

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 04/08/2025.

TESE DE DOUTORADO

**PARTIÇÃO DE RECURSOS E DO NICHOS ISOTÓPICO
COMO MECANISMOS QUE POSSIBILITAM A
COEXISTÊNCIA DE ERMITÕES NO LITORAL NORTE DO
ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

Gabriel Fellipe Barros Rodrigues



Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)
Orientador: Antonio Leão Castilho

Botucatu
2023

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO – ZOOLOGIA

Defesa de Doutorado

**PARTIÇÃO DE RECURSOS E DO NICHOS ISOTÓPICO COMO
MECANISMOS QUE POSSIBILITAM A COEXISTÊNCIA DE ERMITÕES NO
LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO, BRASIL**

Gabriel Fellipe Barros Rodrigues

Orientador: Prof. Dr. Antonio Leão Castilho

**Tese apresentada ao Instituto de Biociências da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho” – UNESP – Câmpus Botucatu,
como parte dos requisitos para obtenção do título
de Doutor em Ciências Biológicas, Área de
concentração: Zoologia.**

Botucatu 2023

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA ANDRADE CRUZ E SANTOS-CRB

Rodrigues, Gabriel Fellipe Barros.

Partição de recursos e do nicho isotópico como mecanismos que possibilitam a coexistência de ermitões no litoral norte do estado de São Paulo, Brasil / Gabriel Fellipe Barros Rodrigues. - Botucatu, 2023

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

Orientador: Antonio Leão Castilho

Capes: 20400004

1. Caranguejos. 2. Sobrevivência. 3. Isótopos estáveis. 4. Competição (Biologia). 5. Conchas.

Palavras-chave: Caranguejos ermitões; Coexistência; Isótopos estáveis; Paguroidea; Redes de interação.

SUMÁRIO

<u>AGRADECIMENTOS</u>	<u>2</u>
<u>APRESENTAÇÃO</u>	<u>4</u>
<u>INTRODUÇÃO GERAL</u>	<u>10</u>
<u>CAPÍTULO I</u>	<u>27</u>
FUNCTIONAL DIVERSITY OF HERMIT CRAB – GASTROPOD SHELL INTERACTION: GASTROPOD SHELL PREDICTS HERMIT CRAB DIVERSITY	27
<u>CAPÍTULO II</u>	<u>28</u>
FORBIDDEN LINKS LEADS TO MORPHOLOGICAL MATCH BETWEEN HERMIT CRABS AND GASTROPOD SHELLS	28
<u>CAPÍTULO III</u>	<u>30</u>
ISOTOPIC NICHE ANALYSIS OF SYMPATRIC HERMIT CRABS (CRUSTACEA: ANOMURA) REVEALS NICHE PARTITIONING AMONG GENERALISTS CONSUMERS	30
<u>CONCLUSÃO GERAL</u>	<u>32</u>

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao professor Dr. Antonio Leão Castilho por abrir a porta de seu laboratório permitindo com que eu ingressasse numa nova etapa acadêmica. Agradeço demais pelo suporte e por sempre estar aberto e me apoiar ao máximo em todas as etapas e decisões durante essa jornada. Obrigado Tony.

Gostaria também de agradecer aos professores Dr. Vladimir Eliodoro Costa e Dr. Felipe Wanderley Amorim. Agradeço pela atenção e pelo comprometimento em me auxiliar em todas as análises, dúvidas e experimentos que certamente moldaram esta tese.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de doutorado (processo 2019/01287-8, FAPESP e 141593/2019-9, CNPq) sem as quais essa tese não se materializaria.

Aos meus inestimáveis colegas de laboratório: Isabela Moraes, Renan (Greg), Mateus Santos (Binho) e João Barioto pela convivência diária, por me auxiliarem nas coletas (especialmente a Isa que disse que não ia mais em nenhuma coleta e foi em literalmente todas), pelos grandes momentos da Zoologia que vivenciamos, pelo saudoso futebol de terça, pelo auxílio durante as aulas, pelos corriqueiros “sextou” durante a semana. Enfim, vocês tornaram tudo mais fácil e prazeroso. Aqui, não posso deixar de mencionar meu profundo agradecimento aos pais da Isabela por ceder a base de estudos durante as coletas, apelidada carinhosamente de UNESP Caraguá.

Aos demais integrantes do laboratório (LABIAQUA) também conhecido como “Laborantonio): Rhani, Rafaela, Giulia, Geslaine, Milena e todos os outros que compuseram ou ainda compõem essa incrível equipe. Especialmente agradeço a Rhani por nos acomodar em sua casa durante as coletas em Ubatuba

Aos exímios pescadores Djalma (Passarinho) e Oseás pela competência e auxílio durante as expedições de campo.

