gastrópode e ao odor de predador, mantidos por 98 dias nas condições experimentais de pH (8.1 e 7.6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), usando dados não transformados. A) 8,1/12:12h, controle (p=0,33); B) 7,6/12:12h, condição de pH reduzido (p=0,23); C) 8,1/0:24h, condição de sombreamento (p=0,01; r=0,55); D) 7,6/0:24h, condição combinada de sombreamento e pH reduzido (p<0,001; r=0,79). Linhas pontilhadas representam Intervalo de Confiança de 95%. 27

INDEX DE TABELAS

Tabela 1: Dados de média e erro padrão (X±SE) e intervalo de confiança (IC 95%) dos parâmetros físicos (pH, salinidade e temperatura) controlados no experimento fatorial com indivíduos do ermitão *Pagurus criniticornis* mantidos em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h) durante 98 dias. 18

Tabela 2: Análise de Covariância (ANCOVA) da mortalidade média acumulada dos indivíduos do ermitão *Pagurus criniticornis* em relação aos fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), em função do tempo de experimento (98 dias) como covariável. 22

Tabela 3: Análise de Variância (ANOVA) de duas vias entre os fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), para avaliação do crescimento total dos indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos em diferentes tratamentos ao longo de 98 dias de experimento (n=17). 24

Tabela 4: Análise de Variância (ANOVA) de duas vias entre os fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), para avaliação do deslocamento de indivíduos de *Pagurus criniticornis*, mantidos em diferentes tratamentos ao longo de 98 dias, em resposta ao odor de predadores vivos (n=19) e gastrópodes mortos (n=18). Os dados usados foram transformados para log (x+1). 26

Sumário

1. INTRODUÇÃO GERAL 1
2. CAPÍTULO 1 13
2.1 Introdução 13
2.2 Material e Métodos 16
2.2.1 Amostragem e desenho experimental 16
2.2.2 Mortalidade 18
2.2.3 Crescimento 19
2.2.4 Calcificação 19
2.2.5 Respostas comportamentais 20
2.3 Resultados 22
2.3.1 Mortalidade 22
2.3.2 Crescimento 23
2.3.3 Calcificação 24
2.3.4 Respostas comportamentais 25
3. CONSIDERAÇÕES FINAIS 35
4. REFERÊNCIAS 37

1. INTRODUÇÃO GERAL

Desde o início da Revolução Industrial, as concentrações de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico têm se elevado rapidamente devido a atividades antropogênicas relacionadas à queima de combustíveis fósseis e uso da terra, como indústria, agricultura e desmatamento (Solomon et al., 2007; Feely et al., 2009). Estima-se que a concentração tenha aumentado de valores pré-industriais de 280 ppm (partes por milhão) para 405,75ppm ao início de 2017 (NOAA/ESRL, 2017). Os atuais níveis de CO_2 atmosférico representam a maior concentração registrada dos últimos 800 mil anos (Luthi et al., 2008), causando um aumento estimado em 0,74±0,18ºC na temperatura global nos últimos 100 anos (Trenberth et al., 2007). As consequências do drástico aumento nas concentrações de CO_2 na atmosfera, em conjunto com altos níveis de outros gases de efeito estufa, refletem um cenário de mudanças climáticas globais, em que são evidenciadas alterações nos padrões de temperatura, precipitação, nível do mar e intensificação de eventos extremos (e.g., secas, inundações, ondas de calor e furacões) (Trenberth et al., 2007).

Sistemas naturais já têm sido afetados por tal cenário (Parmesan & Yohe, 2003; Root et al., 2003), com impactos na distribuição e abundância de espécies em algumas regiões (Parmesan & Yohe, 2003; Perry et al., 2005; Mieszkowska et al., 2006), na produtividade primária de fitoplâncton (Behrenfeld et al., 2006), alterações nas interações ecológicas (Yang & Rudolf, 2010; Lancaster et al., 2017) e extinção de espécies (Pounds et al., 1999; Wiens, 2016), causando a redução da complexidade de hábitats (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Murray et al., 2017). Tal cenário, ainda, já indica mudanças ambientais irreversíveis para o planeta, com intensificação de seus efeitos para as condições de emissões futuras (Solomon et al., 2009).

Estima-se, ainda, que cerca de um terço do CO_2 antropogênico produzido nos últimos 200 anos tem sido absorvido pelos oceanos (Sabine et al., 2004), o que reduz significativamente os níveis de CO_2 atmosférico e ameniza o aquecimento global (Feely et al., 2009). Entretanto, esta absorção eleva a pressão parcial de CO_2 na água do mar, condição conhecida como hipercapnia (Fabry et al., 2008), e induz o processo de acidificação oceânica (AO) (Caldeira & Wickett, 2003) devido a consequente redução do pH e alterações em balanços químicos da água do mar (Feely et al., 2009). Neste processo, como o CO_2 é difundido passivamente na superfície da água do mar, ácido carbônico (H_2CO_3) é formado e rapidamente dissociado em íons de hidrogênio (H^+) e bicarbonato (HCO_3^-). A redução do pH da água do mar, desta forma, é causada pela elevada concentração de H^+ nestas condições.

Ainda, parte da concentração de H^+ resultante reage com o carbonato (CO_3^{2-}) disponível na água, produzindo mais HCO_3^- (Widdicombe & Spicer, 2008; Feely et al., 2009), o que reduz a concentração de íons carbonato e, consequentemente, seu estado de saturação (Ω) (Doney et al., 2009). O estado de saturação é um fator determinante para a formação e dissolução do $CaCO_3$. Em equilíbrio, a concentração de Ca^{2+} multiplicada pela concentração de CO_3^{2-} definem a constante de produto de solubilidade aparente ($K'_{sp}= [Ca^{2+}][CO_3^{2-}]$), que se refere ao equilíbrio total das concentrações de carbonato e cálcio em solução de água do mar saturada de $CaCO_3$. Esta constante depende das condições locais de temperatura, salinidade e pressão e varia entre as diferentes formas de $CaCO_3$. O estado de saturação do $CaCO_3$ na água do mar, desta forma, é definido por $\Omega=[Ca^{2+}]_{sw} [CO_3^{2-}]_{sw}/K'_{sp}$, onde $\Omega>1$ representa condição de supersaturação e $\Omega<1$, condição de insaturação (Zeebe & Wolf-Gladrow, 2001). Assim, o estado de saturação de formas minerais de $CaCO_3$ (calcita e aragonita) podem ser influenciados pela adição de CO_2 na água do mar. Estas substâncias são biologicamente importantes para a formação de estruturas de sustentação de organismos marinhos calcificadores, que geralmente ocorre quando $\Omega>1$, enquanto sua dissolução ocorre quando $\Omega<1$ (Orr et al., 2005; Doney et al., 2009).

A absorção de CO_2 pelos oceanos pode causar alterações significativas de pH ao longo dos próximos séculos, maiores do que em registros geológicos dos últimos 300 milhões de anos (Caldeira & Wickett, 2003). Desde a época pré-industrial, o pH médio dos oceanos reduziu cerca de 0,1 unidade (Orr et al., 2005; The Royal Society, 2005), o que representa 30% de aumento na concentração de íons de hidrogênio (The Royal Society, 2005). Modelos preveem redução de 0,3 unidade, para o melhor cenário de emissões de CO_2 para 2100, até 0,5 unidade para o pior cenário (Caldeira & Wicket, 2005), considerando dados do IPCC SRES (*Intergovernmental Panel on Climatic Change, Special Report on Emissions Scenarios*) (IPCC, 2000). Modelos indicam, ainda, a possibilidade de redução de 0,7 unidade no pH até 2250, devido à contínua liberação de CO_2 na atmosfera resultante das atividades antropogênicas (Caldeira & Wickett, 2003). Por este motivo, a AO tem recebido grande atenção recentemente, se tornando um consenso a potencial ameaça deste processo aos ambientes marinhos. Desta forma, grande esforço tem sido feito pela comunidade científica nos últimos anos para a investigação dos possíveis efeitos da AO sobre os ecossistemas marinhos e sua biota.

Organismos calcificadores marinhos são intensamente estudados neste contexto, uma vez que o processo de calcificação de suas estruturas de sustentação e proteção pode ser

severamente impactado pelas alterações na química do carbono (Gattuso et al., 1998; Kleypas et al., 2005; Langdon & Atkinson, 2005; Gazeau, 2007; Comeau et al., 2009). Corais, por exemplo, têm demonstrado elevada vulnerabilidade às alterações no estado de saturação do $CaCO_3$, apresentando redução nas taxas de calcificação (Schneider & Erez, 2006; Marubini et al., 2003), seja em curta ou longa escala temporal (Langdon et al., 2000). A redução da calcificação em condições de hipercapnia pode ser resultado do aumento da dissolução das estruturas, não ocorrendo necessariamente perda da capacidade fisiológica de produzi-las (Nienhuis et al., 2010; Findlay et al., 2011). Entretanto, a taxa de dissolução é extremamente variável entre os organismos devido à mineralogia, estrutura e matrix inorgânica que compõe as estruturas calcárias (Findlay et al., 2011). Algumas espécies de crustáceos e equinodermos, por exemplo, tem demonstrado aumento ou manutenção da taxa de calcificação nestas condições de estresse (Wood et al., 2008; Ries et al., 2009; McDonald et al., 2009). Desta forma, organismos apresentam diferentes respostas e graus de vulnerabilidade no processo de calcificação quando expostos à hipercapnia (Ries et al., 2009).

A variação de respostas encontradas para diferentes grupos de invertebrados marinhos também é explicada pela capacidade de compensação frente à distúrbios no balanço ácido-base dos organismos (Pörtner, 2008; Whiteley, 2011). Algumas espécies apresentam maior habilidade em regular o pH interno e manter elevadas taxas de calcificação durante períodos de exposição à hipercapnia (Gutowska et al., 2010). Nestas condições, a hipercapnia interna, causada pelo aumento da concentração de íons H^+ na hemolinfa é compensada a partir da troca de íons pelas brânquias (Cl^- por HCO_3^- e/ou H^+ por Na^+) para que o excesso de H^+ seja expulso para o ambiente, enquanto HCO_3^- é acumulado, reduzindo a acidose interna (Truchot, 1979; Wheatly & Henry, 1992; Pörtner et al., 2004). É sugerido que, neste processo, a troca de íons é acompanhada pelo fluxo de Ca^+ para dentro do organismo (Wheatly & Henry, 1992). Assim, invertebrados com maior habilidade regulatória se tornam menos susceptíveis aos efeitos da AO em relação aos processos que regulam a calcificação (e.g., crustáceos; Taylor et al., 2015).

Contudo, a AO representa uma condição de elevado custo energético para os organismos, que são submetidos a trade-offs energéticos em função do estresse (Wood et al., 2008). Nestas condições ambientais, organismos podem estar sujeitos à supressão metabólica como estratégia para sobrevivência em curto prazo e manutenção do balanço ácido-base (revisado por Fabry et al., 2008; Sokolova et al., 2012). Desta forma, o estoque energético é redirecionado, comprometendo a performance dos indivíduos e, consequentemente, processos biológicos essenciais para a sobrevivência e manutenção das espécies, como crescimento,

reprodução e comportamento (Pörtner, 2008; Whiteley, 2011). Alterações em vias metabólicas e redução da produção de proteínas decorrentes da realocação energética, por exemplo, apresentam potencial efeito de comprometimento nestes processos biológicos (Lanning et al., 2010; Langenbuch & Pörtner, 2003; Langenbuch et al., 2006). Organismos menos tolerantes, ainda, podem não suportar a depressão metabólica em exposições de longo prazo, sofrendo elevadas taxas de mortalidade, como demonstrado por Langenbuch & Pörtner (2004).

Diversos aspectos relacionados ao sucesso reprodutivo podem ser comprometidos como consequência da exposição à hipercapnia, como redução de mobilidade de gametas e da fertilização (Havenhand et al., 2008), atraso no desenvolvimento das gônadas (Siikavuopio et al., 2007; Kurihara et al., 2013) e na desova (Kurihara et al., 2013). O desenvolvimento larval também pode ser diretamente afetado por estas condições (Kurihara et al., 2008; Kurihara & Shirayama, 2004; Dupont et al., 2008; Ellis et al., 2009; Talmage & Gobler, 2009). Assim, estágios larvais podem apresentar maior susceptibilidade à redução de crescimento e sobrevivência (Dupont et al., 2008; Watson et al., 2009; Talmage & Gobler 2010), além de atraso no desenvolvimento (Miller et al., 2016) devido à realocação energética em condições estressantes (Stumpp et al., 2011).

Recentemente, alguns estudos têm evidenciado efeitos da AO em padrões comportamentais mediados por estímulos químicos ambientais, comprometendo tomadas de decisão (de la Haye et al., 2011; Watson et al., 2014) e, consequentemente, respostas a presença de odores de alimento (de la Haye et al., 2012; Dixson et al., 2015), presas (Cripps et al., 2011; Kim et al., 2016), predadores (Dixson et al., 2010; Manríquez et al., 2014; Watson et al., 2014), avaliação de recursos, como exploração de conchas em ermitões (de la Haye et al., 2011) e escolha e identificação de hábitats (Munday et al., 2009; Devine et al., 2012). É sugerido que o comprometimento nas respostas comportamentais possa ocorrer por interferências no funcionamento de neurotransmissores (Nilsson et al., 2012), alteração em características das moléculas e redução da afinidade de sua ligação com receptores (Roggatz et al., 2016) ou como consequência da depressão metabólica (de la Haye et al., 2012). Entretanto, pouco ainda é conhecido sobre os impactos da elevação de CO_2 nos oceanos sobre o comportamento animal (Briffa et al., 2012; Clements & Hunt, 2015) e estudos que focam em como as alterações na capacidade quimio-sensorial afetam o comportamento de invertebrados são escassos (moluscos, Manríquez et al., 2013, 2014; crustáceos, de la Haye et al., 2011, 2012; Kim et al., 2016; Roggatz et al., 2016).

Apesar de a quimiorrecepção ser fundamental para impulsionar as estratégias de defesa e evitar o risco de predação, organismos podem se tornar vulneráveis a predadores, em alguns casos, devido ao enfraquecimento de suas estruturas calcificadas causado pelas condições hipercapnia (Amaral et al., 2012). Moluscos que produzem conchas mais espessas na presença de predadores, por exemplo, podem apresentar comprometimento desta estratégia anti-predatória em condições de pH reduzido (Bibby et al., 2007). Adicionalmente, o comportamento de forrageamento de predadores também pode ser alterado, diminuindo o consumo de presas, por exemplo, devido à redução do tempo de tentativa de predação e manuseio da presa (Dodd et al., 2016). No caso de crustáceos, a tentativa de predação pode, ainda, ser afetada pelo potencial enfraquecimento dos quelípodos se a dissolução das estruturas for elevada.

Além disso, o aumento da concentração de CO_2 pode gerar impactos diretos no fluxo energético em teias tróficas. A composição bioquímica de produtores primários pode ser alterada em resposta à AO, o que afeta sua qualidade nutricional para os consumidores (Rossoll et al., 2012; Duarte et al., 2016). Como consequência, o crescimento e o sucesso reprodutivo de consumidores podem ser prejudicados em função da alimentação (Rossoll et al., 2012). É possível, ainda, que impactos no fluxo energético se iniciem a partir de níveis tróficos mais elevados. Wood et al. (2008) sugerem que a perda de massa muscular no ofiuróide *Amphiura filiformis*, consequente da redução do pH, possa reduzir seu valor nutricional para os próximos níveis tróficos, transferindo os efeitos da AO ao longo da cadeia. Desta forma, alterações nas interações entre espécies e no fluxo energético ao longo dos níveis tróficos (Rossoll et al., 2012), bem como efeitos na abundância de espécies e interações competitivas podem provocar impactos dramáticos na dinâmica das comunidades, com mudanças em sua estrutura e composição (Kroeker et al., 2013; Crook et al., 2016).

Embora mudanças ambientais, no geral, gerem efeitos que comprometem a performance dos indivíduos e a manutenção de populações, diversos taxa podem demonstrar respostas evolutivas às mudanças climáticas (Thomas, C. D. et al., 2001; Hoffmann & Sgrò, 2011). Em relação à elevação dos níveis de CO_2 nos oceanos, algumas espécies exibem capacidade adaptativa (Sunday et al., 2011; Lohbeck et al., 2012; Calosi et al., 2013) devido à variabilidade genética, que pode permitir características favoráveis à tolerância individual e resiliência de populações (Kelly et al., 2013; Pespeni et al., 2013). Alguns estudos têm demonstrado alterações fenotípicas na prole como resposta do estresse ambiental sofrido pela geração parental, ocorrendo, assim, um efeito de herança transgeracional (revisado por Ross

et al., 2016). Entretanto, respostas evolutivas ainda permanecem desconhecidas para a maioria dos grupos de organismos marinhos (Sunday et al., 2014).

Os efeitos da AO, desta forma, têm sido avaliados em diferentes escalas de complexidade ecológica, considerando desde respostas individuais de organismos (e.g., efeitos fisiológicos), até respostas em comunidades (e.g., diversidade de espécies e relações interespecíficas). Para isso, os experimentos são elaborados em diferentes escalas temporais, buscando avaliar efeitos agudos ou crônicos consequentes da exposição à hipercapnia. Experimentos de efeitos agudos têm sido usados, principalmente, para avaliação das respostas fisiológicas (Miles et al., 2007; Dupont et al., 2010; Spicer et al., 2007) e comportamentais (Cripps et al., 2011), fornecendo base para compreender a sensibilidade de diferentes taxa sob estas condições ambientais (Whiteley, 2011). Entretanto, por geralmente focarem em apenas um estágio de vida do organismo e/ou curto período de exposição (e.g., horas ou dias), estes experimentos não consideram a possibilidade de aclimatação dos indivíduos ou variações na sensibilidade ao longo do ciclo de vida, como ressaltado por Dupont et al. (2013) e Ross et al. (2016). Assim, estudos de médio a longo prazos são importantes para evidenciar, de forma mais realista, como os organismos respondem ao estresse (em semanas ou meses, por exemplo; Pörtner, 2008) e permite investigações de potenciais efeitos deletérios sobre importantes aspectos biológicos, como crescimento e reprodução (Langenbuch & Pörtner, 2004), além de serem mais adequados para avaliação de efeitos letais (Shirayama & Thornton, 2005; Dupont et al., 2013). Estudos de efeitos crônicos são essenciais para ampliar a compreensão sobre a capacidade evolutiva e adaptativa das espécies frente a cenários de elevadas concentrações de CO_2 (Calosi et al., 2013), a partir de experimentos que investiguem o efeito do estresse em mais de uma geração (Pedersen et al., 2014) ou ao longo de vários estágios de vida dos organismos (Kurihara & Ishimatsu, 2008; Dupont et al., 2013), sendo necessário considerar a expectativa de vida das espécies modelo. Investigações de longo prazo (e.g., meses a anos), ainda, se tornam necessárias para ampliar a compreensão de como relações interespecíficas (e.g., competição e predação) podem ser afetadas pela diferença no potencial de aclimatação das espécies (Cripps et al., 2011). Desta forma, apesar da complexidade de fatores que influenciam os impactos a nível de ecossistema, previsões em longa escala temporal são possíveis a partir de estudos crônicos em populações ou comunidades, fornecendo informações úteis para estratégias de mitigação das mudanças ambientais (Doney et al., 2009). Hughes et al. (2003), por exemplo, ressalta a importância deste tipo de estudo para avaliar os impactos futuros em recifes de corais e auxiliar o manejo

do ecossistema, uma vez que as investigações até o presente têm focado em respostas de curto prazo.

