



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

FREDERICO ALEKHINE CHAVES GARCIA

DIFERENCIAÇÃO ECOLÓGICA EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS*
(CRUSTACEA: DECAPODA: ANOMURA) DE ACORDO COM TRAÇOS
COMPORTAMENTAIS

FORTALEZA
2020

FREDERICO ALEKHINE CHAVES GARCIA

DIFERENCIAÇÃO ECOLÓGICA EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS*
(CRUSTACEA: DECAPODA: ANOMURA) DE ACORDO COM TRAÇOS
COMPORTAMENTAIS

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Aquática e Biogeoquímica.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Carla Ferreira Rezende.

Coorientador: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- G199d Garcia, Frederico Alekhine Chaves.
Diferenciação ecológica em *Clibanarius symmetricus* (Crustacea: Decapoda: Anomura)
de acordo com traços comportamentais / Frederico Alekhine Chaves Garcia. – 2020.
73 f. : il. color.
- Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de
Pós-graduação em Engenharia Civil, Fortaleza, 2020.
Orientação: Profa. Dra. Carla Ferreira Rezende .
Coorientação: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.
1. Variabilidade comportamental. 2. Micro-habitat. 3. Especialização individual. I. Título.

CDD 600

FREDERICO ALEKHINE CHAVES GARCIA

DIFERENCIAÇÃO ECOLÓGICA EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS*
(CRUSTACEA: DECAPODA: ANOMURA) DE ACORDO COM TRAÇOS
COMPORTAMENTAIS

Tese submetida à Coordenação do programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Aquática e Biogeoquímica.

Aprovada em: 30/01/2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a Dr^a. Carla Ferreira Rezende (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^a. Dr^a. Cristiane Xerez Barroso
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^a. Dr^a. Luisa Resende Manna
Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ)

Dr. Rafael Rios Moura
Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)

Prof^a. Dr^a. Andrea Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará (UECE)

A Deus.
À minha família.
Aos meus amigos.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo.

À toda minha família, por todo apoio.

À minha orientadora Carla, por toda paciência e ensino.

À Cynthia, pelo ensinamento e momentos de alegria.

Ao Lorenzo, pelo auxílio no caminhar da Pós-Graduação.

Ao professor Roberto, por todo ensinamento e apoio desde a graduação.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais que me ensinaram ao longo dos anos.

Aos membros de todas as bancas que participei, por todas as críticas sugestões.

Aos que conheci durante a graduação (Amanda, Delano, Duillys, Mayara, Stelamaris, João Victor, Lívia, Bruno, Evanildo, Jussiara, Leonardo e Marcos), período de encantamento pelas ciências biológicas.

Aos que conheci durante o mestrado (Keilo, Victor, Talita, Raphaela, Lucas, Marcelo e Danilo), pelas primeiras aventuras no mundo da pós-graduação.

Aos que conheci durante o doutorado (Tamara, Felipe, Francimeire, Livânio, Maria Rita, Daniel, Amanda, Joaquim, Natanael, Thais, Bárbara, Sérgio, Thabata, Marcela, Sarah, Hélio e Gesuína) por todos os momentos vividos, risos frequentes e dores compartilhadas.

Ao senhor Valdenor, por todas as conversas e ensinamento.

Ao Ronaldo e toda comunidade do Cumbe, em Aracati, pelo acolhimento e disponibilidade em me ajudar.

À EEM Governador Adauto Bezerra, pelo apoio a mim durante esses anos de estudo.

“ -Quem estará nas trincheiras ao teu lado?
- E isso importa?
- Mais do que a própria guerra.”
(Ernest Hemingway).