Agradeço à minha família, principalmente a meus pais Osni Rodrigues e Elizabete da Silva Barros Rodrigues, por todo apoio dado durante os anos da graduação e pós-graduação.

35 A minha companheira Danielle Hamae Yamauchi por estar comigo há
36 praticamente uma década. Obrigado pelo inestimável carinho, compreensão
37 e principalmente por acreditar em mim sempre.

38 Aos técnicos, funcionários e colegas do departamento de Zoologia e do
39 Centro de Isótopos Estáveis (CIE) que me auxiliaram nas mais diversas
40 formas.

41 Aos incontáveis amigos que fiz durante essa jornada, principalmente meus
42 colegas de sala que compõem o célebre grupo “Pererecos”, pela companhia
43 durante todos esses anos.

44 Por fim, gostaria de agradecer a todos que deixaram e ainda deixam um
45 legado positivo presente na minha vida.

APRESENTAÇÃO

Gostaria de apresentar brevemente nessa seção momentos que foram importantes para a concepção da ideia da minha presente tese. Espero que o leitor não se incomode com o pouco rigor acadêmico que os próximos parágrafos seguem e os entenda como uma forma de ‘descomplicar’ a ciência presente para potenciais leitores leigos.

A concepção da ideia que permeia esta tese se deu no final de 2018 enquanto eu estava analisando os últimos dados que iriam compor minha dissertação de mestrado. Durante o mestrado me propus a investigar como a comunidade de ermitões – crustáceos decápodes parentes dos caranguejos, camarões e lagostas – se alterou em um período de 20 anos. O local desse estudo foi a enseada de Ubatuba, localizada no município de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo. Para biólogos (como eu) apenas o fato de estudar como uma comunidade se altera (ou não) em um intervalo de tempo já é extremamente interessante e digno de esforço. Porém, tal enseada foi, e ainda é explorada comercialmente por pescadores cujo principal artefato pesqueiro são os barcos camaroeiros equipados com redes de arrasto. Essas redes causam distúrbios nas comunidades bentônicas (fauna que está em contato direto com o assoalho marinho) que residem na enseada.

Portanto, entender como os ermitões lidaram e lidam com o distúrbio causado pela pesca de arrasto foi uma experiência bastante interessante. No meu entendimento a principal mensagem transmitida em minha dissertação de mestrado, baseadas na análise criteriosa dos dados obtidos, foi que os ermitões “conseguiram” se manter na enseada e algumas espécies até mesmo prosperam. Dentre as espécies de ermitões capturadas, várias foram mais abundantes do que anteriormente registradas. Nesse caso, tudo indicava que:

os ermitões estavam coexistindo de forma estável e, portanto, competindo entre si pelos recursos disponibilizados naquele ambiente.

Coexistência estável é sem dúvida o tema central da presente tese, uma condição que ocorre quando espécies de uma comunidade coocorrem por um longo de tempo, sem que uma exclua competitivamente a outra. Muitas vezes a taxa de crescimento de uma população é limitada pela disponibilidade de recursos no ambiente. No caso dos ermitões – devido a seu abdome mole e sem calcificação – o principal recurso limitante é a disponibilidade de conchas vazias de moluscos (na maioria das vezes de gastrópodes). Essa interação se deu através de uma série de adaptações morfológicas que permitiram com que os ermitões ocupassem diversas conchas de moluscos e transformando-as muitas vezes em casas móveis.

Essa interação molda muitas vezes a dinâmica da comunidade de ermitões sendo que diversos trabalhos indicam uma partição de recursos intra e interespecífica. Dado que os ermitões não conseguem de maneira alguma remover gastrópodes vivos de suas conchas, tornando assim a disponibilidade de conchas limitada a uma curta janela de tempo. Muito há ainda a ser dito e investigado sobre essa singular interação que por sua vez é uma das mais fascinantes, possuindo poucas correspondentes na natureza.