Apesar dos recentes avanços no conhecimento dos impactos da AO na biota marinha, este processo não está ocorrendo de forma isolada no ambiente. Grande parte dos oceanos está submetida a estressores antropogênicos múltiplos (Halpbern et al., 2008) e investigações sobre os efeitos combinados entre diferentes estressores são essenciais para ampliar a compreensão da magnitude dos impactos nos ecossistemas e sua biota, de forma mais comparável à realidade (Styf et al., 2013). No caso da AO, seus efeitos podem ser subestimados se uma interação entre diferentes variáveis ambientais não for considerada nos estudos (Przeslawski et al., 2005). Cole et al. (2016), por exemplo, demonstraram que o aumento do pCO_2 como único estressor não causa impactos no desenvolvimento e sobrevivência de larvas de ostras *Ostrea angasi*. Entretanto, quando as larvas são expostas a múltiplos estressores (aumento do pCO_2 e temperatura, redução de salinidade e de disponibilidade de alimento), apresentam atraso no desenvolvimento, menor crescimento aumento no número de indivíduos com anormalidades morfológicas. Por este motivo, estudos tem ressaltado a importância de experimentos multifatoriais controlados, que permitam a identificação de interações sinérgicas ou antagônicas entre os diferentes estressores antropogênicos que atuam no ambiente marinho (Harvey et al., 2013; Przeslawski et al., 2015). Estressores ambientais combinados podem resultar em efeitos aditivos (i.e., induzem efeitos significativos, mas sem interação entre ambos) ou em interações significativas complexas com efeitos sinérgicos (i.e., intensificação dos efeitos, maior do que a soma dos efeitos dos estressores individualmente) ou antagônicos (i.e., redução do efeito, comparado aos efeitos dos estressores individuais) (Folt et al., 1999).

Avaliações neste contexto podem ser realizadas em diversos níveis de complexidade ecológica e escalas temporais (Andersson et al., 2015). Mesocosmos, por exemplo, representam condições mais realistas para populações ou comunidades naturais, possibilitando avaliação de efeitos indiretos decorrentes dos estressores, como demonstrado em Riebesell et al. (2008), Jokiel et al. (2008) e Sala et al. (2016). Entretanto, experimentos de pequena escala (i.e., aquários) permitem maior grau de replicação e controle dos fatores, sendo adequados para avaliações de efeitos diretos (agudos ou crônicos) de forçantes múltiplas em nível de indivíduo (Andersson et al., 2015). Desta forma, o design experimental depende do tipo de abordagem proposta, considerando o tipo de estressores e o nível de complexidade ecológica (e.g., organismo, população, comunidade) a serem avaliados.

Ao considerar a interação entre mudanças globais decorrentes da atividade humana, por exemplo, é inevitável que a acidificação e o aquecimento dos oceanos ocorram simultaneamente. Assim, o número de estudos que testam as consequências desta interação no ambiente marinho e na biota tem aumentado expressivamente nos últimos anos (Przeslawski et al., 2015). Grande parte destas investigações demonstra os efeitos decorrentes da combinação entre acidificação e aquecimento da água do mar (revisado por Byrne & Przeslawski, 2013; Clements & Hunts, 2015; Przeslawski et al., 2015). Aspectos como calcificação, sobrevivência e reprodução dos organismos são geralmente prejudicados pela interação de estresse de temperatura e pH, enquanto a fotossíntese parece ser favorecida. Entretanto, organismos apresentam respostas amplamente variadas frente à interação destes estressores, devido a diferenças fisiológicas e ecológicas entre as espécies (Pörtner, 2008; Harvey et al., 2013).

Estágios iniciais de desenvolvimento e juvenis, por exemplo, apresentam maior vulnerabilidade em relação a estas condições combinadas, o que foi observado em pólipos de corais (Anlauf et al., 2011), moluscos (Talmage & Glober, 2010), crustáceos (Findlay et al., 2010a; b) e peixes (Nowicki et al., 2012). Parker et al. (2010) demonstram que ostras *Saccostrea glomerata* e *Crassostrea gigas* em condições de estresse de pH e temperatura sofrem efeitos deletérios na fertilização, desenvolvimento larval (e.g., aumento de anormalidades morfológias) e tamanho dos indivíduos. Entretanto, efeitos antagônicos relacionados ao crescimento (Sheppard Brennand et al., 2010; Ericson et al., 2011) e sobrevivência (Davis et al., 2013) podem ocorrer em outras espécies. Nestes estudos, o aumento da temperatura reduziu o efeito deletério causado pela redução de pH. Desta forma, interações entre mudanças climáticas apresentam importantes implicações na persistência e dinâmica das populações, devido aos seus potenciais efeitos em estágios iniciais de vida (Harvey et al., 2013).

Entretanto, impactos na fase adulta dos organismos também podem representar ameaças à manutenção das populações. A distribuição geográfica das espécies pode ocorrer como consequência de mudanças na faixa de tolerância térmica dos organismos adultos, uma vez que a sensibilidade à temperatura pode ser intensificada em condições de hipercapnia (Metzger et al., 2007; Walther et al., 2009). Além disso, recifes de corais tem demonstrado elevada vulnerabilidade frente à combinação de estresse de temperatura e pH, sofrendo efeitos sinérgicos na redução da resiliência do ecossistema (Anthony et al., 2011, Pandolfi et al., 2011) e no processo de branqueamento de corais (Anthony et al., 2008), além da redução nas

taxas de calcificação e crescimento dos organismos (Cooper et al., 2008). Portanto, a interação entre mudanças ambientais globais interfere nos ecossistemas marinhos de forma a afetar sua dinâmica, estrutura e biodiversidade devido a alterações na abundância, distribuição e interações entre espécies (e.g. competição e predação) (Hale et al., 2011).

Além das consequências das mudanças climáticas, as atividades humanas induzem outras alterações ambientais, fazendo com que praticamente todos os organismos se encontrem em hábitats, às vezes, drasticamente modificados (Sih et al., 2011). Regiões costeiras são extremamente susceptíveis a ação humana devido ao seu importante uso para ocupação urbana e atividades socioeconômicas (Small & Nicholls, 2003; Martínez et al., 2007). Estas regiões são densamente ocupadas por populações humanas e seus sistemas naturais têm sido alterados devido à exploração de seus recursos. O crescimento destas populações nas zonas costeiras acompanha o aumento de atividades de agricultura, indústria, pesca e comércio internacional (Vitousek et al., 1997), além de atividades de recreação e turismo (Davenport & Davenport, 2006). Tais atividades demandam a construção de diversos tipos de infraestrutura artificial (e.g., estradas, marinas, balsas, molhes, píeres, etc), que afetam a biodiversidade e causam a fragmentação e perda dos ambientes naturais devido às modificações na linha de costa (Bulleri & Chapman, 2010). Algumas destas infraestruturas, por exemplo, causam o sombreamento do ambiente, afetando a distribuição e diversidade de organismos (Sanger et al., 2004; Blockley, 2007). Além disso, o desenvolvimento urbano promove o aumento de iluminação artificial, potencialmente perturbando a orientação e comportamento de organismos que apresentam hábitos noturnos (Tuxbury & Salmon, 2005). Como consequência destes tipos de atividades, organismos marinhos que habitam estas regiões são comumente expostos a estressores como poluição por metais (Cabrini et al., 2017), atividades de dragagem (Cooper et al., 2011), despejo de efluentes e excesso de nutrientes (Koop et al., 2001), eutrofização (Deegan et al., 2012), espécies invasoras (Bax et al., 2003), alteração da disponibilidade de luz (Burdick & Short 1999), além de ruídos (Codarin et al., 2009; Chan et al., 2010), ancoragem (Francour et al., 1999) e tinta anti-incrustante (Thomas, K. V. et al., 2001) de embarcações.

Embora escassas, investigações sobre os potenciais efeitos da AO associada a estes tipos de estressores antrópicos locais são essenciais para compreender as respostas da biota frente à interação entre mudanças ambientais globais e os impactos antropogênicos locais em ecossistemas costeiros. Os poucos estudos relacionados a esta abordagem demonstram aumento da sensibilidade de organismos marinhos à AO pela ocorrência de estressores tipicamente costeiros (Lewis et al., 2013; Vogel et al., 2015). Lewis et al. (2013), por

exemplo, indicam maior vulnerabilidade de larvas do poliqueto *Pomatoceros lamarckii* ao pH reduzido quando expostos a poluição crônica de metais (e.g. cobre), reduzindo a taxa de sobrevivência dos organismos.

Adicionalmente, a descarga excessiva de nutrientes nestas regiões, advinda da agricultura e/ou centros urbanos, provoca o aumento da turbidez da água e redução na disponibilidade de luz (Fabricius et al., 2013), além de criar zonas de hipóxia (i.e., baixa concentração de oxigênio) (Rabalais et al., 2002). Espécies de corais tem demonstrado vulnerabilidade à redução de disponibilidade de luz, quando combinada à AO, o que causa efeitos aditivos na redução do crescimento e calcificação (Vogel et al., 2015). Similarmente, Suggett et al. (2013) demonstra que os efeitos deletérios da AO sobre a fotossíntese e calcificação dos corais são intensificados em condições de redução de disponibilidade de luz. Já a hipóxia, quando associada a acidificação, induz respostas variadas em bivalves, dependentes do estágio larval (Gobler et al., 2014). Neste estudo, uma interação sinérgica foi encontrada para juvenis, os quais apresentaram maior redução no crescimento quando expostos a estas condições. Ainda, ambientes tipicamente dominados por kelps ou algas coralinas podem sofrer com os efeitos combinados das elevadas concentrações de CO_2 e de nutrientes, que favorecem o crescimento e predominância de algas filamentosas, naturalmente efêmeras e boas competidoras (Russell et al., 2009; Ghedini et al., 2013). Desta forma, a interação sinérgica entre estressores globais e locais tem potencial impacto na composição de espécies de ecossistemas costeiros (Russel et al., 2009).

Claramente, os impactos das mudanças globais irão se manifestar em escala local, de forma a interagir com estressores típicos de cada localidade, sejam naturais ou antrópicos, e promover diferentes respostas e alterações nos sistemas naturais. A combinação destes estressores, então, deve ser avaliada considerando o contexto local das regiões costeiras para que os efeitos das mudanças climáticas não sejam subestimados nestas áreas (Russell et al., 2009). Desta forma, a compreensão das possíveis interações entre estressores globais e locais é essencial para que a tomada de decisão em escala regional permita minimizar os impactos das mudanças climáticas sobre os ecossistemas costeiros (Ghedini et al., 2013).

Estudos ressaltam a importância de ações de manejo que permitam a manutenção e estabilidade da resiliência de ecossistemas costeiros (Hughes et al., 2003; Lundberg & Moberg, 2003; Folke et al., 2004). Estratégias de gestão adequadas podem contribuir para evitar perda de biodiversidade e a degradação de hábitats nestas áreas (Bulleri & Chapman, 2010), por exemplo, a partir de políticas que visem regular atividades de pesca e turismo,

proteção de áreas marinhas e redução de poluição e contaminação (Hughes et al., 2003; Ghedini 2013; Ruckelshaus et al., 2013). Em situações em que estressores globais e locais interagem sinergicamente e aceleram as modificações dos sistemas naturais, o manejo efetivo tem potencial de, gradualmente, minimizar estes efeitos e desacelerar as mudanças ambientais (Ghedini et al., 2013), ainda que a mitigação dos efeitos das mudanças climáticas esteja além da capacidade de governança das autoridades regionais (Russell et al., 2009).

Nesse contexto, o presente trabalho visou avaliar os potenciais efeitos da redução do pH da água do mar, decorrente do processo de AO, combinada ao sombreamento do hábitat, causado pela construção de infraestruturas na zona costeira, sobre aspectos biológicos de caranguejos ermitões da Baía do Araçá (São Sebastião, SP). A região do Araçá tem sofrido intervenções antrópicas há décadas, o que vem causando mudanças nas suas características originais, além de impactos sobre sua biota (Migotto et al., 1993; Amaral et al., 2010). A ampliação do Porto de São Sebastião, adjacente à Baía do Araçá, tem sido discutida há muito tempo, com a proposta de construção de uma laje de concreto que recobrirá parte da área com a justificativa de ampliar a capacidade do porto para suprir necessidades econômicas. Como consequência, a estrutura da expansão causará o sombreamento nesta área, o que apresenta potencial impacto nos organismos que habitam a Baía devido às alterações na disponibilidade de luz.

Esta dissertação está estruturada em forma de um artigo científico independente, apresentado a seguir como um capítulo único. Este capítulo expõe informações mais detalhadas sobre o projeto de ampliação do Porto de São Sebastião, ressaltando a importância da avaliação dos impactos causados por infraestruturas e, principalmente, de se considerar a influência de mudanças ambientais globais sobre estes impactos na região. A partir de um experimento de design fatorial, utilizando diferentes níveis de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), os objetivos deste artigo foram avaliar mortalidade, crescimento total, calcificação e respostas comportamentais do ermitão *Pagurus criniticornis* frente a estas condições ambientais. Desta forma, com os resultados deste trabalho, espera-se ampliar a compreensão e o conhecimento sobre como mudanças ambientais globais e impactos antrópicos locais podem afetar de forma interativa, ou não, organismos que habitam zonas costeiras.

2. CAPÍTULO 1

Efeitos combinados da redução do pH da água do mar e sombreamento sobre variáveis ecológicas e fisiológicas de caranguejos ermitões

2.1 Introdução

Ecossistemas costeiros estão sujeitos a múltiplos estressores naturais (Gamito, 2006; Elliot & Quintino, 2007) e antropogênicos (Dolbeth et al., 2011; O'Gorman et al., 2012; Halpern et al., 2007), cujos efeitos combinados podem causar diversos tipos de impactos nos organismos marinhos (Przeslawski et al., 2005; Blake et al., 2010; Walther et al., 2010) e potencial alteração na estrutura das comunidades (Shears & Ross, 2010). A interação destes estressores ocorre de forma complexa e seus efeitos variam dependendo das condições ambientais locais (Range et al., 2014) e da biologia das espécies (Long et al., 2013), potencialmente amplificando os impactos esperados pela atuação de um único estressor (Queirós et al., 2015; Cole et al., 2016). Investigações de efeitos múltiplos estressores têm recebido atenção crescente nas últimas décadas ao considerar cenários relacionados a mudanças ambientais globais (Sala et al., 2000; Schweiger et al., 2010; Tanikawa et al., 2017).

Dentre estas mudanças ambientais, a acidificação oceânica (AO) é considerada uma ameaça aos ecossistemas marinhos, uma vez que os oceanos têm absorvido cerca de um terço de CO_2 antropogênico nos últimos 200 anos (Sabine et al., 2004), levando à redução de 0,1 unidade em seu pH médio (Orr et al., 2005), além de impactos drásticos nos organismos marinhos (Fabry et al., 2008; Doney et al., 2009; Kroeker et al., 2010; Hendriks et al., 2010; Range et al., 2014). Contudo, a acidificação não ocorre exclusivamente como consequência do aumento global de CO_2 atmosférico (Provoost et al., 2010). Em regiões costeiras, a eutrofização provocada pelo aumento da concentração de nutrientes na água por despejo de efluentes reduz o pH devido a degradação bacteriana da matéria orgânica, que reduz os níveis de oxigênio e produz CO_2 pela elevada taxa de respiração bacteriana (Cai et al., 2011; Melzner, 2013; Wallace et al., 2014). Assim, estas regiões podem ser particularmente vulneráveis à acidificação, considerando os diferentes processos que potencialmente geram essa mudança ambiental.

Apesar do recente esforço para compreender efeitos interativos entre acidificação e aquecimento dos oceanos nos organismos (Paganini et al., 2014; Keppel et al., 2015; Zhang et al., 2015), pouco ainda se sabe sobre impactos induzidos pela redução do pH da água do mar

combinada com impactos antrópicos locais (Vogel et al., 2015). Algumas regiões costeiras têm sofrido progressivamente com a redução de pH (Waldbusser et al., 2011), que pode ocorrer simultaneamente ao sombreamento do ambiente consequente da construção de portos, marinas, píeres (Shaffer, 1999; Roca et al., 2014), pontes (Struck et al., 2004) e sistemas de aquicultura (ostras; Forrest et al., 2009; Bulmer et al., 2012). Distúrbios na disponibilidade de luz impactam drasticamente a estrutura das comunidades em zonas costeiras (Pardal-Souza et al., 2017), afetando não somente espécies fotossintetizantes (Benham et al., 2016), como também a composição de espécies de invertebrados bentônicos (Glasby 1999; Struck et al., 2004). Nestes ambientes, crustáceos apresentam importante papel ecológico nas teias tróficas (Shaffer et al., 1995; Laidre & Greggor, 2015) e no fluxo de energia do ecossistema (Robertson, 1986; Kristensen, 2008), sendo impactados por condições ambientais estressantes, que podem alterar aspectos fisiológicos (Vernberg & Vernberg, 1972; Dissanayake & Ishimatsu, 2011; Madeira et al., 2014) e comportamentais (Dissanayake & Ishimatsu, 2011).

A interação de estressores múltiplos associados à redução de pH tem sido pouco explorada em crustáceos (Whiteley, 2011). Em ermitões, efeitos da hipercapnia tem sido avaliados isoladamente (de la Haye et al., 2011, 2012; Kim et al., 2016), considerando, principalmente, as alterações comportamentais que organismos marinhos apresentam em função do comprometimento da quimiorrecepção (Roggatz et al., 2016). Da mesma forma, a redução de disponibilidade de luz no ambiente aquático influencia respostas comportamentais nestes organismos devido à ausência de estímulos visuais (Díaz et al., 1994; 1995a, b). Entretanto, a integração de informações químicas e visuais é essencial para a tomada de decisão em ermitões (Hazlett & Herrnkind, 1980; Hazlett, 1982). Estes organismos dependem de complexos padrões comportamentais que envolvem, por exemplo, a exploração e identificação de novas conchas para a ocupação (Gherardi & Atema, 2006), ao serem atraídos pelo odor de gastrópodes mortos e/ou pistas visuais de conchas (Díaz et al., 1994; Chiussi et al., 2001), além de se orientarem e executarem estratégias anti-predatórias ao perceberem a presença de predadores (Kuhlmann, 1992; Rittschof & Hazzlett, 1997).

O contexto de mudanças ambientais permite, ainda, uma avaliação de como estressores antrópicos podem influenciar síndromes comportamentais em populações (Sih, 2013). Síndromes comportamentais são caracterizadas por diferenças consistentes entre indivíduos em suas respostas comportamentais em múltiplos contextos, o que reflete em uma correlação entre estas respostas (Sih et al., 2004). Frequentemente, autores se referem a estas

consistências individuais como “personalidade animal” (e.g., indivíduos agressivos ou ariscos) (Dall et al., 2004; Sih et al., 2004; Dingemanse et al., 2009). A existência de síndromes comportamentais em ermitões tem sido recentemente evidenciada e discutida (Briffa et al., 2008; 2009; 2013), mas não sob a perspectiva de mudanças ambientais por atividades antrópicas.

Assim, mudanças ambientais que envolvam redução do pH e sombreamento do ambiente podem desencadear efeitos interativos em diferentes aspectos na vida destes organismos, como mortalidade, crescimento, calcificação e respostas comportamentais, que podem ser potencialmente prejudicados com a combinação de estressores. Visando investigar possíveis efeitos desta interação em populações de crustáceos de zonas costeiras, a espécie *Pagurus criniticornis* (Dana, 1852) foi adotada como modelo. Esta espécie habita regiões entremarés e infralitoral raso de ambientes tropicais (Melo, 1999), comumente ocupando conchas do gastrópode *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Leite et al., 1998; Turra & Leite, 2003). *P. criniticornis* é abundante no substrato lamoso da Baía do Araçá (Litoral Norte do Estado de São Paulo, Brasil), região onde está sendo discutida a ampliação do Porto de São Sebastião, cuja infraestrutura causará sombreamento de parte da baía. A proposta inicial do projeto de ampliação pretendia a construção de uma laje de concreto suspensa, recobrindo 75% da área atual da Baía do Araçá (PIPC, 2011). Apesar de o projeto ter sido alterado durante o processo de licenciamento ambiental, reduzindo a área de recobrimento para cerca de 34% da Baía (CDSS, 2013), sua licença foi suspensa devido a necessidade de estudos relacionados aos efeitos cumulativos ou sinérgicos da ampliação com outros grandes empreendimentos da região. Desta forma, o caso da Baía do Araçá pode ser usado como exemplo para avaliar como impactos causados pela construção de infraestruturas (e.g., sombreamento) na zona costeira podem ser potencialmente intensificados por outras mudanças ambientais, sejam em escala local ou global, como a redução do pH pelo processo de acidificação.

Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar os efeitos da combinação da redução do pH da água do mar e sombreamento do ambiente sobre aspectos ecológicos e fisiológicos de juvenis de *P. criniticornis*. As hipóteses nulas testadas foram de que a exposição de longo prazo dos organismos à combinação dos estressores não causam alterações nas variáveis: mortalidade, crescimento total, calcificação e respostas comportamentais a odores de predadores (sinal de perigo) e gastrópodes mortos (sinal de disponibilidade de novas concha para ocupação). Embora este estudo investigue efeitos agudos, por não considerar vários estágios de vida e/ou gerações (Dupont et al., 2013), a exposição de longo prazo do

experimento (98 dias) permite a investigação em termos de efeitos letais (Kurihara et al., 2008) e crescimento em estágios mais avançados de desenvolvimento (juvenis, Albright et al., 2012; Range et al., 2014), aspectos que podem interferir na manutenção da população. Assim, o presente estudo busca compreender como a interação entre mudanças ambientais de diferentes escalas, globais ou locais, podem interagir e afetar organismos marinhos na região costeira.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Amostragem e desenho experimental

Ermitões juvenis de *P. criniticornis* foram coletados ocupando conchas do gastrópode *Olivella minuta* (Link, 1807), para controlar o tamanho inicial dos indivíduos e experiência passada de ocupação de conchas ao início do experimento. Os ermitões foram coletados manualmente em outubro/2015 em período de maré baixa na Baía do Araçá (Figura 1).

O experimento foi definido a partir de design fatorial, com dois níveis de pH (8,1 e 7,6) e dois níveis de fotoperíodo (12:12h e 0:24h). Desta forma, os tratamentos utilizados foram pH=8,1 e fotoperíodo 12:12h (controle); pH=8,1 e fotoperíodo de 24h de escuridão (0:24h); pH=7,6 e 12:12h; pH=7,6 e 0:24h. O valor de pH considerado para os tratamentos acidificados foi definido com base nas previsões de cenários futuros de redução de até 0,5 unidade para o ano de 2100 (Caldeira & Wicket, 2005). Os tratamentos de sombreamento, definidos como fotoperíodo 0:24h, foram estabelecidos considerando o recobrimento de parte do ambiente natural da Baía do Araçá pela construção da laje suspensa do Porto de São Sebastião.

Um total de 48 indivíduos foi usado para cada combinação de tratamento, divididos em quatro aquários (n=12). Dois sistemas fechados (de recirculação de água) foram construídos, um para o tratamento acidificado (pH=7,6) e outro para o pH controle (pH=8,1). O sistema de pH reduzido foi mantido por adição de CO_2 na água com válvula solenoide conectada a um controlador de pH (Aqua Medic; Bissendorf, Germany) para estabilizar os níveis de pH e bomba de circulação de água para garantir a mistura do CO_2 no tanque (adaptado de Widdicombe & Needham, 2007; Suckling et al. 2014a). Os aquários dos tratamentos de 0:24h foram revestidos por papel adesivo preto. Todos os aquários dos diferentes níveis de fotoperíodo foram dispostos aleatoriamente nos sistemas de pH para garantir independência das amostras.

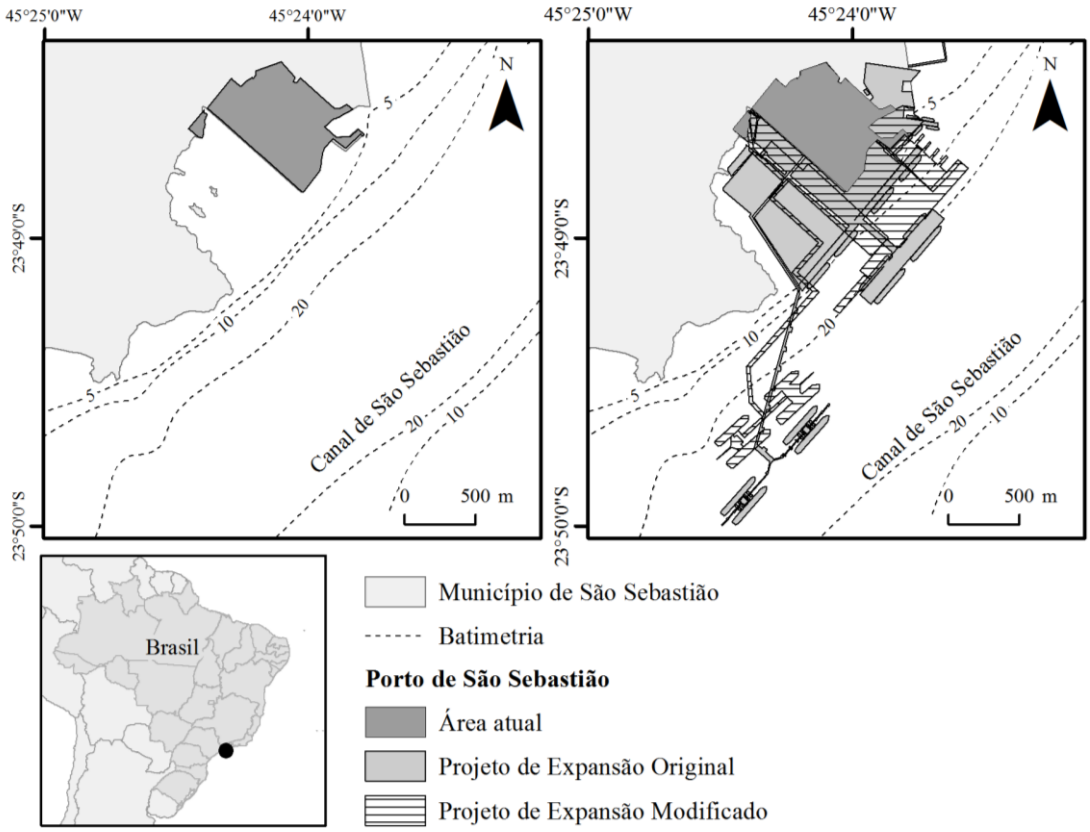

Figura 1: Baía do Araçá, localizada no município de São Sebastião (Litoral Norte do Estado de São Paulo, Brasil), com destaque para a área atual da infraestrutura do Porto de São Sebastião, a proposta inicial do projeto de expansão, cuja construção recobriria 75% da área da baía, e do projeto modificado durante o processo de licenciamento ambiental e atualmente proposto, com recobrimento de 34% da área da Baía.

Após serem aclimatados por três semanas antes do experimento, os organismos foram individualizados em potes plásticos para evitar interações agonísticas e permitir a coleta de exúvias. Os potes foram identificados e perfurados, para garantir a circulação de água. O experimento teve duração de 98 dias e foi mantido com água do mar artificial, assumindo a inexistência de material biológico que pudesse contaminar o experimento. As condições abióticas foram mantidas conforme a Tabela 1, sem diferença entre os dois sistemas para os parâmetros temperatura (*Teste t* de duas amostras: t=0,83; DF=162; p=0,41) e salinidade (*Teste t* de duas amostras: t=0,45; DF=81; p=0,65).

Assumiu-se o valor de pH=7,63 como o valor representativo para o pH tratamento (condições 7,6/12:12h e 7,7/0:24h) e pH=8,06 para o pH controle (condições 8,1/12:12h e 8,1/0:24h) (Tabela 1), uma vez que a média de pH obtida no experimento demonstrou diferença em relação aos valores pré-determinados como tratamento (pH=7,6: t=3,71; DF=76; p<0,001) e controle (pH=8,1: t=-10,79; DF=76; p<0,001) (Tabela 1). Tais diferenças foram evidenciadas, possivelmente, devido ao n elevado de mensurações e a baixa variabilidade

registrada, o que não necessariamente representa a ausência de condições controladas no experimento.

Tabela 1: Dados de média e erro padrão (X±SE) e intervalo de confiança (IC 95%) dos parâmetros físicos (pH, salinidade e temperatura) controlados no experimento fatorial com indivíduos do ermitão *Pagurus criniticornis* mantidos em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h) durante 98 dias.

Parâmetro	Tratamento		Controle	
	X±SE	IC 95%	X±SE	IC 95%
pH	7,626±0,007*	7,612 - 7,639	8,058±0,004**	8,050 - 8,066
Salinidade	32,049±0,108	31,833 - 32,264	31,744±0,125	31,495 - 31,992
tºC	25,665±0,177	25,313 - 26,016	25,449±0,191	25,069 - 25,828

*Valor de pH assumido para pH=7,6

**Valor de pH assumido para pH=8,1

Ao início do experimento, conchas pequenas, porém de tamanhos variados, do gastrópode *C. atratum* foram oferecidas aos indivíduos após o primeiro processo de muda para que não houvesse limitação de crescimento. Após a primeira muda realizada ocupando conchas de *C. atratum*, outras três conchas maiores de tamanhos variados da mesma espécie foram oferecidas e mantidas até o final do experimento.

Durante todo o experimento, os organismos foram alimentados com ração peletizada de peixe específica para alimentação de crustáceos (dois pellets de ração por indivíduo com frequência de três vezes por semana). As exúvias foram retiradas diariamente e armazenadas em etanol 70% e o excesso de ração não ingerida era removido. Os valores de pH, salinidade e temperatura foram registrados diariamente em ambos os sistemas.

As concentrações de amônia, nitrito e nitrato foram analisadas mensalmente por meio de kits de teste colorimétrico de amônia (NH_3/NH_4) e de nitrato/nitrito (NO_3 e NO_2) (Red Sea; Houston, U.S.A). Níveis de amônia foram mantidos abaixo de 0,2 ppm, enquanto níveis de nitrato/nitrito foram mantidos abaixo de 10ppm e 0,5ppm, respectivamente.

2.2.2 Mortalidade

Os indivíduos mortos foram registrados diariamente ao longo do experimento. A mortalidade foi avaliada a partir da mortalidade média acumulada por período (em dias) entre os tratamentos. A hipótese nula testada foi de que não há variação na mortalidade entre os diferentes tratamentos da combinação entre redução do pH e sombreamento ao longo do tempo de experimento. Para isso, a mortalidade média acumulada, ao longo do período, entre

tratamentos foi avaliada por Análise de Covariância (ANCOVA), considerando pH e fotoperíodo como fatores categóricos e tempo (em dias) como covariável.

2.2.3 Crescimento

Fotografias da primeira exúvia e do corpo final de cada indivíduo foram registradas em estereomicroscópio e analisadas pelo software *ImageJ* para mensuração do comprimento dos escudos (mm). Assumindo que houve controle do tamanho inicial dos indivíduos entre os tratamentos (ANOVA de uma via: F=1,19; DF=3; P=0,31), o crescimento total foi considerado como a diferença de tamanho entre os escudos final e inicial de cada indivíduo. Exúvias com escudo danificado foram excluídas da análise e somente indivíduos que sobreviveram até o final do experimento foram considerados. Devido a elevada mortalidade no tratamento 7,6/0:24h, todos os indivíduos desta condição que permaneceram vivos ao final do experimento (n=17) foram considerados para a análise. Para os tratamentos 8,1/12:12h, 8,1/0:24h e 7,6/12:12h, os indivíduos foram aleatoriamente selecionados para balancear a análise (n=17). A hipótese nula testada foi de que não há variação no crescimento total de indivíduos mantidos em diferentes condições de pH e fotoperíodo. Os dados foram testados para normalidade e homogeneidade de variâncias usando Shapiro-Wilk e teste Cochran e, para avaliar possíveis diferenças no crescimento total, Análise de Variância (ANOVA) de duas vias foi aplicada considerando os fatores pH e fotoperíodo e complementada pelo teste Tukey, assumindo nível de significância $p<0,05$.

2.2.4 Calcificação

A última exúvia gerada de cada indivíduo foi utilizada para a comparação de possíveis diferenças na calcificação entre os tratamentos (n=6). As amostras foram pulverizadas por carbono em revestidor de pulverização catódica (Balzers, BAL-TEC SCD 050) e analisadas por microscopia eletrônica de varredura equipada com Sistema de Energia Dispersiva (MEV-EDS; FEI, Inspect F50/EDAX) para estimar a calcificação dos indivíduos, de forma similar a Taylor et al. (2015). Esta técnica permite uma análise semi-quantitativa do conteúdo dos elementos presentes na amostra a partir da porcentagem de peso. Para avaliar a calcificação entre os tratamentos, somente a porcentagem de peso de cálcio (%Ca) foi utilizada.

Os dois quelípodos de cada indivíduo foram utilizados para essa avaliação por apresentarem importante papel em padrões comportamentais em ermitões relacionados à forrageamento (Schembri, 1982), disputas por conchas (Briffa & Dallaway, 2007), soterramento (Rebach, 1974), reprodução (Goshima et al., 1998; Turra, 2005) e investigação

em resposta a estímulos químicos (Rittschof et al., 1992). Além disso, as quelas dos crustáceos representam estruturas rígidas, geralmente com maiores concentrações de cálcio devido às suas funções (Greenaway, 1985), com maior chance permanecerem intactas após a liberação da exúvia pelo organismo.

Uma área (300x400µm) foi selecionada em cada um dos artículos carpo e própodo em cada quelípodo da exúvia, totalizando quatro áreas por amostra a serem analisadas. A média de %Ca entre as quatro áreas mensuradas de cada exúvia foi utilizada para a comparação de calcificação entre os diferentes tratamentos. Optou-se pela utilização da média das quatro áreas de cada indivíduo porque, por não ser plana, a morfologia do quelípodo dificulta a replicação de áreas para avaliação em cada artículo, uma vez que a precisão da quantificação depende do ângulo em que o raio-X do sistema EDS atinge a amostra. Além disso, houve pouca variação entre os valores de %Ca entre estas quatro áreas analisadas. Por isso, apenas uma área por artículo foi delimitada e considerada representativa e suficiente para a análise. É importante ressaltar que a comparação entre tratamentos foi feita pela variação relativa de conteúdo de cálcio, não sendo possível uma avaliação de concentração absoluta do elemento presente nas amostras.

A hipótese nula testada foi de que não há diferença na calcificação entre indivíduos mantidos em diferentes condições de pH e fotoperíodo, considerando %Ca como parâmetro de avaliação desta variável. Para isso, ANOVA de duas vias foi aplicada da mesma forma descrita para o crescimento total.

2.2.5 Respostas comportamentais

Ao final do experimento, os indivíduos foram aleatoriamente selecionados para avaliação das respostas comportamentais aos estímulos de predadores vivos (n=19) e de gastrópodes mortos (n=18). Os indivíduos foram mantidos 48h sem alimentação antes dos experimentos. Após o ensaio com odor de predador, os indivíduos foram alimentados e houve intervalo de 48h até a realização do ensaio com odor de gastrópode. Diferentes n amostrais foram usados devido à mortalidade entre um ensaio e outro.

O siri predador *Callinectes danae* Smith, 1869 foi utilizado para os ensaios de odor de predador por representar um dos predadores naturais de *P. criniticornis* na Baía do Araçá (Turra et al., 2005). Assim, três indivíduos de *C. danae* foram mantidos vivos por duas horas em aquário com 10L de água do mar. Após esse período, 1mL da água foi utilizada como odor para cada ensaio com os ermitões. Para os ensaios de odor de gastrópodes mortos, 30

indivíduos de *C. atratum* foram congelados, macerados, misturados a 1L de água do mar e 1mL da solução foi utilizada para cada ensaio.

A avaliação das respostas comportamentais à presença de predadores e gastrópodes mortos foi adaptada a partir de Hazlett (1996) e Rittschof & Hazlett (1997), realizada pelo deslocamento dos indivíduos como resposta ao estímulo inserido. Para cada ensaio, os ermitões foram individualmente colocados em um aquário com papel divido em quadrados de 1x1cm no fundo. O deslocamento foi avaliado a partir do número de linhas cruzadas após a inserção do odor. O aquário foi preenchido com 500mL de água do mar retirada do tratamento em que foram criados, para manter as condições de pH e salinidade do sistema, e 1mL do odor (predador ou gastrópode) foi introduzido.

Ambos os experimentos foram realizados no escuro com luz vermelha para observação, para que as respostas comportamentais dos ermitões não fossem influenciadas por iluminação ambiente. O deslocamento de cada indivíduo foi filmado por 3 minutos e analisado posteriormente para contagem de linhas cruzadas com auxílio do software *Kinovea*.

As hipóteses testadas, portanto, foram de que 1) não há variação no deslocamento entre indivíduos mantidos em diferentes condições de pH e fotoperíodo após serem estimulados com odor de predadores vivos, que indica sinal de perigo de predação; e 2) não há variação no deslocamento entre indivíduos mantidos em diferentes condições de pH e fotoperíodo após serem estimulados com odor de gastrópodes mortos, que indica sinal de possível disponibilidade de conchas novas para ocupação e, portanto, disponibilidade de recurso. As possíveis diferenças de respostas comportamentais foram avaliadas a partir de ANOVA de duas vias, complementada pelo Teste Tukey, conforme descrito anteriormente para avaliação de crescimento e calcificação. Neste caso, dados transformados para log (x+1) foram usados devido à heterogeneidade de variâncias (Teste Cochran: odor de predador: $C=0,33$; $DF=3$; $p=0,04$; odor de gastrópode: $C=0,48$; $DF=3$; $p=0,01$) e dados não normais (Shapiro-Wilk: odor de predador: $W=0,84$; $p<0,001$; odor de gastrópode: $W=0,93$; $p<0,001$).

Os mesmos indivíduos de cada tratamento foram usados para avaliação do deslocamento em resposta aos diferentes odores, sendo possível testar a existência de consistências comportamentais (i.e., síndrome comportamental) nos indivíduos quando expostos aos diferentes odores. Assim, a hipótese nula testada foi de que indivíduos de *P. criniticornis* apresentam “tendências comportamentais” consistentes quando expostos ao odor de predador e gastrópode e que tais consistências não variam em função de estressores ambientais (variações de pH e fotoperíodo). Desta forma, a hipótese testada parte do princípio de que existe uma síndrome comportamental na população, com tendência de correlação entre

tipos de comportamento nos indivíduos e que tal tendência não é alterada pela exposição dos organismos a diferentes condições de pH e fotoperíodo. Para isso, correlação linear foi aplicada entre o deslocamento em resposta ao odor de predador e o deslocamento em resposta ao odor de gastrópode para cada tratamento separadamente, usando os dados não transformados.

2.3 Resultados

2.3.1 Mortalidade

A interação significativa evidenciada entre os três fatores (pH*fotoperíodo*tempo) demonstra o efeito adicional que o fotoperíodo causou na condição acidificada ao longo do tempo (Tabela 2), o que reflete a mortalidade na condição combinada (7,6/0:24h), intensificada e antecipada em 56 dias, em relação aos outros tratamentos (Figura 2). Assim, um efeito sinérgico é evidenciado entre os estressores, considerando 67,4% das mortes do experimento correspondentes ao tratamento 7,6/0:24h, sendo oito indivíduos mortos antes do primeiro ciclo de mudas.

Tabela 2: Análise de Covariância (ANCOVA) da mortalidade média acumulada dos indivíduos do ermitão *Pagurus criniticornis* em relação aos fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), em função do tempo de experimento (98 dias) como covariável.