RESUMO

A seleção natural atua na variabilidade dos traços comportamentais, de forma que, indivíduos com diferentes níveis de atividade comportamental podem escolher diferentes recursos, como microhabitat, alimento e parceiros reprodutivos. Por isso, a variabilidade nos traços comportamentais pode levar a diferenciação do nicho ecológico entre os indivíduos de uma mesma população. O presente estudo analisou a variabilidade intraespecífica na preferência por microhabitat em *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840) Crustacea: Anomura. Para responder a esse objetivo, a tese foi dividida em três capítulos, no seguinte formato: Parte inicial (introdução, modelo de estudo, coleta e procedimentos de laboratório); manuscritos (capítulos I, II e III) e Considerações finais. O capítulo I teve como objetivo verificar a influência do tempo de cativeiro no nível de atividade de *C. symmetricus*. Foram observados 60 indivíduos em dois períodos: imediatamente após a captura (período inicial) e após 30 dias de cativeiro (período final). Os traços comportamentais observados foram ousadia e exploração. A ousadia foi inferida a partir do tempo de re-emergência do animal após ser manuseado e a exploração foi calculada como o tempo de movimentação do animal pela arena. A duração da exploração diminuiu de forma significativa após o cativeiro, demonstrando a sua influência nesse comportamento, o que não foi observado com o tempo de re-emergência. Dessa maneira, o tempo de cativeiro influenciou de forma significativa o nível de atividade de *C. symmetricus*. O capítulo II teve como objetivo analisar a relação entre risco de predação e consistência comportamental na ousadia e exploração em *C. symmetricus*. Foram feitos dois experimentos, com um total de 140 indivíduos, observando-se a ousadia e tempo de movimentação de indivíduos capturados em quatro substratos diferentes (“areia”, “lama”, “banco de ostra” e “lama com raiz”). Em relação ao substrato, indivíduos mais ousados e com maior tempo de exploração foram coletados em “areia” e “lama” e os indivíduos reativos foram mais coletados em “banco de ostra” e “lama com raiz”, o que indica uma relação entre o nível de atividade e ocupação de microhabitat. Indivíduos com diferentes níveis comportamentais podem escolher diferentes microhabitat, indicando plasticidade comportamental. Essa escolha foi relacionada ao risco de predação a qual cada tipo de substrato está associado. Dessa maneira, foi possível estabelecer a relação entre plasticidade comportamental e risco de predação. O capítulo III relacionou a plasticidade comportamental e especialização individual na

escolha de microhabitat. Para esse capítulo, foram utilizados dados de traços comportamentais e escolha de microhabitat de 60 indivíduos. Foi constatada elevada especialização individual na população, sugerindo variabilidade nos nichos individuais como forma de diminuir a competição intraespecífica. Concluiu-se que a escolha de micro-habitat, aspecto importante da ecologia de *C. symmetricus*, está relacionada aos traços comportamentais dos indivíduos. Desse modo, a variação interespecífica nos traços comportamentais contribuiu para o aumento da especialização individual na população, com a população apresentando indivíduos especialistas e generalistas. Portanto, verificou-se que o estudo de variações individuais contribuiu para o entendimento da dinâmica populacional da espécie.

Palavras-chave: Variabilidade comportamental. Preferência por micro-habitat. Especialização individual.