Antes mesmo de surgir a ideia de realizar um doutorado, uma ferramenta em particular me chamou bastante atenção para estudar a estrutura de comunidades. Era 2017 e eu estava no XIII Congresso de Ecologia do Brasil realizado na Universidade Federal de Viçosa, campus Viçosa em Minas Gerais. Durante uma das mesas redondas, que entrei sem muita pretensão, foi me apresentado inúmeros casos em que a utilização de isótopos estáveis desvendava as várias facetas que tangem as interações ecológicas. Conforme as palestras iam se seguindo, lembrava dos burburinhos dos corredores do departamento de Zoologia (UNESP –

101 Botucatu) que o professor que viria a se tornar o orientador desta tese, estava
102 iniciando na época trabalhos com isótopos estáveis. Cerca de um ano depois
103 (fim de 2018), estava na sala do professor *Antonio Leão Castilho*, chamado
104 quase que exclusivamente de *Tony*, conversando sobre a possibilidade de
105 realizar um doutorado em seu laboratório.

106 Outra passagem que considero importante e relevante para entender o
107 que moldou esta tese, foi a ideia de aplicar redes de interação ecológica para
108 ermitões e conchas de gastrópodes. Pouco antes do carnaval de 2018 estava
109 cursando uma disciplina ofertada pelo PPG de Zoologia sobre a linguagem
110 de programação *R*, ministrada pelo professor *Felipe Wanderley de Amorim*.
111 Lembro claramente que um dos exemplos abordados foi a utilização de redes
112 de interação para investigar a interação entre beija-flores e plantas, nessa
113 hora, perguntei sobre a possibilidade de utilizar essa abordagem para o
114 modelo que estava estudando e quase que instantaneamente estávamos
115 discutindo o que viria a se tornar um dos capítulos dessa tese.

116 Por fim, destaco que tive a oportunidade de participar de várias
117 disciplinas, congressos, cursos e de colaborar com um grupo competente de
118 pesquisadores. Além disso, no final do doutorado tive o prazer de assumir
119 como professor bolsista a disciplina “Zoologia dos Metazoa Basais e
120 Lophotrochozoa” para o curso de Ciências Biológicas do Instituto de
121 Biociências de Botucatu (IBB).

122 Experiências de ensino, pesquisa e extensão desenvolvidas durante a
123 pós-graduação me deram confiança para, depois das expedições de campo e
124 de todo o longo e custoso trabalho laboratorial, trabalhar com prazer na
125 redação da tese e respectivos manuscritos. Portanto, a meta dessa tese foi
126 entender: se os ermitões que habitam a região estudada diferem entre si em
127 relação a seus traços funcionais e em relação as conchas que ocupam
128 (Capítulo I); se as espécies partilham seu recurso primordial de modo a

129 atenuar a competição (Capítulo II) ou se as espécies diferem o suficiente na
130 utilização de suas fontes alimentares (Capítulo III). Os capítulos estão
131 escritos em inglês visto que foram formulados visando a publicação em
132 periódicos científicos internacionais.

133 Desejo que seja uma leitura agradável.

134

RESUMO

Esta tese tem girar em torno da premissa que as espécies que competem entre si não demandam exatamente dos mesmos requisitos ecológicos, de maneira que desenvolvem mecanismos para evitar o processo de exclusão competitiva. Portanto, mesmo levando em conta as espécies que dependem dos mesmos recursos, estas devem diferir na utilização e preferência destes. Ao longo dos três capítulos que compõem esta tese, estudei como as diferentes espécies de ermitões lidam com o “enigma” da coexistência, dado que os mesmos disputam as conchas vazias de gastrópodes, as quais são consideradas recursos vitais para sua sobrevivência. No *Capítulo 1*, mostro que a diversidade de gastrópodes prediz a diversidade de ermitões, de forma que o aumento da variabilidade morfológica nas conchas é refletido na diversidade dos ermitões. No *Capítulo 2*, estudei os nichos isotópicos de espécies competidoras, revelando uma possível partição das fontes alimentares utilizadas pelos ermitões, ocupando assim diferentes níveis tróficos. Finalmente, no *Capítulo 3*, avanço na compreensão de quais processos influenciam a interação e até mesmo adequação das conchas ocupadas pelos ermitões, ao mostrar o padrão recorrente encontrado nas redes de interação entre ermitões e conchas de gastrópodes em que se observa uma modularidade, ou seja, diferentes subconjuntos de espécies de ermitões interagindo mais frequentemente com diferentes subconjuntos de espécies de conchas. Em conclusão, esta tese contribui para a elucidação dos mecanismos que permitem a coexistência estável de espécies com hábito de vida bastante similar, evitando assim a exclusão competitiva entre as espécies. De modo que tanto a partição das conchas disponíveis e das fontes alimentares podem propiciar a coexistência estável de várias espécies de ermitões.

Palavras-chave: Coexistência; isótopos estáveis; redes de interação; Paguroidea; caranguejos ermitões.