	GL	*QM*	*F*	*p*
Intercept	1	7,86	13,17	<0,001
pH	1	5,92	9,92	<0,001
Fotoperíodo	1	0,34	0,57	0,45
Tempo	1	165,86	277,99	<0,001
pH*Fotoperíodo	1	0,36	0,61	0,44
Fotoperíodo*Tempo	1	39,25	65,79	<0,001
pH*Tempo	1	112,18	188,01	<0,001
pH*Fotoperíodo*Tempo	1	31,02	51,98	<0,001
Erro	216	0,60		

O padrão de mortalidade no tratamento de pH reduzido (7,6/12:12h), apresentou tendência de aumento progressivo a partir da décima semana e, na 14ª semana demonstrou diferença comparada aos outros tratamentos (i.e., >8,1/12:12h e 8,1/0:24h; <7,6/0:24h; Figura 2), representando 23,9% do total de mortes do experimento. Tal resultado está associado ao efeito dos fatores pH e tempo sobre a mortalidade (Tabela 2). Entretanto, o fotoperíodo não

demonstrou influência sobre a mortalidade, sem diferença entre o tratamento de sombreamento (8,1/0:24h) e controle (8,1/12:12h) ao longo de todo o período. Ambos os tratamentos representaram 6,5% (8,1/0:24h) e 2,2% (8,1/12:12h) do número total de mortes.

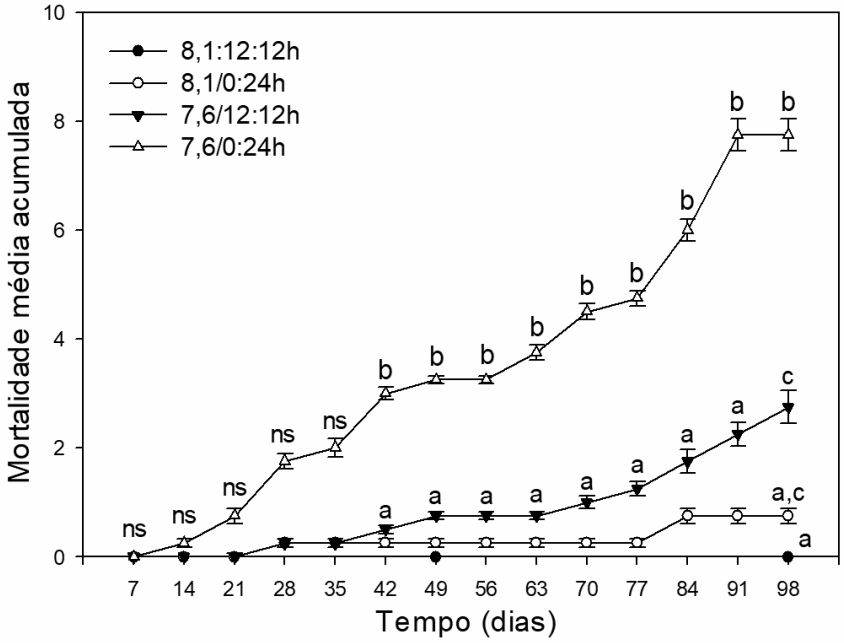

Figura 2: Mortalidade de indivíduos de *Pagurus criniticornis*, representada pela média de mortes acumulada (X±SE) durante o experimento de 98 dias (i.e., média de mortes acumuladas ao longo do período entre cada tratamento), considerando os tratamentos de diferentes condições de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h). Letras diferentes representam diferença indicada pelo teste Tukey, entre os tratamentos para cada intervalo de tempo (7 dias) separadamente; ns = não significativo.

2.3.2 Crescimento

Os fatores pH e fotoperíodo apresentaram efeito sobre o crescimento dos indivíduos, mas a interação não foi significativa entre ambos (Tabela 3), evidenciando um efeito aditivo dos estressores. Indivíduos mantidos em condições de pH controle (tratamentos 8,1/12:12h e 8,1/0:24h) demonstraram crescimento aproximadamente 27% maior do que indivíduos mantidos em pH reduzido (tratamentos 7,6/12:12h e 7,6/0:24h). Similarmente, indivíduos mantidos em fotoperíodo controle (tratamentos 8,1/12:12h e 7,6/12:12h) apresentaram crescimento aproximadamente 24% maior do que indivíduos mantidos em condições de escuro (tratamentos 8,1/0:24h e 7,6/0:24h).

Assim, a condição de estressores combinados (7,6/0:24h) demonstrou os menores valores de crescimento ao final do experimento, 46% menor em relação a condição controle (Figura 3). Os tratamentos em que somente um fator foi atuante (pH reduzido ou sombreamento) apresentaram tendência intermediária na redução do crescimento total (Figura

3), aproximadamente 22% (7,6/12:12h) e 19% (8,1/0:24h) menor que o controle, porém não significativa.

Tabela 3: Análise de Variância (ANOVA) de duas vias entre os fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), para avaliação do crescimento total dos indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos em diferentes tratamentos ao longo de 98 dias de experimento (n=17).

	GL	*QM*	*F*	*p*
Intercept	1	18,63	338,9	<0,001
pH	1	0,46	8,43	0,01
Fotoperíodo	1	0,34	6,16	0,02
pH*Fotoperíodo	1	0	0,05	0,82
Erro	64	0,05		

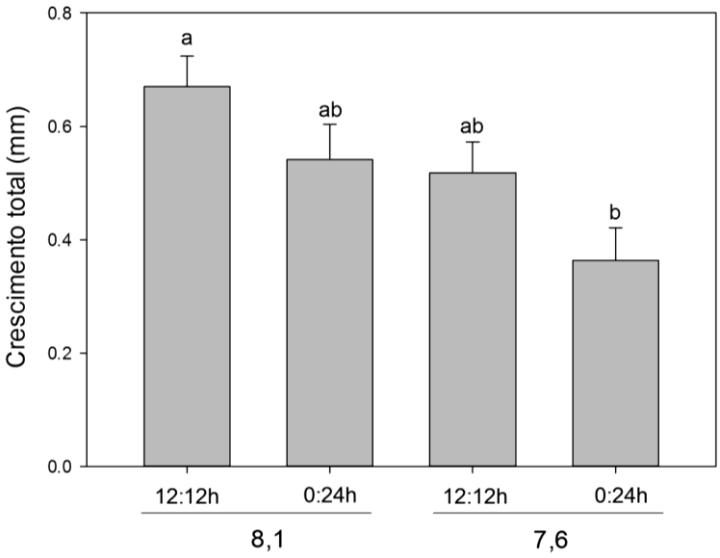

Figura 3: Crescimento total (X+SE) dos indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos por 98 dias em diferentes condições de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), considerando n=17. Letras iguais indicam que não houve diferença significativa entre os tratamentos pelo teste Tukey.

2.3.3 Calcificação

A calcificação dos organismos, representada pela %Ca, não diferiu entre os tratamentos, não indicando efeito dos fatores independentemente (pH: *F*=2,74; *DF*=1; *p*=0,11; fotoperíodo: *F*=0,03; *DF*=1; *p*=0,86) e interação (*F*=0,06; *DF*=1; *p*=0,81) (Figura 4).

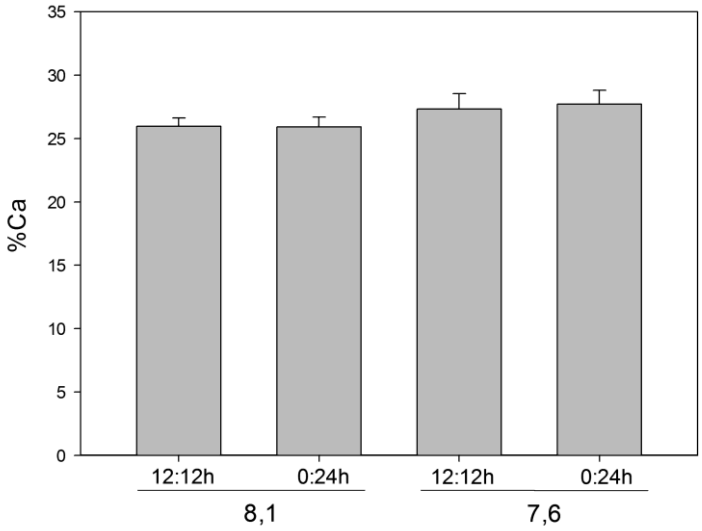

Figura 4: Conteúdo de cálcio (X+SE), mensurado em % de peso do elemento (%Ca), representando a calcificação de indivíduos de *Pagurus criniticornis* (n=6) mantidos em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h) após 98 dias de experimento. A comparação foi realizada a partir da média das quatro áreas analisadas em ambos os quelípodos de cada exúvia.

2.3.4 Respostas comportamentais

Ao serem expostos ao estímulo de predador, houve efeito do fotoperíodo no deslocamento dos indivíduos, mas não do pH (Tabela 4), indicando que somente a condição de sombreamento apresentou influência na resposta comportamental ao odor de predadores. Desta forma, organismos mantidos 24h no escuro apresentaram deslocamento 45% menor do que indivíduos mantidos em fotoperíodo 12:12h após serem estimulados com odor do siri predador *C. danae* (Figura 5A).

Em relação à exposição ao odor de gastrópode, houve efeito do fotoperíodo e pH no deslocamento dos indivíduos, ocorrendo interação significativa entre os fatores (Tabela 4; Figura 5B). Assim, o efeito do pH só foi evidenciado em condição de 0:24h, uma vez que o deslocamento dos indivíduos do tratamento 7,6/0:24h foi aproximadamente 70% menor que o deslocamento de indivíduos da condição acidificada (7,6/12:12h). Embora o deslocamento dos ermitões em tratamentos de um estressor não tenha diferido da condição controle, indivíduos mantidos na condição de sombreamento demonstraram deslocamento 34% menor em relação aos indivíduos da condição 8.1/12:12h (Figura 5B).

Tabela 4: Análise de Variância (ANOVA) de duas vias entre os fatores pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), para avaliação do deslocamento de indivíduos de *Pagurus criniticornis*, mantidos em diferentes tratamentos ao longo de 98 dias, em resposta ao odor de predadores vivos (n=19) e gastrópodes mortos (n=18). Os dados usados foram transformados para log (x+1).

	Odor de predadores				Odor de gastrópodes			
	GL	*QM*	*F*	*p*	*GL*	*QM*	*F*	*p*
Intercept	1	426,75	287,98	<0,001	1	611,17	738,23	<0,001
pH	1	0,02	0,01	0,92	1	3,64	4,39	0,04
Fotoperíodo	1	19,74	13,32	<0,001	1	20,54	24,81	<0,001
pH*Fotoperíodo	1	2,06	1,39	0,24	1	5,35	6,46	0,01
Erro	72	1,48			68	0,83		

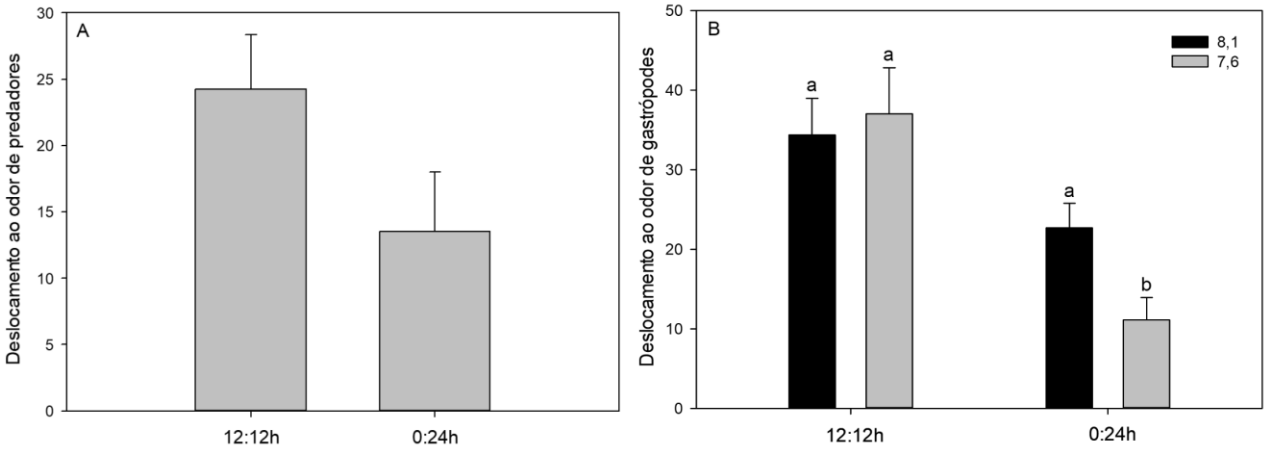

Figura 5: Deslocamento (X+SE), representado pelo número de linhas cruzadas, de indivíduos de *Pagurus criniticornis* mantidos por 98 dias de experimento em diferentes tratamentos de pH (8,1 e 7,6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h): (A) em resposta ao odor de predadores vivos (*Callinectes danae*), usando dados não transformados (n=19) e (B) em resposta ao odor de gastrópodes mortos (*Cerithium atratum*), usando dados não transformados (n=18). Letras diferentes representam diferença pelo Teste Tukey entre as condições experimentais de pH e fotoperíodo, evidenciada pela interação significativa.

Os padrões de deslocamento em resposta aos odores de predador e gastrópode não demonstraram correlação significativa para indivíduos mantidos em condição controle e no tratamento de pH reduzido (7,6/12:12h) (p=0,33 e p=23, respectivamente) (Figura 6A e B). Para indivíduos mantidos nestas condições (8,1/12:12h e 7,6/12:12h), não houve consistência nas respostas aos estímulos (i.e., sem tendência de indivíduos apresentarem comportamento similar em relação a ambos os odores). As respostas dos indivíduos mantidos no tratamento 8,1/0:24h demonstraram correlação significativa, apesar de moderada (p=0,01; r=0,55) (Figura 6C). Os indivíduos mantidos em condições de pH reduzido e sombreamento combinados (7,6/0:24h) demonstraram forte consistência nas respostas comportamentais (i.e., tendência de apresentarem deslocamento semelhante em resposta aos dois odores), havendo

correlação significativa entre o deslocamento em resposta ao odor de predador e ao odor de gastrópode (p<0,001; r=0,79) (Figura 6D).

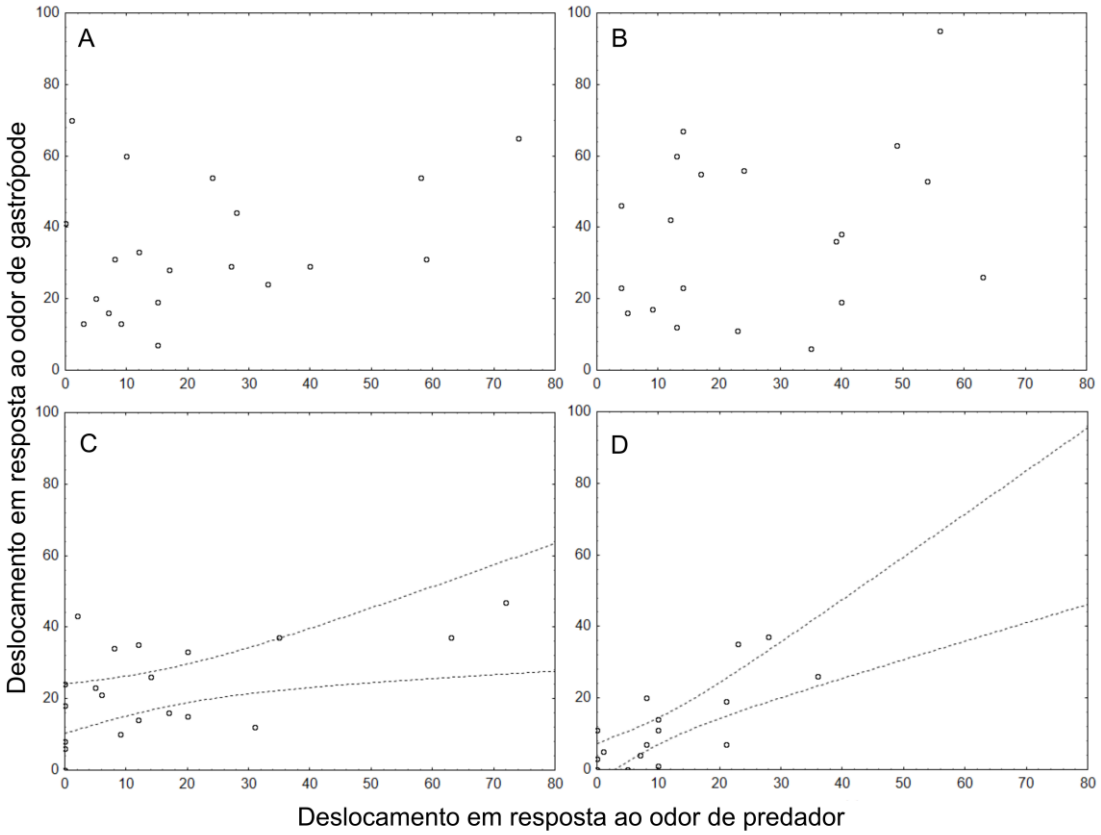

Figura 6: Correlação entre o deslocamento, representado pelo número de linhas cruzadas, de indivíduos de *Pagurus criniticornis* em resposta ao odor de gastrópode e ao odor de predador, mantidos por 98 dias nas condições experimentais de pH (8.1 e 7.6) e fotoperíodo (12:12h e 0:24h), usando dados não transformados. A) 8,1/12:12h, controle (*p*=0,33); B) 7,6/12:12h, condição de pH reduzido (*p*=0,23); C) 8,1/0:24h, condição de sombreamento (*p*=0,01; r=0,55); D) 7,6/0:24h, condição combinada de sombreamento e pH reduzido (*p*<0,001; r=0,79). Linhas pontilhadas representam Intervalo de Confiança de 95%.

2.4 Discussão

Embora o efeito interativo entre a redução do pH e o sombreamento do ambiente não tenha sido demonstrado para todas as variáveis estudadas, os resultados ressaltam como a combinação destas mudanças ambientais pode comprometer alguns aspectos da ecologia de *Pagurus criniticornis.* A vulnerabilidade dos ermitões foi evidenciada frente à combinação de estressores, ocorrendo elevada mortalidade, redução do crescimento e alterações em padrões comportamentais essenciais para a sobrevivência destes organismos. Apesar de os estressores não terem influenciado a calcificação dos organismos, os resultados obtidos refletem o potencial efeito dos estressores combinados sobre a população.

A redução do pH da água do mar aumenta a mortalidade em diversos organismos marinhos (Metzger et al., 2007; Donohue et al., 2012; Amaral et al., 2011), principalmente ao considerar larvas e juvenis, que são mais vulneráveis a estressores ambientais (Gosselin & Qian, 1997). No presente estudo, a mortalidade de juvenis de *Pagurus criniticornis* mantidos somente em pH reduzido (7,6/12:12h) apresentou aumento somente nas últimas semanas de experimento. Esse padrão foi observado em outros experimentos de AO, em que diferentes espécies de crustáceos não apresentaram resposta imediata de mortalidade (Kurihara et al., 2008; Long et al., 2013; Zheng et al., 2015). Embora não tenha ocorrido um efeito do sombreamento sobre a mortalidade dos indivíduos, o efeito sinérgico foi demonstrado em condição combinada de pH reduzido e sombreamento (7,6/0:24h). A antecipação da mortalidade neste caso, intensificada a partir de ~42 dias de exposição, evidencia como a adição do sombreamento afetou os ermitões, reduzindo sua tolerância à condição de hipercapnia e comprometendo rapidamente a sobrevivência dos organismos.

Long et al. (2013) sugerem que crustáceos podem apresentar tolerância e sobrevivência à hipercapnia durante certo período de exposição devido a sua capacidade de regulação do balanço ácido-base. Entretanto, a alta demanda energética da regulação resulta na mortalidade tardia. A capacidade de compensação de distúrbios no balanço ácido-base é eficiente apenas em curto ou médio prazo, comprometendo a performance e sobrevivência de organismos em exposições de longo prazo (Pörtner et al., 2004; Miles et al., 2007). Adicionalmente, na condição em que há a adição do sombreamento, é sugerido que a intensificação do estresse seja responsável pela antecipação significativa da mortalidade, reduzindo esse período de tolerância dos organismos. A compensação destes distúrbios fisiológicos, ainda, depende de trade-offs, nos quais a energia é redirecionada de importantes processos biológicos como síntese de tecidos (Wood et al., 2008) e proteínas (Langenbuch et al., 2006) e desenvolvimento gonadal (Kurihara et al., 2013), com o consequente comprometimento do crescimento (Pörtner et al., 2004; Michaelidis et al., 2005) e reprodução (Pörtner et al., 2004). Desta forma, a exposição contínua e de longo prazo a níveis reduzidos de pH pode ser prejudicial inclusive para organismos tolerantes a variações extremas de pH que ocorrem naturalmente no ambiente (e.g., *Petrolisthes cinctipes* expostos a pH 7,58 por ~40 dias; Ceballos-Osuna et al., 2013), como em hábitats de entremarés (Morris & Taylor, 1983; Truchot, 1986; Ceballos-Osuna et al., 2013) e demonstrado aqui para *P. criniticornis*.