ABSTRACT

Variation in behavioural traits is a raw in which natural selection acts, because individuals with diferente levels of behavioural activity may choose diferente resources, like microhabitat, food and reproductive partner. This variation may lead to differentiation of ecological niche between individuals in a same population. Thus, this research analyzed the intraespecific variation in microhabitat preference in *Clibanarius symmetricus*. Chapter I verified influence of captivity time in activity level in *C. symmetricus*. 60 individuals were observed for boldness and exploration in two periods: initial (right after thay have been collected) and final (after 30 days of captivity). Boldness was estimated from the time that na individual spent to re-emerge after being manipulated. Exploration was calculated as the time individual spent moving around the arena. Exploration decreased after captivity time, but boldness did not change. We concluded that activity level was influenced by captivity time. Chapter II analyzed relation between predation risk and behavioural variability in boldness and exploration in *C. symmetricus*. 140 individuals were collected in four diferente substrates (“sand”, “mud”, “oyster bank” and “mud with root”) were observed for boldness and movement. Individuals collected in sand and mud had higher level of activity, which indicates a relation between acitivity level and microhabitat occupancy. This corroborrates the idea that individuals with different behavioural levels may choose diferente microhabitat and lead to an ecological differentiation. Individuals showed high behavioural plasticity, so that they could adapt to environment with constant changes. It was possible to identify relation between behavioural plasticity and predation risk. Chapter III related behavioural plasticity with individual specialization in microhabitat. It was used data of behavioural traits and microhabitat preference from 60 individuals. It was verified high level of individual specialization. This indicates a variation in individual niches in order to reduce intraespecific competition. We concluded that microhabitat’s preference, an important aspect of *C. symmetricus* ecology, is related to individuals behavioural traits. Interspecific variability in behavioural traits contributed to the increase in individual specialization, with population containing specialists and generalists individuals. Therefore, we verified that the study individuals variations contributed to the understanding of population dynamic of the specie.

Keywords: Behavioural variability. Microhabitat preference. Individual specialization.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	– Espécime de <i>Clibanarius symmetricus</i> coletado no estuário do rio jaguaribe.....	19
Figura 2	– Estuário do rio Jaguaribe, na sub-bacia do baixo Jaguaribe, Ceará Brasil.....	20
Figura 3	– Tipos de substratos encontrados no manguezal do rio Jaguaribe (A) “areia”, (B) “lama”, (C) “lama com raiz”, (D) “banco de ostra”.....	21
Figura 4	– Arena onde foram realizados testes comportamentais.....	22
Figura 5	– Variação da média do tempo de re-emergência individual de <i>C. symmetricus</i> , coletados no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil nos dois períodos analisados.....	27
Figura 6	– Variação da média do tempo de movimentação individual de <i>C. symmetricus</i> , coletados no estuário do rio Jaguaribe, Ceará, Brasil, nos dois períodos analisados.....	28
Figura 7	– Desvio padrão residual dos tempos de movimentação e de re-emergência nos períodos inicial e final em indivíduos de <i>C. symmetricus</i> coletados no estuário do rio Jaguaribe.....	28
Figura 8	– Correlação entre ousadia e o tempo de movimentação em <i>C. symmetricus</i> coletados no estuário do rio Jaguaribe.....	29
Figura 9	– Histogramas de repetibilidade estimada (r) para o Modelo Linear Generalizado de Efeito Misto. As variáveis preditoras de efeito fixo: ano de amostragem, sexo, área do cefalotórax e tipo de substrato Variável aleatória: identidade do indivíduo. O tempo de re-emergência (A) e a raiz quadrada da duração da exploração (B) foram colocados como variáveis respostas.....	41
Figura 10	– (A) Relação entre tempo de re-emergência e duração exploração (B) Diferença no tempo de re-emergência individual 2016 e 2017..	42
Figura 11	– Duração de exploração entre os substratos.....	43