ABSTRACT

This thesis gravitates around the premise that competitor species do not necessarily have the same ecological requirements. As a result, they develop mechanisms to avoid competitive exclusion. Therefore, even when considering species that rely on the same resources, they should differ in their utilization and preference. Throughout the three chapters comprising this thesis, I have studied how different species of hermit crabs deal with the coexistence “enigma”, considering that they compete for empty gastropod shells, which are vital resources for their survival. In Chapter 1, I show that the diversity of gastropods predicts the diversity of hermit crabs, meaning that an increase in morphological variability in the shells was reflected in the hermit crab diversity. In Chapter 2, I studied the isotopic niches of competing species, revealing a potential partitioning of food sources used by hermit crabs, occupying different trophic levels. Finally, in Chapter 3, I advance the understanding of the processes that influence the interaction and even adequacy of shells occupied by hermit crabs. I address a recurring pattern found in the interaction networks between hermit crabs and gastropod shells, where modularity is observed. This means that different subsets of hermit crab species interact more frequently with different subsets of shell species. In conclusion, this thesis contributes to elucidate the mechanisms that enable stable coexistence of species with very similar lifestyles, thus avoiding competitive exclusion among species. Both the partitioning of available shells and food sources can facilitate the stable coexistence of multiple species of hermit crabs.

Keywords: Coexistence; stable isotopes; interaction networks; Paguroidea; hermit crabs.

INTRODUÇÃO GERAL

1. Enigma da coexistência de espécies similares

A vasta diversidade de organismos encontrados nos mais distintos ambientes nos leva a questionar como espécies tão similares, no contexto hábito de vida e função no ecossistema, conseguem coexistir sem que uma exclua competitivamente a outra (Chesson 2000, HilleRisLambers et al. 2012, Letten et al. 2017, Broekman et al. 2019). Tal questionamento se torna ainda mais enigmático quando pensamos em espécies que disputam recursos escassos e que muitas das vezes possuem um papel essencial para seu modo de vida.

Assim, a chamada “coexistência estável” exige que determinadas condições ocorram para que as diferentes espécies permaneçam presentes nas comunidades ecológicas. De forma geral, as espécies coexistem quando determinadas combinações ecológicas são atingidas, de forma a regular a abundância, estabilizando o crescimento das espécies abundantes e favorecendo o crescimento populacional das mesmas quando em baixa abundância, ou seja, quando rara (Chesson 2000). Vale ressaltar que “coexistência estável” difere de “coocorrência”, sendo que coexistência estável pode ser entendida como espécies em uma comunidade que coocorrem por longos períodos de tempo, onde há mecanismos que evitam a extinção de seus membros (Chesson 2000, Leibold & McPeck 2006, Letten et al. 2017). Já o termo ‘coocorrência’ é utilizado para espécies que estão em contato direto, mas não estão coexistindo, ou seja, eventualmente uma espécie será levada a extinção pela comunidade em que está inserida (Leibold & McPeck 2006, Siepielski & McPeck 2010).

Podemos destacar alguns fatores relevantes para a coexistência estável como: elevada competição intraespecífica; baixa competição interespecífica

e a partição de recurso entre as espécies. Para que ocorra coexistência entre espécies a competição intraespecífica deve ser maior que a competição interespecífica (Chesson 2000).

Dado a necessidade de delimitar as condições em que uma espécie se mantém presente em uma comunidade, a determinação do “nicho” que cada espécie ocupa nos permite entender os mecanismos que estruturam a comunidade. Se determinado hábitat oferecer condições em que a população de uma espécie permaneça sem imigração de fontes externas, tal ambiente é considerado próprio ao nicho da espécie. No entanto, se um ambiente não propiciar essas condições o oposto ocorre, podendo levar a extinção da espécie (Holt 2009). Contudo, é necessário entender qual ou quais das definições de nicho iremos seguir para uma melhor compreensão da tese.