As respostas fisiológicas de organismos expostos a estas condições de estresse, com o potencial efeito deletério sobre o crescimento, podem explicar o crescimento total reduzido de

indivíduos de *P. criniticornis* mantidos no tratamento 7,6/0:24h. Apesar de a interação entre os fatores não ter sido significativa, o crescimento destes indivíduos foi significativamente menor comparado aos indivíduos do controle (8,1/12:12h), indicando o efeito aditivo dos estressores sobre este processo fisiológico. Além disso, os resultados apontaram crescimento total similar entre os tratamentos em que os indivíduos foram expostos a somente um estressor (7,6/12:12h ou 8,1/0:24h), com tendência de serem menores que o controle. Diversos estudos claramente identificaram taxa de crescimento mais lenta em crustáceos sob condições de pH reduzido (Kurihara et al., 2008; Findlay et al., 2010a; Long et al., 2013; Zheng et al., 2015). Efeitos similares são encontrados em crustáceos expostos à 24h de escuridão (Chittleborough, 1975; Gardner & Maguire, 1998; Andrés et al., 2010), uma vez que o processo de muda (Aiken, 1969) e o crescimento (Hoang et al., 2003) podem ser influenciados pelo fotoperíodo. Entretanto, o efeito do fotoperíodo no crescimento depende da espécie e do estágio de desenvolvimento (Yue et al., 2009) e efeitos contrários podem ser encontrados em alguns casos. Espécies que apresentam hábitos de forrageamento noturno, por exemplo, podem apresentar o crescimento favorecido por longos períodos de escuro (Morales & Barba Jr., 2015). Assim, espécies que demonstram alguma sensibilidade ao pH reduzido e sombreamento podem apresentar respostas mais intensas à combinação dos estressores, resultando em uma maior redução do crescimento.

No presente estudo, os organismos apresentaram capacidade de manutenção da calcificação ao longo do período de experimento, uma vez que a %Ca não diferiu entre indivíduos expostos aos tratamentos após 98 dias. É bem conhecido que diversas espécies de crustáceos (Wickins, 1984; McDonald et al., 2009; Ries et al., 2009; Small et al., 2010; Taylor et al., 2015), bem como alguns moluscos e equinodermos (Wood et al., 2008; Findlay et al. 2011), podem manter ou, ainda, aumentar a taxa de calcificação quando expostos ao ambiente acidificado de forma a compensar a taxa de dissolução de suas estruturas. Isso porque grande parte dos organismos calcificadores produzem $CaCO_3$ a partir de bicarbonato (HCO_3^-) e CO_2 metabólico, sem depender do estado de saturação do carbonato (CO_3^{2-}) na água do mar (Roleda et al., 2012). Adicionalmente, o exoesqueleto dos crustáceos é composto pela calcita, forma menos solúvel de $CaCO_3$, o que torna o processo de calcificação destes organismos menos vulnerável à acidificação (Boßelmann et al., 2007). Além disso, a capacidade de regulação ácido-base destes organismos permite a recuperação do balanço após distúrbios causados pela hipercapnia, a partir do transporte ativo de íons entre a hemolinfa e o meio externo (Henry & Wheatley, 1992; Pörtner et al., 2004).

Apesar de apresentarem maior tolerância à hipercapnia em relação ao processo de calcificação, qualquer aumento na taxa de calcificação envolve uma consequência energética para os invertebrados marinhos (Findlay et al., 2011). Portanto, os trade-offs sofridos pelos organismos também ocorrem para manter ou aumentar a integridade das estruturas calcificadas, comprometendo outros processos fisiológicos (Wood et al., 2008; Small et al., 2010; Findlay et al., 2011), como o crescimento e, potencialmente, reduzindo a sobrevivência a longo prazo, como visto para *P. criniticornis*.

Em relação às respostas comportamentais, os estímulos de predador e gastrópode influenciaram os indivíduos de *P. criniticornis* de forma diferente. Ao serem expostos ao odor do predador *C. danae*, somente o fotoperíodo indicou influência no comportamento dos ermitões, com indivíduos mantidos em 24h de escuro sendo menos estimulados a apresentarem comportamento de fuga ativa. Esse resultado pode representar aumento da vulnerabilidade à predação quando há presença de predadores que usam pistas químicas como principal estratégia para detectar presas (Zhou & Rebach, 1999). Ermitões reconhecem predadores visualmente e se deslocam para direções contrárias quando o odor é associado a estímulos visuais, sejam áreas escuras ou apenas com a apresentação da silhueta do predador (Orihuela et al., 1992). O mesmo comportamento já foi demonstrado para outras espécies de decápodes, como para a pós-larva megalopa e juvenis de *Aratus pisonii* (Díaz et al., 1995a) e *Uca cumulanta* (Chiussi & Díaz, 2002). Desta forma, a disponibilidade de luz que deveria auxiliar a identificação de potenciais predadores, após a percepção do estímulo químico, pode ser essencial para otimizar uma resposta de fuga mais eficiente. Além disso, mesmo baixas concentrações do odor de predador podem induzir determinados comportamentos devido ao nível motivacional de resposta que a pista química causa (Hazlett, 1997), uma vez que tal estímulo representa um risco para a sobrevivência. Em *P. criniticornis*, uma possível redução na percepção do odor devido à redução do pH pode não ter sido suficiente para afetar o deslocamento, como ocorreu com o sombreamento.

Aqui, a redução na locomoção, possivelmente associada à redução na motivação em explorar o ambiente em busca de conchas mais adequadas, foi observada somente para os indivíduos mantidos na condição de estressores combinados (7,6/0:24h), havendo efeito interativo. Esses resultados ressaltam que mudanças ambientais influenciam a tomada de decisão e a habilidade de adquirir recursos vitais nessa espécie, como também registrado por de la Haye et al. (2011). Embora o deslocamento dos indivíduos de *P. criniticornis* expostos ao pH reduzido (7,6/12:12h) não tenha sido afetado em resposta ao estímulo de gastrópodes

mortos quando comparado ao controle (8,1/12:12h), níveis mais extremos podem reduzir a locomoção de ermitões (e.g, *Pagurus bernhardus* mantidos em pH 6,8; de la Haye et al., 2012), além de deixá-los menos motivados a selecionar novas conchas e aumentar o tempo necessário para a troca (de la Haye et al., 2011). Indivíduos mantidos somente em condição de sombreamento (8,1/0:24h) também apresentaram tendência de menor deslocamento em relação ao controle (8,1/12:12h), embora não tenham demonstrado diferença. Desta forma, é sugerido que ermitões se tornem vulneráveis frente a mudanças no ambiente natural devido aos efeitos nas respostas comportamentais em relação a diferentes estímulos. Além disso, tais resultados demonstram como os efeitos dos estressores podem ser subestimados se avaliados individualmente, não evidenciando os riscos aos quais os organismos estão submetidos em situações de mudanças ambientais combinadas. Assim, as alterações observadas nas respostas ao odor de gastrópode demonstram o aumento da vulnerabilidade dos organismos frente a predadores, uma vez que a falta de motivação em explorar conchas mais adequadas para sua proteção pode intensificar o risco de predação.

Diferente do esperado, indivíduos mantidos na condição controle e no tratamento 7,6/12:12h não exibiram consistência comportamental quando expostos aos diferentes odores. Assim, nestas condições ambientais, é sugerido que organismos possam apresentar tomadas de decisão variadas ao discernirem sinais de risco de predação (i.e., odor de predador) e sinais de possível disponibilidade de conchas para seleção (i.e., odor de gastrópode morto). A flexibilidade nas tomadas de decisão pode representar uma estratégia do organismo, em que o comportamento imprevisível pode beneficiar sua performance na presença de competidores, presas ou predadores (Maye et al., 2007; Brembs, 2011).

Entretanto, ao serem expostos somente ao sombreamento (8,1/0:24h), indivíduos demonstraram evidência de síndrome comportamental, com correlação entre as respostas comportamentais aos dois odores, embora moderada (r=0,55). Isso pode indicar que os padrões comportamentais na população podem variar dependendo do estressor antrópico ao qual os organismos são submetidos. Adicionalmente, quando ocorre a combinação de estressores (7,6/0:24h), indivíduos demonstraram forte consistência nas respostas aos odores, indicando a existência de síndromes comportamentais. Isso pode sugerir que indivíduos em ambientes onde o estresse é intensificado podem perder a capacidade de exercer comportamentos imprevisíveis e não discernir entre estímulos de risco e estímulos de recurso disponível, exacerbando a característica individual (e.g., personalidade agressiva ou arisca). Estudos sobre síndromes comportamentais usualmente avaliam a repetibilidade da resposta comportamental de cada indivíduo em relação a determinada situação (como em Briffa et al.,

2008). Embora o presente estudo não tenha avaliado a repetibilidade das respostas, estes resultados ressaltam a necessidade de considerar síndromes comportamentais, bem como seu papel na performance individual, no contexto de mudanças ambientais induzidas por atividades antrópicas, como já foi destacado por Sih et al. (2004).

Este foi o primeiro estudo a avaliar como a combinação de redução do pH e sombreamento podem afetar uma espécie de crustáceo, aumentando sua vulnerabilidade frente a estressores ambientais induzidos por atividades humanas. Os resultados do presente estudo indicam que, apesar da manutenção da calcificação, os organismos demonstraram redução no crescimento total, além de aumento e antecipação da mortalidade ao serem expostos à combinação dos estressores (7,6/0:24h). Isso ressalta a importância de experimentos de maior duração no contexto de estressores múltiplos para a avaliação de efeitos em processos biológicos que podem desencadear efeitos negativos a nível populacional. Os impactos na população podem, ainda, ser intensificados por alterações comportamentais induzidas pela interação de estressores. O efeito na tomada de decisão pode interferir na seleção de conchas novas, que garantem o crescimento do organismo (Fotheringham, 1976), fecundidade (Elwood et al., 1995) e sua proteção contra predadores (Reese, 1969). Ainda, é sugerido que futuros estudos focados em avaliar respostas comportamentais de organismos sujeitos a mudanças ambientais decorrentes de atividades humanas considerem avaliação de síndromes comportamentais e possíveis alterações em padrões de comportamento, incluindo a repetibilidade de respostas frente a mesma situação para buscar evidências de consistência comportamental.

Desta forma, o presente estudo mostra que, não somente organismos calcificadores fotossintetizantes podem ser afetados pela combinação de futuros cenários de acidificação e disponibilidade de luz (Suggett et al., 2013; Vogel et al., 2015), mas também populações de crustáceos que habitam zonas costeiras ameaçadas pela construção de infraestruturas. É possível que algumas espécies sejam capazes de se aclimatar ou tolerar condições futuras de acidificação (Kim et al., 2016). Entretanto, no contexto de estressores múltiplos, qualquer adaptação pode ser dificultada pela possível intensificação de estresse fisiológico (Rosa & Seibel, 2008), potencialmente gerando consequências nas relações ecológicas interespecíficas (Keppel et al., 2015) e na estrutura da comunidade (Menge & Sutherland, 1987). Por este motivo, a inclusão dos cenários de mudanças ambientais globais em estudos de impacto ambiental é necessária para que uma perspectiva mais realista seja abordada na gestão ambiental (Tompkins & Adger, 2004; Heller & Zavaleta, 2009; Mani-Peres et al., 2016) e

para que políticas efetivas de mitigação de impactos antrópicos locais por exemplo, em zonas costeiras, possam ser aplicadas visando reduzir os possíveis efeitos interativos com as mudanças ambientais globais.

3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A acidificação oceânica foi reconhecida como uma grave mudança ambiental global decorrente das emissões de CO_2 na atmosfera somente em meados dos anos 2000. Por ser uma área da ciência recente, poucos estudos exploram seus impactos combinados a outros estressores antrópicos, principalmente considerando os diversos estressores a que regiões costeiras estão sujeitas.

Estudos neste contexto devem definir os estressores de acordo com a realidade de cada área de estudo considerando, por exemplo, tipos de comunidades biológicas e ecossistemas que caracterizam o ambiente natural, importância socioeconômica e tipos de estressores que atuam na região, além de permitir reflexões para outras regiões do planeta inseridas em realidades semelhantes. O presente estudo traz novas informações sobre como a redução do pH da água do mar pode interagir com estressores antrópicos tipicamente costeiros, aqui representados pelo sombreamento do ambiente, possível de ocorrer em qualquer região costeira do planeta.

Devido à grande lacuna no conhecimento nesta temática, é essencial que futuros estudos busquem compreender como organismos marinhos podem ser afetados nesse contexto e, principalmente, se espécies apresentam tolerância e potencial adaptativo frente às mudanças ambientais de longa exposição. Por este motivo, estudos transgeracionais, por exemplo, se tornam importantes para discutir sobre a vulnerabilidade e resiliência dos ecossistemas em cenários de estressores múltiplos associados a mudanças climáticas.

É essencial, ainda, que esta problemática seja incorporada em estudos de avaliação de impacto ambiental nas regiões costeiras, que raramente consideram ou mencionam possíveis efeitos de mudanças climáticas durante sua elaboração (como demonstrado em Carmo, 2016). Desta forma, estudos focados nas respostas dos organismos e alterações em nível de ecossistema podem auxiliar avaliações de impacto ambiental e a elaboração de estratégias de manejo e conservação, visando amenizar os impactos das mudanças ambientais induzidas pela atividade humana nestas áreas.

4. REFERÊNCIAS

AIKEN, D. E. 1969. Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle. Science v. 164, p. 149-155.

ALBRIGHT, R., BLAND, C., GILLETTE, P., SERAFY, J. E., LANGDON, C., CAPO, T. R. 2012. Juvenile growth of the tropical sea urchin *Lytechinus variegatus* exposed to near-future ocean acidification scenarios. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 426-427, p. 12-17.

ALLAN, B. J. M., DOMENICI, P., MCCORMICK, M. I., WATSON, S-A., MUNDAY, P. L. 2013. Elevated CO_2 affects predator-prey interactions through altered performance. PLoS ONE v. 8, n. 3: e58520. doi:10.1371/journal.pone.0058520.

AMARAL, A. C. Z., MIGOTTO, A. E., TURRA, A., SCHAEFFER-NOVELLI, Y. 2010. Araçá: Biodiversidade, impactos e ameaças. Biota Neotrop. v. 10, n. 1, p. 219-264.

AMARAL, V., CABRAL, H. N., BISHOP, M. J. 2011. Resistance among wild invertebrate populations to recurrent estuarine acidification. Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 93, n. 4, p. 460-467.

AMARAL, V., CABRAL, H. N., BISHOP, M. J. 2012. Effects of estuarine acidification on predator-prey interactions. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 445, p. 117-127.

ANDERSSON, A. J., KLINE, D. I., EDMUNDS, P. J., ARCHER, S. D., BEDNARŠEK, N., CARPENTER, R. C., CHADSEY, M., GOLDSTEIN, P., GROTTOLI, A. G., HURST, T. P., KING, A. L., KÜBLER, J. E., KUFFNER, I. B., MACKEY, K. R. M., MENGE, B. A., PAYTAN, A., RIEBESELL, U., SCHNETZER, A., WARNER, M. E., ZIMMERMAN, R. C. 2015. Understanding ocean acidification impacts on organismal to ecological scales. Oceanography v. 28, n. 2, p.16–27.

ANDRÉS, M., ROTLLANT, G., ZENG, C. 2010. Survival, development and growth of larvae of the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus*, cultured under different photoperiod conditions. Aquaculture v. 300, p. 218–222.

ANLAUF, H., D'CROZ, L., O'DEA, A. 2011. A corrosive concoction: The combined effects of ocean warming and acidification on the early growth of a stony coral are multiplicative. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 397, n. 1, p. 13-20.

ANTHONY, K. R. N., KLINE, D. I., DIAZ-PULIDO, G., DOVE, S., HOEGH-GULDBERG, O. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. v. 105, n. 45, p.17442–17446.

ANTHONY, K. R. N., MAYNARD, J. A., DIAZ-PULIDO, G., MUMBY, P. J., MARSHALL, P. A., CAO, L., HOEGH-GULDBERG, O. 2011. Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. Glob. Change Biol. v. 17, n. 5, p. 1798–1808.

BAX, N., WILLIAMSON, A., AGUERO, M., GONZALEZ, E., GEEVES, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. Mar. Policy v. 27, p. 313-323.

BEHRENFELD, M. J., O'MALLEY, R. T., SIEGEL, D. A., MCCLAIN, C. R., SARMIENTO, J. L., FELDMAN, G. C., MILLIGAN, A. J., FALKOWSKI, P. G., LETELIER, R. M., BOSS, E. S. 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature v. 444, p. 752-755.

BENHAM, C. F., BEAVIS, S. G., HENDRY, R. A., JACKSON, E. L. 2016. Growth effects of shading and sedimentation in two tropical seagrass species: Implications for port management and impact assessment. Mar. Pollut. Bull. v. 109, n. 1, p. 461-470.

BIBBY, R., CLEALL-HARDING, P., RUNDLE, S., WIDDICOMBE, S., SPICER, J. 2007. Ocean acidification disrupts induced defences in the intertidal gastropod *Littorina littorea.* Biol. Lett. v. 3, n. 6, p. 699-701.

BLAKE, R. E., DUFFY, J. E. 2010. Grazer diversity affects resistance to multiple stressors in an experimental seagrass ecosystem. Oikos v. 119, n. 10, p. 1625–1635.

BLOCKLEY, D. J. 2007. Effect of wharves on intertidal assemblages on seawalls in Sydney Harbour, Australia. Mar. Environ. Res. v. 63, n. 4, p. 409-427.

BOßELMANN, F., ROMANO, P., FABRITIUS, H., RAABE, D., EPPLE, M. 2007. The composition of the exoskeleton of two crustacea: The american lobster *Homarus americanus* and the edible crab *Cancer pagurus.* Thermochim. Acta v. 463, n. 1-2, p. 65-68.

BREMBS, B. Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. Proc. R. Soc. B. v. 278, n. 1707, p. 930-939.

BRIFFA, M., BIBOST, A.-L. 2009. Effects of shell size on behavioural consistency and flexibility in hermit crabs. Can. J. Zool. v. 87, n. 7, p. 597-603.

BRIFFA, M., BRIDGER, D., BIRO, P. A. 2013. How does temperature affect behavior? Multilevel analysis of plasticity, personality and predictability in hermit crabs. Anim. Behav. v. 86, n. 1, p. 47-54.

BRIFFA, M., DE LA HAYE, K., MUNDAY, F. L. 2012. High CO_2 and marine animal behavior: Potential mechanisms and ecological consequences. Mar. Pollut. Bull. v. 64, n. 8, p. 1519-1528.

BRIFFA, M., DELLAWAY, D. 2007. Inter-sexual contests in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: females fight harder but males win more encounters. Behav. Ecol. Sociobiol. v. 61, n. 11, p. 1781–1787.

BRIFFA, M., RUNDLE, S. D., FRYER, A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Proc. R. Soc. B. v. 275, n. 1604, p. 1305-1311.

BULLERI, F., CHAPMAN, M. G. 2010. The introduction of coastal infrastructure as a driver of change in marine environments. J. Appl. Ecol. v. 47, n. 1, p. 26–35.

BULMER, R., KELLY, S., JEFFS, A. G. 2012. Hanging basket oyster farming: assessing effects on seagrass using aerial photography. Aquacult. Environ. Interact. v. 2, n. 3, p. 285-292.