Figura 12 – Frequência individual do uso de diferentes tipos de substratos por <i>C. symmetricus</i> em experimento.....	57
Figura 13 – Correlação do tempo de movimentação com frequência no uso do substrato areia em <i>C. symmetricus</i>	58
Figura 14 – Correlação da sobreposição do nicho individual/populacional com tempo de re-emergência em <i>C. symmetricus</i>	60
Figura 15 – Especialização individual na preferência por substrato em <i>C. symmetricus</i> coletados no estuário do rio Jaguaribe.....	60
Figura 16 – Especialização individual em <i>C. symmetricus</i> de acordo com o sexo a classe de tamanho, sexo e o substrato de origem.....	61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Datas das coletas e suas relações com os capítulos da tese.....	21
Tabela 2 – Repetibilidade do tempo de re-emergência de <i>C. symmetricus</i> , coletados no estuário do rio Jaguaribe, nordeste do Brasil.....	29
Tabela 3 – Comparações entre modelos lineares generalizados de efeito misto para o tempo de re-emergência (em cinza) e para a raiz quadrada da duração de exploração (em branco) em <i>Clibanarius symmetricus</i> . Identidade individual foi incluída como variável aleatória. Os preditores são duração de exploração (DE), área do cefalotórax (AC), sexo (SX), tipo de substrato (TS) e ano de amostragem (A). Os melhores modelos estão realçados em negrito e itálico.....	43
Tabela 4 – Resultados do melhor Modelo Linear Generalizado de Efeito Misto para o tempo de re-emergência (em cinza) e raiz quadrada da duração de exploração (em branco). A identidade individual e dia de amostragem foram incluídos como variáveis aleatórias em ambos os modelos.....	45
Tabela 5 – Modelo linear generalizado de efeito misto entre Ba (Índice padronizado de amplitude de nicho de Levins) e Tamanho, Peso, Sexo e Substrato de origem em <i>C. symmetricus</i> coletados no estuário do rio Jaguaribe.....	59
Tabela 6 – Modelo linear generalizado de efeito misto entre PSI (sobreposição do nicho individual e nicho populacional) e Tamanho, Peso, Sexo e Substrato de origem em <i>C. symmetricus</i> coletados no estuário do rio Jaguaribe.....	60

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	MODELO DE ESTUDO.....	18
3	COLETA.....	20
3.1	Área de coleta.....	20
3.2	Descrição das coletas.....	20
4	PROCEDIMENTOS DE LABORATÓRIO.....	22
5	CAP I - INFLUÊNCIA DO TEMPO DE CATIVEIRO NO NÍVEL DE ATIVIDADE EM <i>CLIBANARIUS SYMMETRICUS</i>	23
6	CAP. II – OUSADIA E EXPLORAÇÃO EM <i>CLIBANARIUS SYMMETRICUS</i> EM UM CONTEXTO DE RISCO DE PREDACÃO.....	35
7	CAP. III – RELAÇÃO ENTRE VARIABILIDADE COMPORTAMENTAL E ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM <i>CLIBANARIUS SYMMETRICUS</i>	53
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67
	REFERÊNCIAS.....	68

1 INTRODUÇÃO

Os traços comportamentais de um indivíduo são aspectos do fenótipo que respondem rapidamente às mudanças ambientais. A alta plasticidade desses traços representa uma vantagem em ambientes com mudanças constantes (Dall *et al.*, 2012). Dessa maneira, espera-se que haja uma seleção em direção a uma resposta ótima de acordo com as variações ambientais (Dingemanse *et al.*, 2009; Nicolaus *et al.*, 2015). Apesar disso, a consistência comportamental pode ser favorecida, fazendo com que a população não apresente otimização dos traços comportamentais (Briffa *et al.*, 2015). Isso ocorre primeiro porque a plasticidade comportamental pode não ser energeticamente benéfica devido a seus custos e limites, tornando-se um gasto desnecessário de energia em ambientes pouco variáveis (Komers, 1996; Sih *et al.*, 2004; Sih *et al.*, 2012). Por exemplo, quando os genes que promovem a plasticidade estão ligados a genes que expressem características de baixo sucesso adaptativo (DeWitt *et al.*, 1998) ou quando a aquisição de informações do ambiente pode ser muito arriscada e não compensar energeticamente para o indivíduo obtê-las (Carter *et al.*, 2013). Além disso, a consistência comportamental pode ser adaptativa em algumas populações (Sih, Bell, 2008; Bergmuller, Taborsky, 2010; Goulet *et al.*, 2017).