CONCLUSÃO GERAL

Ao longo dos três capítulos que compõem esta tese, estudei quais as foram os possíveis fatores que permitem com que os ermitões habitem de maneira estável o mesmo local, bem como quais foram as consequências ecológicas desses mecanismos. Tendo em vista a característica única da interação de ermitões com as conchas vazias de gastrópodes conseguimos observar, mensurar e agregar novas informações sobre a partição de conchas entre as espécies de ermitões. Da mesma forma, demos um passo adiante ao elucidar quais processos ditaram, na maioria das vezes, essa singular interação. Ao que tudo indica os processos baseados em nicho, ou seja, aqueles que levam em conta os traços funcionais das espécies foram mais importantes para prever o padrão encontrado do que os processos neutros, ou seja, a própria abundância das espécies. Essas informações mostram quão distinta é a ocupação de conchas por ermitões quando comparado a outros tipos de interação, pois tal padrão é geralmente encontrado para interações mutualísticas, onde houve uma coevolução entre ambos lados da interação (Chomicki et al., 2019; Hembry et al., 2018; Thompson et al., 2013). Dessa forma obtemos novas informações sobre redes unilaterais comensalistas (metabiosis) pouco abordadas nos estudos de redes ecológicas. Além do mais, trouxemos novas informações sobre a visão comumente aceita dos ermitões como unicamente onívoros e generalistas (Hazlett, 1981; Kellogg, 1977; Lancaster, 1988). As diferentes espécies de ermitões estavam ocupando diferentes “porções” do nicho isotópica presente na comunidade, indicando possivelmente uma distinção nas fontes alimentares acessadas pelas diferentes espécies.

No primeiro capítulo, detalhamos a relação bastante conhecida, porém surpreendentemente pouco testada, entre a diversidade de gastrópode e a diversidade de ermitões. Como se esperava, locais que apresentaram uma maior diversidade de gastrópodes também apresentou uma maior diversidade de ermitões. A utilização de diferentes índices de diversidade corroborou com a robustez encontrada, à medida que incorporamos mais informações nos índices de diversidade, como a abundância das espécies e os dados morfológicos, a relação se mostrou mais ajustada. Ainda, as variáveis morfológicas dos ermitões, que podem ser entendidas como traços funcionais e refletem suas funções no ecossistema, apresentaram uma certa sobreposição entre as espécies estudadas. Assim como os traços funcionais das conchas que ocuparam.

No segundo capítulo, mostramos que a interação de ermitões com as conchas de gastrópode era modulada pelo ajuste morfológico entre o tamanho corpóreo dos ermitões

e a abertura das conchas. Divergindo do que é esperado para redes não mutualísticas, as quais a abundância das espécies influencia muito mais na frequência de interação do que as características funcionais dos indivíduos. Corroborando com o padrão modular recorrente encontrado nas redes de ermitões e conchas de gastrópodes, dando um passo adiante na compreensão desse tipo de interação.

No terceiro capítulo, mostramos que as diferentes espécies de ermitões variam em relação a sua assinatura isotópica, indicando que além de particionarem seu recurso vital (conchas) também pode ocorrer uma segregação nas fontes alimentares. Visto que as diferentes espécies de ermitões estavam ocupando diferentes níveis tróficos na comunidade estudada, variando de consumidores secundários a consumidores terciários.

Em conclusão, acredito que essa tese contribui para o entendimento dos mecanismos que possibilitam a coexistência de espécies ecologicamente similares. Além disso, propomos novas abordagens para o estudo da ocupação de conchas por ermitões sob a luz das redes ecológicas, a qual ainda está muito restrita as regiões sul e sudeste da costa brasileira. Também, é promissor incorporar mais “eixos” que constituem o nicho das espécies para elucidar sua importância sob o referencial teórico da abordagem moderna de coexistência. Espero que esta tese estimule novas pesquisas sobre esta singular e fascinante interação na natureza.

Fim.

Referências

- Chomicki, G., Weber, M., Antonelli, A., Bascompte, J., & Kiers, E. T. (2019). The Impact of Mutualisms on Species Richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(8), 698–711. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.03.003>
- Hazlett, B. A. (1981). The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.000245>
- Hembry, D. H., Raimundo, R. L. G., Newman, E. A., Atkinson, L., Guo, C., Guimarães, P. R., & Gillespie, R. G. (2018). Does biological intimacy shape ecological network structure? A test using a brood pollination mutualism on continental and oceanic islands. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1160–1171. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12841>

- 852 Kellogg, C. W. (1977). Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biological*
853 *Bulletin*, 153(1), 133–144.
- 854 Lancaster, I. (1988). *Pagurus bernhardus* (L.)-An introduction to the natural history of
855 hermit crabs. *Field Studies*, 7, 189–238.
- 856 Thompson, A. R., Adam, T. C., Hultgren, K. M., & Thacker, C. E. (2013). Ecology
857 and evolution affect network structure in an intimate marine mutualism. *American*
858 *Naturalist*, 182(2). <https://doi.org/10.1086/670803>.
- 859



unesp 

 **IB** Instituto de
Biotecnologia
Unesp Botucatu

 **FAPESP**

Processo nº 2019/01287-8