BURDICK, D., SHORT, F. T. 1999. The effects of boat docks on eelgrass beds in coastal waters of Massachusetts. Environ. Manage. v. 23, n. 2, p. 231–240.

BYRNE, M., PRZESLAWSKI, R. 2013. Multistressor impacts of warming and acidification of the ocean on marine invertebrates' life histories. Integr. Comp. Biol. v. 53, n. 4, p. 582-96.

CABRINI, T. M. B., BARBOZA, C. A. M., SKINNER, V. A. B., HAUSER-DAVIS, R. A., ROCHA, R. C., SAINT'PIERRE, T. D., VALENTIN, J. L., CARDOSO, R. S. 2017. Heavy metal contamination in sandy beach macrofauna communities from the Rio de Janeiro coast, Southeastern Brazil. Environ. Pollut. v. 221, p. 116-129.

CAI, W-J., HU, X., HUANG, W-J., MURRELL, M. C., LEHRTER, J. C., LOHRENZ, S. E., CHOU, W-C., ZHAI, W., HOLLIBAUGH, J. T., WANG, Y., ZHAO, P., GUO, X., GUNDERSEN, K., DAI, M., GONG, G-C. 2011. Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication. Nat. Geosci. v. 4, p. 766-770.

CALDEIRA, K., WICKETT, M. E. 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. Nature v. 425, n. 25, p. 365.

CALDEIRA, K., WICKETT, M. E. 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. J. Geophys. Res. v. 110, n. C9, p. 1-12. doi:10.1029/2004JC002671.

CALOSI, P., RASTRICK, S. P. S., LOMBARDI, C., GUZMAN, H. J., DAVIDSON, L., JAHNKE, M., GIANGRANDE, M., HARDEGE, J. D., SCHULZ, A., SPICER, J. I.,

GAMBI, M.-C. 2013. Adaptation and acclimatization to ocean acidification in marine ectotherms: an in situ transplant experiment with polychaetes at a shallow CO_2 vent system. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. v. 368, n. 1627: 20120444. doi: 10.1098/rstb.2012.0444.

CARMO, A. B. Mudanças climáticas e avaliação de impacto ambiental: Uma análise de empreendimentos costeiros e marinhos no Brasil. **In:** Avaliação de impacto ambiental em empreendimentos costeiros e marinhos no Brasil: Análise dos procedimentos e aspectos institucionais e políticos. São Paulo: Universidade de São Paulo (USP), 2016, p.83-96.

CDSS (COMPANHIA DOCAS DE SÃO SEBASTIÃO). Projeto Básico – Relatório para apoio ao licenciamento ambiental das obras de ampliação da capacidade portuária do Porto de São Sebastião, RL-B00-000-1201, PLANAVE S.A. São Sebastião: 2013, 52p.

CEBALLOS-OSUNA, L., CARTER, H. A., MILLER, N. A., STILLMAN, J. H. 2013. Effects of ocean acidification on early life-history stages of the intertidal porcelain crab *Petrolisthes cinctipes.* J. Exp. Biol. v. 216, n. 8, p. 1405-1411.

CHAN, A. A. Y.-H., GIRALDO-PEREZ, P., SMITH, S., BLUMSTEIN, D. T. 2010. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis. Biol. Lett. v. 6, p. 458-461.

CHITTLEBOROUGH, R. G. 1975. Environmental factors affecting growth and survival of juvenile western rock lobsters *Panulirus longipes* (Milne-Edwards). Aust. J. Mar. Freshwat. Res. v. 26, p. 177-196.

CHIUSSI, R., DÍAZ, H. 2002. Orientation of the fiddler crab, *Uca cumulanta*: responses to chemical and visual cues. J. Chem. Ecol. v. 28, n. 9, p. 1787-1796.

CHIUSSI, R., DÍAZ, H., RITTSCHOF, D., FORWARD JR., R. B. 2001. Orientation of the hermit crab *Clibanarius antillensis*: Effects of visual and chemical cues. J. Crust. Biol. v. 21, n. 3, p. 593-605.

CLEMENTS, J. C., HUNT, H. 2015. Marine animal behaviour in a high CO_2 ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 536, p. 259-279.

CODARIN, A., WYSOCKI, L.E., LADICH, F., PICCIULIN, M. 2009. Effects of ambient and boat noise on hearing and communication in three fish species living in a marine protected area (Miramare, Italy). Mar. Pollut. Bull. v. 58, n. 12, p. 1880-1887.

COLE, V. J., PARKER, L. M., O'CONNOR, S. J., O'CONNOR, W. A., SCANES, E., BYRNE, M., ROSS, P. M. 2016. Effects of multiple climate stressors: ocean acidification

interacts with warming, hyposalinity, and low food supply on the larvae of the brooding flat oyster *Ostrea angasi*. Mar. Biol. v. 163, n. 125, p. 1-17.

COMEAU, S., GORSKY, G., JEFFREE, R., TEYSSIÉ, R., GATTUSO, J.-P. 2009. Impact of ocean acidification on a key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*). Biogeosciences v. 6, p. 1877-1882.

COOPER, K. M., CURTIS, M., WAN HUSSIN, W. M. R., BARRIO FROJÁN, C. R. S., DEFEW, E. C., NYE, V., PATERSON, D. M. 2011. Implications of dredging induced changes in sediment particle size composition for the structure and function of marine benthic macrofaunal communities. Mar. Pollut. Bull. v. 62, p. 2087-2094.

COOPER, T. F., DE'ATH, G., FABRICIUS, K. E., LOUGH, J. M. 2008. Declining coral calcification in massive *Porites* in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. Glob. Change Biol. v. 14, n. 3, p. 529–538.

CRIPPS, I. L., MUNDAY, P. L., MCCORMICK, M. I. 2011. Ocean acidification affects prey detection by a predatory reef fish. PLoS ONE v. 6, n. 7: e22736. doi:10.1371/ journal.pone.0022736.

CROOK, E. D., KROEKER, K. J., POTTS, D. C., REBOLLEDO-VIEYRA, M., HERNANDEZ-TERRONES, L. M., PAYTAN, A. 2016. Recruitment and succession in a tropical benthic community in response to *in-situ* ocean acidification. PLoS ONE v. 11, n. 1: e0146707. doi:10.1371/journal.pone.0146707.

DALL, S. R. X., HOUSTON, A. I., MCNAMARA, J. M. 2004. The behavioural of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. Ecol. Lett. v. 7, p. 734-739.

DAVENPORT, J., DAVENPORT, J. L. 2006. The impact of tourism and personal transport on coastal environments: A review. Estuar. Coast. Shelf. Sci. v. 67, p. 280-292.

DAVIS, A. R., COLEMAN, D., BROAD, A., BYRNE, M., DWORJANYN, S. A., PRZESLAWSKI, R. 2013. Complex responses of intertidal molluscan embryos to a warming and acidifying ocean in the presence of UV radiation. PLoS ONE v. 8, n. 2: e55939. doi: 10.1371/journal.pone.0055939.

DEEGAN, L. A., JOHNSON, D. S., WARREN, R. S., PETERSON, B. J., FLEEGER, J. W., FAGHERAZZI, S., WOLLHEIM, W. M. 2012. Coastal eutrophication as a driver of salt marsh loss. Nature v. 490, p. 388-392.

DE LA HAYE, K. L., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S., BRIFFA, M. 2011. Reduced sea water pH disrupts resource assessment and decision making in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Anim. Behav. V. 82, n. 3, p. 495-501.

DE LA HAYE, K. L., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S., BRIFFA, M. 2012. Reduced pH sea water disrupts chemo-responsive behavior in an intertidal crustacean. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 412, p. 134-140.

DEVINE, B. M., MUNDAY, P. L., JONES, G. P. 2012. Homing ability of adult cardinalfish is affected by elevated carbon dioxide. Oecologia v. 168, p. 276.

DÍAZ, H., FORWARD, JR., R. B., ORIHUELA, B., RITTSCHOF D. 1994. Chemically stimulated visual orientation and shape discrimination by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc). J. Crust. Biol. v. 14, n. 1, p. 20-26.

DÍAZ, H., ORIHUELA, B., FORWARD JR., R. B. 1995a. Visual orientation of postlarval and juvenile mangrove crabs. J. Crust. Biol. v. 15, n. 4, p. 671-678.

DÍAZ, H., ORIHUELA, B., RITTSCHOF, D., FORWARD JR., R. B. 1995b. Visual orientation to gastropod shells by chemically stimulated hermit crabs, *Clibanarius vittatus* (Bosc). J. Crust. Biol. v. 15, n. 1, p. 70-78.

DINGEMANSE, N. J., KAZEM, A. J. N., RÉALE, D., WRIGHT, J. 2009. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. Trends Ecol. Evol. V. 25, n. 2, p. 81-89.

DISSANAYAKE, A., ISHIMATSU, A. 2011. Synergistic effects of elevated CO2 and temperature on the metabolic scope and activity in a shallow-water coastal decapod (*Metapenaeus joyneri*; Crustacea: Penaeidae). ICES J. Mar. Sci. doi: 10.1093/icesjms/fsq188.

DIXSON, D. L., JENNINGS, A. R., ATEMA, J., MUNDAY, P. L. 2015. Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions. Glob. Change Biol. v. 21, p. 1454–1462.

DIXSON, D. L., MUNDAY, P. L., JONES, G. P. 2010. Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues. Ecol. Lett. v. 13, n. 1, p. 68-75.

DODD, L. F., GRABOWSKI, J. H., PIEHLER, M. F., WESTFIELD, I., RIES, J. B. 2016. Ocean acidification impairs crab foraging behaviour. Proc. R. Soc. B. 282: 20150333. doi: 10.1098/rspb.2015.0333.

DOLBETH, M., CARDOSO, P.G., GRILO, T.F., BORDALO, M.D., RAFFAELLI, D., PARDAL, M.A. 2011. Long-term changes in the production by estuarine macrobenthos affected by multiple stressors. Mar. Pollut. Bull. v. 92, n. 1, p. 10–18.

DONEY, S. C., FABRY, V. J., FEELY, R. A., KLEYPAS, J. A. 2009. Ocean acidification: The other CO_2 problem. Annu. Rev. Mar. Sci. v. 1, p. 169–92.

DONOHUE, P. J. C., CALOSI, P., BATES A. H., LAVEROCK, B., RASTRICK, S., MARK, F. C., STROBEL, A., WIDDICOMBE, S. 2012. Impact of exposure to elevated pCO_2 on the physiology and behaviour of an important ecosystem engineer, the burrowing shrimp *Upogebia deltaura*. Aquat. Biol. v. 15, p. 73–86.

DUARTE, C., LÓPEZ, J., BENÍTEZ, S., MANRÍQUEZ, P. H., NAVARRO, J. M., BONTA, C. C., TORRES, R. T., QUIJÓN, P. 2016. Ocean acidification induces changes in algal palatability and herbivore feeding behavior and performance. Oecologia v. 180, p. 453-462.

DUPONT, S., DOREY, N., STUMPP, M., MELZNER, F., THORNDYKE, M. 2013. Long-term and trans-life-cycle effects of exposure to ocean acidification in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis.* Mar. Biol. v. 160, n. 8, p. 1835-1843.

DUPONT, S., DOREY, N., THORNDYKE, M. 2010. What meta-analysis can tell us about vulnerability of marine biodiversity to ocean acidification? Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 89, n. 2, p. 182-185.

DUPONT, S., HAVENHAND, J., THORNDYKE, W., PECK, L., THORNDYKE, M. 2008. Near-future level of CO2-driven ocean acidification radically affects larval survival and development in the brittlestar *Ophiothrix fragiles.* Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 373, p. 285–294.

ELLIS, R. P. BERSEY, J., RUNDLE, S. D., HALL-SPENCER, J. M., SPICER, J. I. 2009. Subtle but significant effects of CO2 acidified seawater on embryos of the intertidal snail, *Littorina obtusata.* v. 5, n. 1, p. 41 – 48.

ELLIOT, M., QUINTINO, V. 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Mar. Pollut. Bull. v. 54, p. 640–645.

ELWOOD, R. W., MARKS, N., DICK, J. T. A. 1995. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus.* Mar. Biol. v. 123, n. 3, p. 431-434.

ERICSON, J. A., HO, M. A., MISKELLY, A., KING, C. K., VIRTUE, P., TILBROOK, B., BYRNE, M. 2012. Combined effects of two ocean change stressors, warming and acidification, on fertilization and early development of the Antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri*. Polar Biol. v. 35, p. 1027–1034.

FABRICIUS, K. E., DE'ATH, G., HUMPHREY, C., ZAGORSKIS, I., SCHAFFELKE, B. 2013. Intra-annual variation in turbidity in response to terrestrial runoff on near-shore coral reefs of the Great Barrier Reef. Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 116, p. 57-65.

FABRY, V. J., SEIBEL, B. A., FEELY, R. A., ORR, J. C. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem process. ICES J. Mar. Sci. v. 65, n. 3, p. 414-432.

FEELY, R. A., DONEY, S. C., COOLEY, S. R. 2009. Ocean acidification: Present conditions and future changes. Oceanography v. 22, n. 4, p. 37-47.

FINDLAY, H. S., KENDALL, M. A., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S. 2010a. Post-larval development of two intertidal barnacles at elevated CO_2 and temperature. Mar. Biol. v. 157, n. 4, p. 725–735.

FINDLAY, H. S., KENDALL, M. A., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S. 2010b. Relative influences of ocean acidification and temperature on intertidal barnacle post-larvae at the northern edge of their geographic distribution. Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 86, n. 4, p. 675–682.

FINDLAY, H. S., WOOD, H. L., KENDALL, M. A., SPICER, J. I., TWITCHETT, R. J., WIDDICOMBE, S. 2011. Comparing the impact of high CO_2 on calcium carbonate structures in different marine organisms. Mar. Biol. Res. v. 7, p. 565-575.

FOLKE, C., CARPENTER, S., WALKER, B., SCHEFFER, M., ELMQVIST, T., GUNDERSON, L., HOLLING, C. S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. v. 35, p. 557-581.

FOLT, C. L., CHEN, C. Y., MOORE, M. V., BURNAFORD, J. 1999. Synergism and antagonism among multiple stressors. Limnol. Oceanogr. v. 44, n. 3, p. 864–877.

FORREST, B.M., KEELEY, N.B., HOPKINS, G. A., WEBB, S.C., CLEMENT, D.M. 2009. Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects. Aquaculture v. 298, p. 1-15.

FOTHERINGHAM, N. 1976. Effects of shell stress on the growth of hermit crabs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 23, n. 3, p. 299-305.

FRANCOUR, P., GANTEAUME, A., POULAIN, M. 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). Aquat. Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst. v. 9, p. 391-400.

GAMITO, S. 2006. Benthic ecology of semi-natural coastal lagoons, in the Ria Formosa (Southern Portugal), exposed to different water renewal regimes. Hydrobiologia v. 555, p. 75-87.

GARDNER, C., MAGUIRE, G.B. 1998. Effect of photoperiod and light intensity on survival, development and cannibalism of larvae of the Australian giant crab *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck). Aquaculture v. 165, p. 51–63.

GATTUSO, J.-P., FRANKIGNOULLE, M., BOURGE, I., ROMAINE, S., BUDDEMEIER, R. W. 1998. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. Glob. Planet. Change. v. 18, n. 1-2, p. 37-46.

GAZEAU, F., QUIBLIER, C., JANSEN, J. M., GATTUSO, J.-P., MIDDELBURG, J. J, HEIP, C. H. R. 2007. Impact of elevated CO_2 on shellfish calcification. Geophys. Res. Lett. V. 34, n. 7, p. 1-5.

GHEDINI, G., RUSSELL, B. D., CONNELL, S. D. 2013. Managing local coastal stressors to reduce the ecological effects of ocean acidification and warming. Water v. 5, p. 1653-1661.

GLASBY, T. M. 1999. Effects of shading on subtidal epibiotic assemblages. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 234, p. 275-290.

GOBLER, C. J., DEPASQUALE, E. L., GRIFFITH, A. W., BAUMANN, H. 2014. Hypoxia and acidification have additive and synergistic negative effects on the growth, survival, and metamorphosis of early life stage bivalves. PLoS ONE v. 9, n. 1: e83648. doi:10.1371/journal.pone.0083648.

GOSHIMA, J., KAWASHIMA, T., WADA, S. 1998. Mate choice by males of the hermit crab *Pagurus filholi*: Do males assess ripeness and/or fecundity of females? Ecol. Res. v. 13, p. 151-161.

GOSSELIN, L. A., QIAN, P-Y. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 146, p. 265-282.

GREENAWAY, P. 1985. Calcium balance and moulting in the Crustacea. Biol. Rev. v. 60, p. 425-454.

GUERARDI, F., ATEMA, J. 2005. Effects of chemical context on shell investigation behavior in hermit crabs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 320, n. 1, p. 1-7.

GUTOWSKA, M. A., MELZNER, F., LANGENBUCH, M., BOCK, C., CLAIREAUX, G., PÖRTNER, H. O. 2010. Acid-base regulatory ability of the cephalopod (*Sepia officinalis*) in response to environmental hypercapnia. J. Comp. Physiol. B v. 180, n. 3, p. 323-335.

HALE, R., CALOSI, P., MCNEILL, L., MIESZKOWSKA, N., WIDDICOMBE, S. 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. Oikos v. 120, n. 5, p. 661–674.

HALPERN, B. S., SELKOE, K. A., MICHELI, F., KAPPEL, C. V. 2007. Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats**.** Conserv. Biol. v. 21, n. 5, p. 1301–1315.

HALPERN, B. S., WALBRIDGE, S., SELKOE, K. A., KAPPEL, C. V., MICHELI, F., D'AGROSA, C., BRUNO, J. F., CASEY, K. S., EBERT, C., FOX, H. E., FUJITA, R., HEINEMANN, D., LENIHAN, H. S., MADIN, E. M. P., PERRY, M. T., SELIG, E. R., SPALDING, M., STENECK, R., WATSON, R. 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. Science v. 319, p. 948-952.

HARVEY, B. P., GWYNN-JONES, D., MOORE, P. J. 2013. Meta-analysis reveals complex marine biological responses to the interactive effects of ocean acidification and warming. Biol. Evol. v. 3, n. 4, p. 1016–1030.

HAVENHAND, J. N., BUTTLER, F.-R., THORNDYKE, M. C., WILLIAMSON, J. E. 2008. Near-future levels of ocean acidification reduce fertilization success in a sea urchin. Curr. Biol. V. 18, n. 15, p. R651-R652.

HAZLETT, B. A. 1982. Chemical induction of visual orientation in the hermit crab *Clibanarius vittatus*. Anim. Behav. v. 30, n. 4, p. 1259-1260.

HAZLETT, B. A. 1996. Organisation of hermit crab behaviour: responses to multiple chemical inputs. Behaviour v. 133, n. 7/8, p. 619-642.

HAZLETT, B. A. 1997. The organisation of behaviour in hermit crabs: responses to variation in stimulus strength. Behaviour v. 134, n. 1/2, p. 59-70.

HAZLETT, B. A., HERRNKIND, W. 1980. Orientation to shell events by the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc) (Decapoda, Paguridea). Crustaceana v. 39, n. 3, p. 311-314.

HELLER, N. E., ZAVALETA, E. S. 2009. Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations. Biol. Conserv. v. 142, n. 1, p. 14-32.

HENDRIKS, I. E., DUARTE, C. M., ÁLVAREZ, M. 2010. Vulnerability of marine biodiversity o ocean acidification: A meta-analysis. Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 86, n. 2, p. 157-164.

HENRY, R. P., WHEATLEY, M. G. 1992. Interactions of respiration, ion regulation, and acid-base balance in the everyday life of aquatic crustaceans. Amer. Zool. v. 32, n. 3, p. 407-416.

HOANG, T., BARCHIESIS, M., LEE, S. Y., KEENAN, C. P., MARSDEN, G E. 2003. Influences of light intensity and photoperiod on moulting and growth of *Penaeus merguiensis* cultured under laboratory conditions. Aquaculture v. 216, p. 343-354.