Como a seleção natural atua no conjunto de fenótipos apresentados pelo indivíduo, os traços comportamentais podem estar correlacionados na população, formando diferentes tipos comportamentais (Bell *et al.*, 2009). Por exemplo, a ousadia e o nível de exploração são traços comportamentais que podem estar correlacionados, formando o tipo comportamental proativo (mais ousado e agressivo) e o tipo comportamental reativo (menos ousado e agressivo) (Vindas *et al.*, 2017). Quando esses tipos comportamentais presentes na população são consistentes ao longo de situações ecológicas, ocorre uma síndrome comportamental (Stamps, Grothuis, 2010).

A coexistência de diferentes tipos de comportamentos pode ser selecionada de acordo com a teoria do jogo evolutivo (Bergmuller *et al.*, 2010). Nesse caso, o fitness de um comportamento é inversamente proporcional à sua frequência, de modo a reduzir os custos de uma possível competição intraespecífica (Bergmüller, Taborsky, 2010). A manutenção da coexistência de diferentes comportamentos em uma mesma população ocorre de duas maneiras: todos os indivíduos têm a mesma probabilidade de realizar qualquer ação em um determinado instante (maior

variabilidade intraindividual) ou uma proporção fixa dos indivíduos pode realizar consistentemente apenas um tipo de ação (menor variabilidade intraindividual) (Bergmüller, Taborsky, 2007). Essa segunda opção ocorreria quando os custos de mudança comportamental excedem os benefícios de se evitar a competição intraespecífica (Bergmüller, Taborsky, 2007). Caso essas diferenças comportamentais entre os indivíduos se mantenham constantes ao longo de diferentes situações ecológicas, origina-se a personalidade (Briffa, Weiss, 2010).

A personalidade tem sido registrada em diferentes grupos taxonômicos (Gosling, 2001; Carere, Eens, 2005), como peixes (Budaev, 1997), insetos (Jandt *et al.*, 2014), cefalópodes (Sinn *et al.*, 2001) e crustáceos (Briffa, 2008). Estudos de comportamento e personalidade são comuns em ermitões, devido a sua baixa mobilidade, ao seu fácil manuseio e à possibilidade de realização de experimentos simples (Gherardi *et al.*, 2012). Há trabalhos que relacionam personalidade com aquisição de conchas (Briffa, 2013), com traços de história de vida, como fecundidade (Bridger *et al.*, 2015); comparam ousadia entre diferentes situações ecológicas (Briffa, Twyman, 2010; Briffa *et al.*, 2013) e correlacionam diferentes traços comportamentais (Briffa, Elwood, 2001; Mowles *et al.*, 2012; Courtene-Jones, Briffa, 2014).

A presença de personalidade tem algumas implicações ecológicas na população, como a constante diferenciação dos indivíduos em relação ao uso do habitat (Wilson, 1998; Kobler, 2009), capacidade de dispersão (Duckworth, 2008) e ao comportamento de forrageio (Sih *et al.*, 2004). Com essa alteração na dinâmica de exploração de habitat, ocorrem mudanças na intensidade das interações bióticas, já que indivíduos com tipos comportamentais semelhantes terão maior chance de escolherem o mesmo habitat e interagirem (Sih *et al.*, 2012). Dessa maneira, a constante variabilidade interindividual nos traços comportamentais pode levar a uma diferenciação de nichos ecológicos das populações (Careau *et al.*, 2008).

Além disso, indivíduos coespecíficos podem apresentar variabilidade significativa em relação aos seus nichos (Zaccarelli *et al.* 2013), formando um subgrupo restrito do nicho populacional (Van Valen, 1975). Assim, o nicho de uma população (do inglês *Total Niche Width* - TNW) deve ser representado como a soma do componente intraindividual (do inglês *Within Individual Component* - WIC), que representa o tamanho do nicho individual, e do componente interindividual (do inglês *Between Individual Component* - BIC), que representa a diferença entre os nichos individuais (Bolnick *et al.*, 2002).

O componente interindividual, importante para o processo da seleção natural (Araújo *et al.*, 2011), pode ser explicado por três fatores: (i) a variabilidade fenotípica entre os indivíduos leva-os a detectar e utilizar os recursos de maneiras diferentes (Bolnick *et al.*, 2007). Por exemplo, no contexto de forrageamento, dois indivíduos podem ter diferentes habilidades para capturar as presas, levando a diferentes preferências alimentares; (ii) dois organismos utilizam critérios diferentes para estabelecer qual é o melhor recurso (Schoener, 1971). Por exemplo, ao utilizar um substrato, um indivíduo prioriza aquele mais rico em alimento e outro indivíduo prefere aquele livre de predadores; (iii) quando existe competição por interferência, alguns indivíduos asseguram as áreas com os melhores recursos. Por exemplo, em espécies de pássaros territorialistas, indivíduos mais agressivos tendem a ficar com os melhores recursos (Sol *et al.*, 2005).

Quando o componente interindividual representa a maior parte do tamanho do nicho total da população, isso significa que o nicho individual é substancialmente menor que o nicho populacional, processo denominado de especialização individual (Bolnick *et al.* 2003). Desse modo, uma população generalista pode ser constituída por vários indivíduos especialistas, que não realizam todo o nicho populacional possível. Como a especialização individual é a relação entre o nicho individual e o nicho populacional, ela pode ser quantificada de acordo com a relação WIC/TNW (Bolnick *et al.*, 2002).

Há duas maneiras de aumentar o nível de especialização individual: o componente interindividual aumenta, mas o nicho total permanece o mesmo, ou o nicho total aumenta e o componente interindividual permanece o mesmo. Em ambos os casos, a relação WIC/TNW diminui, levando a um aumento da especialização individual (Snowberg *et al.*, 2015). De acordo com a hipótese de variação de nicho (Niche Variation Hypothesis - NVH), a primeira maneira descrita é mais comum, principalmente se os indivíduos possuem uma variabilidade morfológica maior (Van Valen, 1965).

Essa variação na especialização individual ocorre devido à quantidade de recurso disponível (Svanback, Bolnick, 2007) e às interações bióticas (Bolnick *et al.*, 2010). Por exemplo, a competição interespecífica leva a uma restrição do nicho total de uma população e conseqüentemente a uma diminuição do nível de especialização individual (Costa *et al.* 2015; Araújo *et al.*, 2011), enquanto a competição intraespecífica leva a um aumento desse nível (Svanback, Bolnick, 2005). Já a

predação interfere na abundância dos indivíduos e no seu comportamento, podendo levar tanto a um aumento quanto uma diminuição da especialização individual (Werner et al., 1983; Coleman, Wilson, 1998; Ingram *et al.*, 2011).

A variação na especialização individual é mensurada principalmente em relação ao recurso trófico (Bolnick *et al.*, 2003). Geralmente utiliza-se a análise de conteúdo estomacal, o que dificulta que um mesmo indivíduo seja amostrado várias vezes em diferentes situações ecológicas. Desse modo, a variação na especialização individual pode não ser decorrente de fatores ecológicos, mas da própria variabilidade entre os indivíduos amostrados nas diferentes situações. Portanto, é importante a utilização de métricas que permitam sucessivas mensurações do mesmo indivíduo, como a preferência por habitat e a variação nos traços comportamentais. (Dall *et al.*, 2012). A variação interindividual dos traços comportamentais pode levar a uma diferença interindividual na capacidade de exploração do nicho. Dessa maneira, a personalidade pode estar relacionada ao aumento da especialização individual em uma população.