HOEGH-GULDBERG, O., BRUNO, J. F. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science v. 328, p. 1523-1528.

HOFFMANN, A. A., SGRÒ, C. M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. Nature v. 470, p. 479-485.

HUGHES, T. P., BAIRD, A. H., BELLWOOD, D. R., CARD, M., CONNOLLY, S. R., FOLKE, C., GROSBERG, R., HOEGH-GULDBERG, O., JACKSON, J. B. C., KLEYPAS, J., LOUGH, J. M., MARSHALL, P., NYSTRÖM, M., PALUMBI, S. R., PANDOLFI, J. M., ROSEN, B. , ROUGHGARDEN, J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* v. 301, p. 929-933.

IPCC. 2000. Special Report on Emissions Scenarios, Working Group III, Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge Univ. Press, New York. 595 p.

JOKIEL, P. L., RODGERS, K. S., KUFFNER, I. B., ANDERSSON, A. J., COX, E. F., MACKENZIE, F. T. 2008. Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. Coral Reefs v. 27, p. 473-483.

KELLY, M. W. PADILLA-GAMIÑO, J. L., HOFMANN, G. E. 2013. Natural variation and the capacity to adapt to ocean acidification in the keystone sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Glob. Change Biol. v. 19, n. 8, p. 2536-2546.

KEPPEL, E. A., SCROSATI, R. A., COURTENAY, S. C. 2015. Interactive effects of ocean acidification and warming on subtidal mussels and sea stars from Atlantic Canada. Mar. Biol. Res. v. 11, n. 4, p. 337-348.

KIM, T. W., TAYLOR, J., LOVERA, C., BARRY, J. P. 2016. CO_2-driven decrease in pH disrupts olfactory behaviour and increases individual variation in deep-sea hermit crabs. ICES J. Mar. Sci. v. 73, n. 3, p. 613-619.

KLEYPAS, J. A., FEELY, R. A., FABRY, V. J., LANGDON, C. SABINE, C. L., ROBBINS, L. L. 2005. Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: A guide for future research. Relatório técnico, 88 p.

KOOP, K., BOOTH, D., BROADBENT, A., BRODIE, J., BUCHER, D., CAPONE, D., COLL, J., DENNISON, W., ERDMANN, M., HARRISON, P., HOEGH-GULDBERG, O., HUTCHINGS, P., JONES, G.B., LARKUM, A.W., O'NEIL, J., STEVEN, A., TENTORI, E., WARD, S., WILLIAMSON, J., YELLOWLEES, D. 2001. ENCORE: The effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. Mar. Pollut. Bull. v. 42, n. 2, p. 92-120.

KRISTENSEN, E. 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes. J. Sea Res. v. 59, p. 30-43.

KROEKER, K. J., KORDAS, R. L., CRIM, R. N., SINGH, G. G. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. Ecol. Lett. v. 13, p. 1419-1434.

KROEKER, K. J., MICHELI, F., GAMBI, M. C. 2013. Ocean acidification causes ecosystem shifts via altered competitive interactions. Nat. Clim. Change v. 3, p. 156-159.

KUHLMANN, M. L. 1992. Behavioral avoidance of predation in an intertidal hermit crab. J. Exp. Mari. Biol. Ecol. v. 152, n. 2, p. 143-158.

KURIHARA, H., ISHIMATSU, A. 2008. Effects of high CO_2 seawater on the copepod (*Acartia tsuensis*) through all life stages and subsequent generations. Mar. Pollut. Bull. v. 56, n. 6, p. 1086–1090.

KURIHARA, H., MATSUI, M., FURUKAWA, H., HAYASHI, M., ISHIMATSU, A. 2008. Long-term effects of predicted future seawater CO2 conditions on the survival and growth of the marine shrimp *Palaemon pacificus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 367, p. 41–46.

KURIHARA, H., YIN, R., NISHIHARA, G. N., SOYANO, K., ISHIMATSU, A. 2013. Effect of ocean acidification on growth, gonad development and physiology of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus*. Aquat. Biol. v. 18, n. 3, p. 281-292.

KURIHARA, H., SHIRAYAMA, Y. 2004. Effects of increased atmospheric CO_2 on sea urchin early development. Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 274, p. 161-169.

LAIDRE, M. E., GREGGOR, A. L. 2015. Swarms of swift scavengers: ecological role of marine intertidal hermit crabs in California. Mar. Biol. v. 162, p. 969–977.

LANCASTER, L. T., MORRISON, G., FITT, R. N. 2017. Life history trade-offs, the intensity of competition, and coexistence in novel and evolving communities under climate change. Phil. Trans. R. Soc. B. v. 372, 20160046.

LANGDON, C., ATKINSON, M. J. 2005. Effect of elevated pCO_2 on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment. J. Geophys. Res. V. 110, n. C9, p. 1-16.

LANGDON, C., TAKAHASHI T., SWEENEY, C., CHIPMAN, D., GODDARD, J. 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. Global Biogeochem. Cycles v. 14, n. 2, p. 639-654.

LANGENBUCH, M., BOCK, C., LEIBFRITZ, D., PÖRTNER, H. O. 2006. Effects of environmental hypercapnia on animal physiology: A ^{13}C NMR study of protein synthesis

rates in the marine invertebrate *Sipunculus nudus*. Comp. Biochem. Physiol., Part A Mol. Integr. Physiol. v. 144, n. 4, p. 479-484.

LANGENBUCH, M., PÖRTNER, H. O. 2003. Energy budget of hepatocytes from Antartic fish (Pachycara brachycephalum and Lepidonotothen kempi) as a function of ambient CO_2: pH-dependent limitations of cellular protein biosynthesis? J. Exp. Biol. v. 206, p. 3895-3903.

LANGENBUCH, M., PÖRTNER, H. O. 2004. High sensitivity to chronically elevated CO_2 levels in a eurybathic marine sipunculid. Aquat. Toxicol. v. 70, n. 1, p. 55-61.

LANNING, G., EILERS, S., PÖRTNER, H.O., SOKOLOVA, I. M., BOCK, C. 2010. Impact of ocean acidification on energy metabolism of oyster, *Crassostrea gigas* – Changes in metabolic pathways and thermal response. Mar. Drugs v. 8, n. 8, p. 2318-2339.

LEITE, F. P. P, TURRA, A., GANDOLFI, S. M. 1998. Hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Anomura), gastropod shells and environmental structure: their relationship in southeastern Brazil. J. Nat. Hist. v. 32, p. 1599-1608.

LEWIS, C., CLEMOW, K., HOLT, W. V. 2013. Metal contamination increases the sensitivity of larvae but not gametes to ocean acidification in the polychaete *Pomatoceros lamarckii* (Quatrefages). Mar. Biol. v. 160, p. 2089–2101.

LOHBECK, K. T., RIEBESEL, U., REUSCH, T. B. H. 2012. Adaptative evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. Nat. Geosci. v. 5, p. 346-351.

LONG, W. C., SWINEY, K. M., HARRIS, C., PAGE, H. N., FOY, R. J. 2013. Effects of ocean acidification on juvenile red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) and tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) growth, condition, calcification, and survival. PLoS ONE. v. 8, n. 4: e60959. doi:10.1371/journal.pone.0060959.

LUNDBERG, J., MOBERG, F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. Ecosystems v. 6, p. 87-98.

LUTHI, D., LE FLOCH, M., BEREITER, B., BLUNIER, T., BARNOLA, J.-M., SIEGENTHALER, U., RAYNAUD, D., JOUZEL, J., FISCHER, H., KAWAMURA, K., STOCKE, T. F. 2008. High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. Nature v. 453, p. 379-382.

MADEIRA, D., NARCISO, L., DINIZ, M. S., VINAGRE, C. 2014. Synergy of environmental variables alters the thermal window and heat shock response: An experimental test with the crab *Pachygrapsus marmoratus*. Mar. Environ. Res. v. 98, p. 21-28.

MANI-PERES, C., XAVIER, L. Y., SANTOS, C. R., TURRA, A. 2016. Stakeholders perceptions of local environmental changes as a tool for impact assessment in coastal zones. Ocean Coast. Manage. v. 119, p. 135-145.

MANRÍQUEZ, P. H., JARA, M. E., MARDONES, M. L., NAVARRO, J. M., TORRES, R., LARDIES, M. A., VARGAS, C. A., DUARTE, C., WIDDICOMBE, S., SALISBURY, J., LAGOS, N. A. Ocean acidification disrupts prey responses to predator cues but not net prey shell growth in Concholepas concholepas (loco). PLoS ONE v. 8, n. 7: e68643. doi: 10.1371/journal.pone.0068643.

MANRÍQUEZ, P. H., JARA, M. E., MARDONES, M. L., TORRES, R., NAVARRO, J. M., LARDIES, M. A., VARGAS, C. A., DUARTE, C., LAGOS, N. A. 2014. Ocean acidification affects predator avoidance behaviour but not prey detection in the early ontogeny of a keystone species. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 502, p. 157-167.

MARTÍNEZ, M. L., INTRALAWAN, A., VÁZQUEZ, G., PÉREZ-MAQUEO, O., SUTTON, P., LANDGRAVE, R. 2007. The coasts of our world: Ecological, economic and social importance. Ecol. Econ. v. 63, n. 2-3, p. 254–272.

MARUBINI, F., FERRIER-PAGES, C., CUIF, J.-P. 2003. Suppression of skeletal growth in scleractinian corals by decreasing ambient carbonate-ion concentration: a cross-family comparison. Proc. R. Soc. Lond. B. v. 270, p. 179-184.

MAYE, A., HSIEH, C.-H., SUGIHARA, G., BREMBS, B. 2007. Order in spontaneous behavior. PLoS ONE v. 2, n. 5: e443. doi:10.1371/journal.pone.0000443.

MCDONALD, M. R., MCCLINTOCK, J. B., AMSLER, C. D., RITTSCHOF, D., ANGUS, R. A., ORIHUELA, B., LUTOSTANSKI, K. 2009. Effects of ocean acidification over the life history of the barnacle *Amphibalanus amphitrite*. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 385, p. 179-187.

MELO, G. A. S. 1999. Manual de identificação dos Crustacea Decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea e Astacidea. 1. ed. São Paulo: Plêiade. 556 p.

MELZNER, F., THOMSEN, J., KOEVE, W., OSCHLIES, A., GUTOWSKA, M. A., BANGE, H. W., HANSEN, H. P., KORTZINGER, A. 2013. Future ocean acidification will be amplified by hypoxia in coastal habitats. Mar. Biol. v.160, p. 1875–1888.

METZGER, R., SARTORIS, F. J., LANGENBUCH, M., PÖRTNER, H. O. 2007. Influence of elevated CO2 concentrations on thermal tolerance of the edible crab *Cancer pagurus.* J. Therm. Biol. v. 32, p. 144–151.

MICHAELIDIS, B., OUZOUNIS, C., PALERAS, A., PÖRTNER, H. O. 2005. Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 293, p. 109-118.

MIESZKOWSKA, N., KENDALL, M. A., HAWKINS, S. J., LEAPER, R., WILLIAMSON, P., HARDMAN-MOUNTFORD, N. J., SOUTHWARD, A. J. Changes in the range of some common rocky shore species in Britain – a response to climate change? **In:** QUEIROGA, H., CUNHA, M.R, CUNHA, A., MOREIRA, M. H., QUINTINO, V., RODRIGUES, A. M., SERÔDIO, J., WARWICK, R. M. (Ed.). Marine Biodiversity: Patterns and Processes, Assessment, Threats, Management and Conservation. Netherlands: Springer, 2006. p. 241-251.

MIGOTTO, A. E., TIAGO, C. G., MAGALHÃES, A. R. M. 1993. Malacofauna marinha da região costeira do Canal de São Sebastião, SP, Brasil: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora e Scaphopoda. Bolm. Inst. Oceanogr. v. 41, n. 112, p. 13-27.

MILES, H., WIDDICOMBE, S., SPICER, J. I., HALL-SPENCER, J. 2007. Effects of anthropogenic seawater acidification on acid–base balance in the sea urchin *Psammechinus miliaris.* Mar. Pollut. Bull. v. 54, p. 89–96.

MILLER, J. J., MAHER, M., BOHABOY, E., FRIEDMAN, C. S., MCELHANY, P. 2016. Exposure to low pH reduces survival and delays development in early life stages of Dungeness crab (*Cancer magister).* Mar. Biol. v. 163, n. 118. doi:10.1007/s00227-016-2883-1.

MORALES, M. I., BARBA JR., R. B. 2015. Effects of photoperiod, water levels and sex on the feeding efficiency and weight increment of mudcrabs (*Scylla serrata* Forskall) in a crab-fattening culture system. Int. J. Fish. Aquat. Stud. v. 3, n. 1, p. 320-324.

MORRIS, S., TAYLOR, A. C. 1983. Diurnal and seasonal variation in physico-chemical conditions within intertidal rock pools. Estuar. Coast. Shelf Sci. v. 17, p. 399-355.

MUNDAY, P.L., DIXSON, D. L., DONELSON, J. M., JONES, G. P., PRATCHETT, M. S., DEVITSINA, G. V., DØVING, K. B. 2009. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. v. 106, n. 6, p. 1848-1852.

MURRAY, D. L., PEERS, M. J. L., MAJCHRZAK, Y. N., WEHTJE, M., FERREIRA, C., PICKLES, R. S. A., ROW, J. R., THORNTON, D. H. 2017. Continental divide: Predicting climate-mediated fragmentation and biodiversity loss in the boreal forest. PLos ONE v. 12, n. 5, e0176706. doi: 10.1371/journal.pone.0176706.

NIENHUIS, S., PALMER, A. R, HARLEY, C. D. G. 2010. Elevated CO_2 affects shell dissolution rate but not calcification rate in a marine snail. Proc. Biol. Sci. v. 277, n. 1693, p. 2553-2558.

NILSSON, G. E., DIXSON, D. L., DOMENICI, P., MCCORMICK, M. I., SØRENSEN, C, WATSON, S.-A, MUNDAY, P. L. 2012. Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function. Nat. Clim. Change v. 2, p. 201-204.

NOWICKI, J. P., MILLER, G. M., MUNDAY, P. L. 2012. Interactive effects of elevated temperature and CO2 on foraging behavior of juvenile coral reef fish. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 412, p. 46-51.

NOAA, EARTH SYSTEM RESEARCH LABORATORY (ESRL). 2017. Trends in Atmospheric Carbon Dioxide. Disponível em: <https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html> Acesso em: 13/03/2017.

O'GORMAN, E. J., FITCH, J. E., CROWE, T. P. 2012. Multiple anthropogenic stressors and the structural properties of food webs. Ecology v. 93, n. 3, p. 441–448.

ORIHUELA, B., DÍAZ, H., FORWARD JR., R. B., RITTSCHOF, D. 1992. Orientation of the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc) to visual cues: effects of mollusc chemical cues. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 164, p. 193-208.

ORR, J. C., FABRY, V. J., AUMONT, O., BOPP, L., DONEY, S. C., FEELY, R. A., GNANADESIKAN, A., GRUBER, N, ISHIDA, A., JOOS, F., KEY, R. M., LINDSAY, K., MAIER-REIMER, E., MATEAR, R., MONFRAY, P., MOUCHET, A., NAJJAR, R. G., PLATTNER, G.-K., RODGERS, K. B., SABINE, C. L., SARMIENTO, J. L., SCHLITZER, R., SLATER, R. D., TOTTERDELL, I. J., WEIRIG, M.-F., YAMANAKA, Y., YOOL, A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature v. 437, p. 681– 686.

PAGANINI, A. W., MILLER, N. A., STILLMAN, J. H. 2014. Temperature and acidification variability reduce physiological performance in the intertidal zone porcelain crab *Petrolisthes cinctipes.* J. Exp. Biol. v. 217, p. 3974-3980.

PANDOLFI, J. M., CONNOLLY, S. R., MARSHALL, D. J., COHEN, A. L. 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. Science v. 333, p. 418-422.

PARDAL-SOUZA, A. L., DIAS, G. M., JENKINS, S. R., CIOTTI, A. M., CHRISTOFOLETTI, R. A. 2017. Shading impacts by coastal infrastructure on biological communities from subtropical rocky shores. J. Appl. Ecol. v. 54, n. 3, p. 826-835.

PARKER, L. M., ROSS, P. M., O'CONNOR, W. A. 2010. Comparing the effect of elevated pCO_2 and temperature on the fertilization and early development of two species of oysters. Mar. Biol. v. 157, p. 2435–2452.

PARMESAN, C., YOHE, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature v. 421, p. 37-42.

PEDERSEN, S. A., HÅKEDAL, O. J., SALABERRIA, I., TAGLIATI, A., GUSTAVSON, L. M., JENSSEN, B. M., OLSEN, A. J., ALTIN, D. 2014. Multigenerational exposure to ocean acidification during food limitation reveals consequences for copepod scope for growth and vital rates. Environ. Sci. Technol. v. 48, p. 12275−12284.

PERRY, A. L., LOW, P. J., ELLIS, J. R., REYNOLDS, J. D. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science v. 308, p. 1912-1915.

PESPENI, M. H., SANFORD, E., GAYLORD, B., HILL, T. M., HOSFELT, J. D., JARIS, H. K., LAVIGNE, M., LENZ, E. A., RUSSELL, A. D., YOUNG, M. K., PALUMBI, R. D. 2013. Evolutionary change during experimental ocean acidification. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. v. 110, n. 17, p. 6937–6942.

PIPC. Plano Integrado Porto Cidade, Relatório de Impacto Ambiental (RIMA). São Sebastião: 2011, 52 p.

PÖRTNER, H. O. 2008. Ecosystem effects of ocean acidification in times of ocean warming: a physiologist's view. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 373, p. 203-217.

PÖRTNER, H. O., LANGENBUCH, M., REIPSCHLÄGER, A. 2004. Biological impact of elevated ocean CO_2 concentrations: Lessons from animal physiology and earth history. J. Oceanogr. v. 60, p. 705-718.

POUNDS, J. A., FOGDEN, M. P. L., CAMPBELL, J. H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. Nature v. 398, p. 611-615.

PROVOOST, P., VAN HEUVEN, S., SOETAERT, K., LAANE, R. W. P. M., MIDDELBURG, J. J. 2010. Seasonal and long-term changes in pH in the Dutch coastal zone. Biogeosciences v. 7, n. 11, p. 3869–3878.

PRZESLAWSKI, R., DAVIS, A. R., BENKENDORFF, K. 2005. Synergistic effects associated with climate change and the development of rocky shore molluscs. Glob. Chang. Biol. v. 11, p. 515–522.

PRZESLAWSKI, R., BYRNE, M., MELLIN, C. 2015. A review and meta-analysis of the effects of multiple abiotic stressors on marine embryos and larvae. Glob. Change Biol. V. 21, p. 2122–2140.

QUEIRÓS, A. M., FERNANDES, J. A., FAULWETTER, S., NUNES, J., RASTRICK, S. P. S, MIESZKOWSKA, N., ARTIOLI, Y., YOOL, A., CALOSI, P., ARVANITIDIS, C., FINDLAY, H. S., BARANGE, M., CHEUNG, W. W. L., WIDDICOMBE, S. 2015. Scaling up experimental ocean acidification and warming research: from individuals to the ecosystem. Glob. Change Biol. v. 21, p. 130–143.

RABALAIS, N. N., TURNER, R. E., WISEMAN, JR., W. J. 2002. Gulf of Mexico hypoxia, A. K. A. "The dead zone". Annu. Rev. Ecol. Syst. v. 33, p. 235-263.

RANGE, P., CHÍCHARO, M. A., BEN-HAMADOU, R., POLÍ, D., FERNANDEZ-REIRIZ, M. J., LABARTA, U., MARIN, M. G., BRESSAN, M., MATOZZO, V., CHINELLATO, A., MUNARI, M., MENIF, N. T., DELLALI, M., CHÍCHATO, L. 2014. Impacts of CO_2-induced seawater acidification on coastal Mediterranean bivalves and interactions with other climatic stressors. Reg. Environ. Change. v. 14, p. 19–30.