A tese será desenvolvida da seguinte maneira: Parte inicial (introdução, modelo de estudo, coleta e procedimentos laboratoriais); Capítulo I - INFLUÊNCIA DO TEMPO DE CATIVEIRO NO NÍVEL DE ATIVIDADE EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS* (manuscrito a ser submetido na revista *Journal of Crustacean Biology*). O objetivo desse capítulo foi verificar a influência do tempo de cativeiro no nível de atividade de *C. symmetricus* Capítulo II - OUSADIA E EXPLORAÇÃO EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS* EM UM CONTEXTO DE RISCO DE PREDACÃO (manuscrito em revisão na revista *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*). O objetivo desse capítulo foi analisar a relação entre risco de predação e consistência comportamental na ousadia e exploração em *C. symmetricus*. Capítulo III - RELAÇÃO ENTRE VARIABILIDADE COMPORTAMENTAL E ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS* (manuscrito a ser submetido na revista *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*). O objetivo desse capítulo foi relacionou a plasticidade comportamental e especialização individual na escolha de micro-habitat; e Considerações finais.

2 MODELO DE ESTUDO

O grupo Anomura é uma infraordem de Crustacea, que possui ampla distribuição no mundo. Esses organismos são tipicamente marinhos, mas várias espécies apresentam adaptações fisiológicas para ambientes terrestres e semi terrestres (Turra, Denadai, 2002). Por isso, esses crustáceos têm ampla distribuição nas regiões entre marés (Reese, 1969).

Alguns dos representantes, conhecidos popularmente como caranguejos ermitões, não têm carapaça calcificada para proteger o abdômen, e utilizam conchas de gastrópodes ou outros objetos para evitar sua predação e criar um microclima favorável (Briffa, Mowles, 2008). Por isso, essas conchas representam um recurso importante para a ecologia desses animais, havendo competição para a utilização de conchas mais adequadas a cada indivíduo (Hazlett, 1981a). A maioria dos ermitões é considerada generalista, alimentando-se de detritos, algas, restos de animais mortos e através de filtração (Tran, 2014). Eles utilizam principalmente odores para localizar possíveis alimentos (Tran, 2015), interagir com coespecíficos (Rittschoff *et al.*, 1992) ou perceber a aproximação de predadores (Briffa *et al.*, 2008).

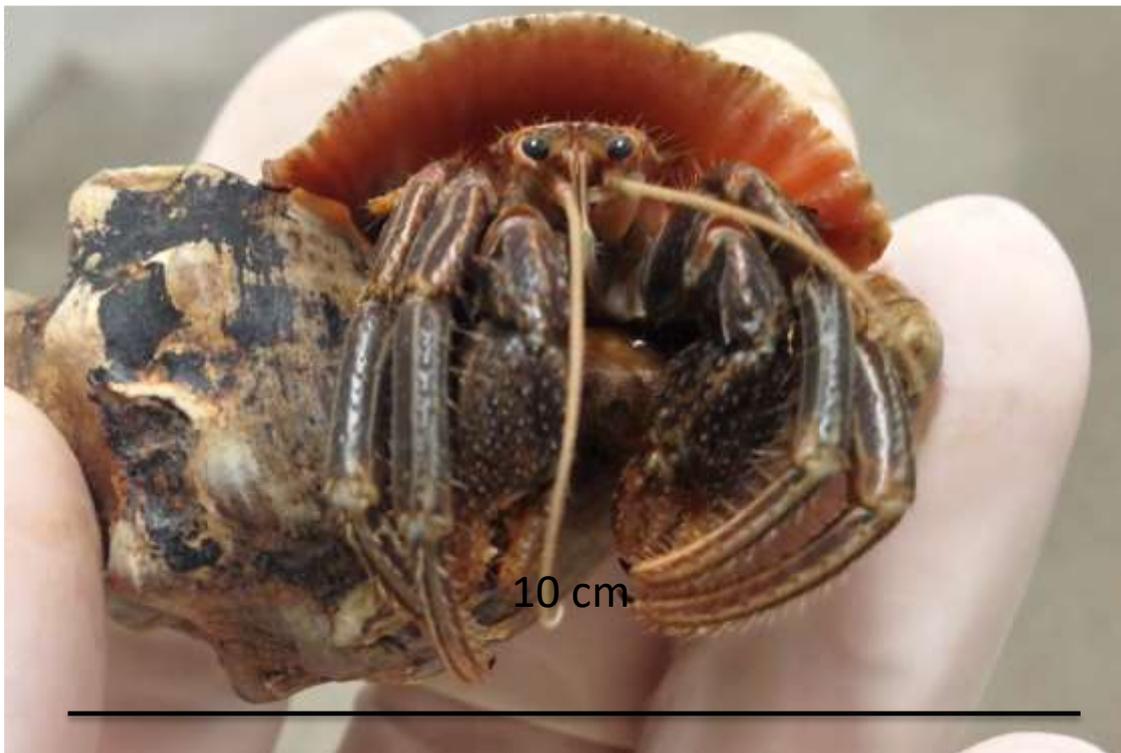
Devido ao hábito bentônicos, o substrato interfere em situações importantes para o seu modo de vida, como alimentação (Benvenuto *et al.*, 2003; Hamasaki *et al.*, 2015) e movimentação (Hazlett, 1981b; Gherardi, 1990). Por isso, os ermitões podem ter preferências diferentes por substratos de acordo com as situações ecológicas (Turra, Denadai, 2002; Gorman *et al.*, 2015). O substrato pode ser considerado a variável em microescala mais importante para determinar a distribuição dos ermitões (Pallas *et al.*, 2006). Diferenças individuais no comportamento podem levar a preferências por diferentes substratos. Por exemplo, indivíduos menos ativos, que passam a maior parte do tempo enterrados, preferem substratos que são facilmente escavados, como areia (Rebach, 1974) e lama (Turra, Denadai, 2002).