REBACH, S. 1974. Burying behavior in relation to substrate and temperature in the hermit crab, *Pagurus longicarpus*. Ecology v. 55, n. 1, p. 195-198.

REESE, E. S. 1969. Adaptations of intertidal hermit crabs. Am. Zool. v. 9, n. 2, p. 343-355.

RIEBESELL, U., BELLERBY, R. G. J., GROSSART, H.-P., THINGSTAD, F. 2008. Mesocosm CO_2 perturbation studies: from organism to community level. Biogeosciences v. 5, p. 1157–1164.

RIES, J. B., COHEN, A. L., MCCORKLE, D. C. 2009. Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO_2-induced ocean acidification. Geology v. 37, p. 1131-1134.

RITTSCHOF, D., HAZLETT, B. A. 1997. Behavioural responses of hermit crabs to shell cues, predator haemolymph and body odour. J. Mar. Biol. Ass. U.K. v. 77, n. 3, p. 737-751.

RITTSCHOF, D., TSAI, D. W., MASSEY, P. G., BLANCO, L., KUEBER JR., G. L., HAAS JR., R. J. 1992. Chemical mediation of behavior in hermit crabs: Alarm and aggregation cues. J. Chem. Ecol. v. 18, n. 7, p. 959-984.

ROBERTSON, A. I. 1986. Leaf-burying crabs: their influence on energy flow and export from mixed mangrove forests *(Rhizophora* spp.) in northeastern Australia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 102, p. 237-248.

ROCA, G., ROMERO, J., COLUMBU, S., FARINA, S., PAGÈS, J. F., GERA, A., INGLIS, G., ALCOVERRO, T. 2014. Detecting the impacts of harbour construction on a seagrass habitat and its subsequent recovery. Ecol. Indic. v. 45, p. 9-17.

ROGGATZ, C. C., LORCH, M. L., HARDEGE, J. D., BENOIT, D. M. 2016. Ocean acidification affects marine chemical communication by changing structure and Function of peptide signalling molecules. Glob. Change Biol. v. 22, n. 12, p. 3914-3926.

ROLEDA, M. Y., BOYD, P. W., HURD, C. L. 2012. Before ocean acidification: Calcifier chemistry lessons. J. Phycol. v. 48, n. 4, p. 840-843.

ROOT, T. L., PRICE, J. T., HALL, K. R., SCHNEIDER, S. H., ROSENZWEIGK, C., POUNDS, J. A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature v. 421, p. 57-60.

ROSA, R., SEIBEL, B. A. 2008. Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. PNAS v. 105, n. 52, p. 20776 –20780.

ROSS, P. M., PARKER, L., BYRNE, M. 2016. Transgenerational responses of molluscs and echinoderms to changing ocean conditions. ICES J. Mar. Sci. v. 73, n. 3, p. 537-549.

ROSSOLL, D., BERMÚDEZ, R., HAUSS, H., SCHULZ, K. G., RIEBESELL, U., SOMMER, U., WINDER, M. 2012. Ocean acidification-induced food quality deterioration constrains trophic transfer. PLoS ONE v. 7, n. 4: e34737. doi:10.1371/journal.pone.0034737.

RUCKELSHAUS, M., DONEY, S. C., GALINDO, H. M., BARRY, J. P., CHAN, F., DUFFY, J. E., ENGLISH, C. A., GAINES, S. D., GREBMEIER, J. M., HOLLOWED, A. B., KNOWLTON, N., POLOVINA, J., RABALAIS, N. N., SYDEMAN, W. J., TALLEY, L. D. 2013. Securing ocean benefits for society in the face of climate change. Mar. Policy v. 40, p. 154-159.

RUSSELL, B. D., THOMPSON, J.-A. I., FALKENBERG, L. J., CONNELL, S. D. 2009. Synergistic effects of climate change and local stressors: CO_2 and nutrient-driven change in subtidal rocky habitats. Glob. Change Biol. v. 15, n. 9, p. 2153-2162.

SABINE, C. L., FEELY, R. A., GRUBER, N., KEY, R. M., BULLISTER, J. L., WANNINKHOF, R., WONG, C. S., WALLACE, R., TILLBROOK, B., MILLERO, F. J., PENG, T.-H., KOZYR, A., ONO, T., RIOS, A. F. 2004. The oceanic sink for anthropogenic CO_2. Science v. 305, n. 5682, p. 367-371.

SALA, M. M., APARICIO, F. L., BALAGUE, V., BORAS, J. A., BORRULL, E., CARDELÚS, C., CROS, L., GOMES, A., LÓPEZ-SANZ, A., MALITS, A.,

MARTÍNEZ, R. A., MESTRE, M., MOVILLA, J., SARMENTO, H., VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E., VAQUÉ, D., PINHASSI, J., CALBET, A., CALVO, E., GASOL1, J. M., PELEJERO, C., MARRASÉ, C. 2016. Contrasting effects of ocean acidification on the microbial food web under different trophic conditions. ICES J. Mar. Sci. v. 73, n. 3, p. 670–679.

SALA, O. E., CHAPIN III, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON. R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., POFF, L., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M., WAL, D. H. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. Science v. 287, p. 1770-1774.

SANGER, D. M., HOLLAND, A. F., GAINEY, C. 2004. Cumulative impacts of dock shading on *Spartina alterniflora* in South Carolina estuaries. Environ. Manage. v. 33, n. 5, p. 741–748.

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. v. 16, n. 6, p. 859-878.

SCHNEIDER, K., EREZ, J. 2006. The effect of carbonate chemistry on calcification and photosynthesis in the hermatypic coral *Acropora eurystoma*. Limnol. Oceanogr. v. 51, n. 3, p. 1284-1293.

SCHWEIGER, O., BIESMEIJER, J. C., BOMMARCO, R., HICKLER, T., HULME, P. E., KLOTZ, S., KÜHN, I., MOORA, M., NIELSEN, A., OHLEMÜLLER, R., PETANIDOU, T., POTTS, S. G., PYŠEK, P., STOUT, J. C., SYKES, M. T., TSCHEULIN, T., VILÀ, M., WALTHER, G.-R., WESTPHAL, C., WINTER, M., ZOBEL, M. AND SETTELE, J. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: How climate change and alien species interact to affect pollination. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. v. 85, n. 4, p. 777–795.

SHAFFER, D. 1999. The effects of dock shading on the seagrass *Halodule wrightii* in Perdido Bay, Alabama. Estuaries v. 22, n. 4, p. 936-943.

SHAFFER, J. A., DOTY, D. C., BUCKLEY, R. M., WEST, J. E. 1995. Crustacean community composition and trophic use og the drift vegetation habitat by juvenile splitnose rockfish *Sebastes diploproa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 123, p. 13-21.

SHEARS, N. T., ROSS, P. M. 2010. Toxic cascades: multiple anthropogenic stressors have complex and unanticipated interactive effects on temperate reefs. Ecol. Lett. v. 13, p. 1149–1159.

SHEPPARD BRENNAND, H., SOARS, N., DWORJANYN, S.A., DAVIS, A.R., BYRNE, M. 2010. Impact of ocean warming and ocean acidification on larval development and calcification in the sea urchin *Tripneustes gratilla*. PLoS ONE v. 5, n. 6: e11372. doi:10.1371/journal.pone.0011372.

SHIRAYAMA, Y., THORNTON, H. 2005. Effect of increased atmospheric CO_2 on shallow water marine benthos. J. Geophys. Res. v., 110, n. C09, p. 1-7. doi:10.1029/2004JC002618, 2005.

SIH, A., BELL, A., JOHNSON, J. C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends Ecol. Evol. v. 19, n. 7, p. 372-378.

SIH, A., FERRARI, M. C. O., HARRIS, D. J. 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. v. 4, n. 2, p. 367–387.

SIH, A. 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. Anim. Behav. v. 85, P. 1077-1088.

SIIKAVUOPIO, S. I. MORTENSEN, A., DALE, T., FOSS, A. 2007. Effects of carbon dioxide exposure on feed intake and gonad growth in green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. Aquaculture v. 266, n. 1-4, p. 97-101.

SMALL, D., CALOSI, P., WHITE, D., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S. 2010. Impact of medium-term exposure to CO_2 enriched seawater on the physiological functions of the velvet swimming crab *Necora puber*. Aquatic Biol. v. 10, p. 11-21.

SMALL, C., NICHOLLS, R. J. 2003. A global analysis of human settlement in coastal zones. J. Coastal Res. v. 19, n. 3, p. 584-599.

SOKOLOVA, I. M., FREDERICH, M., BAGWE, R., LANNIG, G., SUKHOTIN, A. A. 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. Mar. Eviron. Res. v. 79, p. 1-15.

SOLOMON, S. PLATTNER, G.-K., KNUTTI, R., FRIEDLINGSTEIN, P. 2009. Irreversible climate change due to carbon. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. v. 106, n. 6, p. 1704–1709.

SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., ALLEY, R.B., BERNTSEN, T., BINDOFF, N.L., CHEN, Z., CHIDTHAISONG, A., GREGORY, J. M., HEGERL, G. C., HEIMANN, M., HEWITSON, B., HOSKINS, B. J., JOOS, F., JOUZEL, J., KATTSOV, V., LOHMANN, U., MATSUNO, T., MOLINA, M., NICHOLLS, N., OVERPECK, J., RAGA, G., RAMASWAMY, V., REN, J., RUSTICUCCI, M., SOMERVILLE, R.,

STOCKER, T. F., WHETTON, P., WOOD, R. A., WRATT, D. 2007. Technical Summary. **In:** SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M., MILLER, H. L. (Ed.). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, USA: Cambridge University Press, 2007, p. 20-91.

SPICER, J. I., RAFFO, A., WIDDICOMBE, S. 2007. Influence of CO_2-related seawater acidification on extracellular acid-base balance in the velvet swimming crab *Necora puber*. Mar. Biol. v. 151, p. 1117-1125.

STYF, H. A., SKÖLD, H. N., ERIKSSON, S. P. 2013. Embryonic response to long-term exposure of the marine crustacean *Nephrops norvegicus* to ocean acidification and elevated temperature. Ecol. Evol. V. 3, n. 15, p. 5055–5065.

STRUCK, S. D., CRAFT, C. B., BROOME, S. W., SANCLEMENTS, M. D., SACCO, J. N. 2004. Effects of bridge shading on estuarine marsh benthic invertebrate community structure and function. Environ. Manage. v. 34, n. 1, p. 99–111.

STUMPP, M., WREN, J., MELZNER, F., THORNDYKE, M. C., DUPONT, S. T. 2011. CO_2 induced seawater acidification impacts sea urchin larval development I: Elevated metabolic rates decrease scope for growth and induce developmental delay. Comp. Biochem. Physiol., Part A. v. 160, n. 3, p. 331-340.

SUCKLING, C. C., CLARK, M. S., BEVERIDGE, C., BRUNNER, L., HUGHES, A. D., HARPER, E. M., COOK, E. J., DAVIES, A. J., PECK, L. S. 2014a. Experimental influence of pH on the early lifestages of sea urchins II: increasing parental exposure times gives rise to different responses. Invertebr. Reprod. Dev. v. 58, n. 3, p. 161-175.

SUGGETT, D. J., DONG, L. F., LAWSON, T., LAWRENZ, E., TORRES, L., SMITH, D. J. 2013. Light availability determines susceptibility of reef building corals to ocean acidification. Coral Reefs v. 32, p. 327-337.

SUNDAY, J. M., CALOSI, P., DUPONT, S. MUNDAY, P. L., STILLMAN, J. H., REUSCH, T. B. H. 2014. Evolution in an acidifying ocean. Trends Ecol. Evol. v. 29, n. 2, p. 117-125.

SUNDAY, J. M., CRIM, R. N., HARLEY, C. D. G., HART, M. W. 2011. Quantifying rates of evolutionary adaptation in response to ocean acidification. PLos ONE v. 6, n. 8: e22881. doi: 10.1371/journal.pone.0022881.

TALMAGE, S. C., GOBLER, C. J. 2009. The effects of elevated carbon dioxide concentrations on the metamorphosis, size, and survival of larval hard clams (*Mercenaria mercenaria*), bay scallops (*Argopecten irradians*), and Eastern oysters (*Crassostrea virginica*). Liminol. Oceanogr. v. 54, n. 6, p. 2072-2080.

TALMAGE, S. C., GOBLER, C. J. 2010. Effects of past, present, and future ocean carbon dioxide concentrations on the growth and survival of larval shellfish. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. v. 107, n. 40, p. 17246–17251.

TANIKAWA, R. H., POGGOTT, J. J., FERRAZ, S. F. B., MATTHAEI, C. D. 2017. Climate change and multiple stressors in small tropical streams. Hydrobiologia v. 793, p. 42-53.

TAYLOR, J. R., GILLEARD, J. M., ALLEN, M. C., DEHEYN, D. D. 2015. Effects of CO_2-induced pH reduction on the exoskeleton structure and biophotonic properties of the shrimp *Lysmata californica*. Sci. Rep. v. 5: 10608. doi: 10.1038/srep10608.

THE ROYAL SOCIETY. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide. London: The Royal Society, 2005. 57 p.

THOMAS, C. D., BODSWORTH, E. J., WILSON, R. J., SIMMONS, A. D., DAVIES, Z. G., MUSCHE, M., CONRADT, L. 2001. Ecological and evolutionary process at expanding range margins. Nature v. 411, p. 577-581.

THOMAS, K. V., FILEMAN, T. W., READMAN, J. W., WALDOCK, M. J. 2001. Antifouling paint booster biocides in the UK coastal environment and potential risks of biological effects. Mar. Pollut. Bull. v. 42, n. 8, p. 677-688.

TRENBERTH, K. E., JONES, P. D., AMBENJE, P., BOJARIU, R., EASTERLING, D., KLEIN TANK, A., PARKER, D., RAHIMZADEH, F., RENWICK, J. A., RUSTICUCCI, M., SODEN, B., ZHAI, P. 2007. Observations: Surface and Atmospheric Climate Change. **In:** SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M., MILLER, H. L. (Ed.). Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, USA: Cambridge University Press, 2007, p. 236-336.

TRUCHOT, J. P. 1979. Mechanisms of the compensation of blood respiratory acid-base disturbances in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). J. Exp. Zool. v. 210, n. 3, p. 407-416.

TRUCHOT, J. P. 1986. Changes in the hemolymph acid-base state of the shore crab, *Carcinus maenas*, exposed to simulated tidepool conditions. Biol. Bull. v. 170, n. 3, p. 506-518.

TOMPKINS, E. L., ADGER, W. N. 2004. Does adaptive management of natural resources enhance resilience to climate change? Ecol. Soc. v. 9, n. 2. Disponível em: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art10/> Acesso em: 03 mar. 2017.

TURRA, A. 2005. Reproductive behavior of intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura) in southeastern Brazil. Rev. Bras. Zool. v. 22, n. 2, p. 313-319.

TURRA, A., DENADAI, M. R., LEITE, F. P. P. 2005. Predation on gastropods by shell-breaking crabs: effects on shell availability to hermit crabs. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 286, p. 279-291.

TURRA, A., LEITE, F. P. P. 2003. The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 265, p. 155-163.

TUXBURY, S. M., SALMON, M. 2005. Competitive interactions between artificial lighting and natural cues during seafinding by hatchling marine turtles. Biol. Conserv. v. 121, n. 2, p. 311-316.

VERNBERG, W. B., VERNBERG, J. 1972. The synergistic effects of temperature, salinity, and mercury on survival and metabolism of the adult fiddler crab, *Uca pugilator*. Fish. Bull. v. 70, n. 2, p. 415-420.

VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J., MELILLO, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science v. 277, p. 494-499.

VOGEL, N., MEYER, F. W., WILD, C., UTHICKE, S. 2015. Decreased light availability can amplify negative impacts of ocean acidification on calcifying coral reef organisms. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 521, p. 49–61.

WALDBUSSER, G. G., SALISBURY, J. E. 2014. Ocean acidification in the coastal zone from an organism's perspective: multiple system parameters, frequency domains, and habitats. Annu. Rev. Mar. Sci. v. 6, p. 221-247.

WALLACE, R. B., BAUMANN, H., GREAR, J. S., ALLER, R. C., GLOBER, C. J. 2014. Coastal ocean acidification: The other eutrophication problem. Estuar. Coast. Shelf. S. v. 148, p. 1-13.

WALTHER, K., ANGER, K., PÖRTNER, H. O. 2010. Effects of ocean acidification and warming on the larval development of the spider crab *Hyas araneus* from different latitudes (54° vs. 79° N). Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 417, p. 159-170.

WALTHER, K., SARTORIS, F. J., BOCK, C., PÖRTNER, H. O. 2009. Impact of anthropogenic ocean acidification on thermal tolerance of the spider crab *Hyas araneus.* Biogeosciences v. 6, p. 2207–2215.

WATSON, S.-A., SOUTHGATE, P. C., TYLER, P. A., PECK, L. S. 2009. Early larval development of the Sydney rock oyster S*accostrea glomerata* under near-future predictions of CO_2-driven ocean acidification. J. Shellfish Res. v. 28, n. 3, p. 431-437.

WATSON, S.-A., LEFEVRE, S., MCCORMICK, M. I., DOMENICI, P., NILSSON, G. E., MUNDAY, P. L. 2014. Marine mollusc predator-escape behaviour altered by near-future carbon dioxide levels. Proc. R. Soc. B. v. 281, 20132377.

WHEATLY, M. G., HENRY, R. P. 1992. Extracellular and intracellular acid-base regulation in crustaceans. J. Exp. Zool. v. 263, p. 127-142.

WHITELEY, N.M. 2011. Physiological and ecological responses of crustaceans to ocean acidification. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 430, p. 257-271.

WICKINS, J. F. 1984. The effect of hypercapnic sea water on growth and mineralization in penaeid prawns. Aquaculture v. 41, p. 37-48.

WIDDICOMBE, S., NEEDHAM, H. R. 2007. Impact of CO_2-induced seawater acidification on the burrowing activity of *Nereis virens* and sediment nutrient flux. Mar. Ecol. Prog. Ser. v. 341, p. 111–122.

WIDDICOMBE, S., SPICER, J. I. 2008. Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. v. 366, n. 1-2, p. 187–197.

WIENS, J. J. 2016. Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. PLoS Biol. v. 14, n. 12, e2001104. doi: 10.1371/journal.pbio.2001104.

WOOD, H. L., SPICER, J. I., WIDDICOMBE, S. 2008. Ocean acidification may increase calcification rates, but at a cost. Proc. R. Soc. B. v. 275, p. 1767–1773.

YUE, C-F., WANG, T-T., WANG, Y-F., PENG, Y. 2009. Effect of combined photoperiod, water calcium concentration and pH on survival, growth, and moulting of juvenile crayfish (*Procambarus clarkii*) cultured under laboratory conditions. Aquac. Res. v. 40, p. 1243-1250.

ZEEBE, R. E., WOLF-GLADROW, D. CO_2 in Seawater: Equilibrium, Kinetics, Isotopes. 1. ed. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science, 2001, p. 360.

ZHANG, H., SHIN, P. K. S., CHEUNG, S. G. 2015. Physiological responses and scope for growth upon medium-term exposure to the combined effects of ocean acidification and

temperature in a subtidal scavenger *Nassarius conoidalis.* Mar. Environ. Res. v. 106, p. 51-60.

ZHENG, C., JESWIN, J., SHEN, K., LABLCHE, M., WANG, K., LIU, H. 2015. Detrimental effect of CO_2-driven seawater acidification on a crustacean brine shrimp, *Artemia sinica*. Fish Shellfish Immunol. v. 43, p. 181-190.

ZHOU, T., REBACH, S. 1999. Chemosensory orientation of the rock crab *Cancer irroratus*. J. Chem. Ecol. v. 25, n. 2, p. 315-329.

YANG, L. H., RUDOLF, V. H. W. 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. Ecol. Lett. v. 13, p. 1–10.