Estudos de comportamento são comuns em ermitões, devido a sua baixa mobilidade, ao seu fácil manuseio e à possibilidade de realização de experimentos simples (Gherardi *et al.*, 2012). Destacam-se trabalhos sobre preferência por concha (Osorno *et al.*, 1998; Turra, Leite, 2003; Tricarico, Gherardi, 2007) e competição por concha (Abrams *et al.*, 1986; Hazlett, 1996; Elwood *et al.*, 2006). Estudos de personalidade em ermitão são mais recentes. Há trabalhos que relacionam

personalidade com aquisição de conchas (Briffa, 2013), com traços de história de vida, como fecundidade (Bridger et al., 2015); comparam ousadia entre diferentes situações ecológicas (Briffa, Twyman, 2010; Briffa *et al.*, 2013) e correlacionam traços comportamentais (Briffa, Elwood, 2001; Mowles *et al.*, 2012; Courtene-Jones, Briffa, 2014).

A espécie *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840) tem ampla distribuição no litoral brasileiro (Figura 1), presente desde a costa da Venezuela até o Brasil (Negri, Lemaitre, Mantelatto, 2014). Essa espécie, marcada dentre outras características, pelas listras presentes nos pereópodes, é comumente encontrada na região entremarés do estuário do rio Jaguaribe. Nesse ambiente, ela está distribuída em quatro microhabitats: areia, lama, banco de ostra e lama com raízes.

Figura 1 - Espécime de *Clibanarius symmetricus* coletado no estuário do rio Jaguaribe, em concha de *Stramonita brasiliensis*.



Fonte: Elaborado pelo autor.

3 COLETA

3.1 Área de coleta

Os ermitões foram coletados no manguezal do estuário do rio Jaguaribe (04°26'15"S, 37°48'45" W) no estado do Ceará, Brasil (Figura 2). A temperatura da água varia de 26 a 30°C e a salinidade de 21 a 42 (Sabry et al. 2007). O clima da região é quente e semiárido, classificado como Aw de acordo com a classificação de Köppen (Peel et al. 2007). Na zona estuarina, a média anual varia de 26 a 28°C (Araújo et al., 2012). A vegetação é marcada pela presença de mangues em diferentes estágios de desenvolvimento, como *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) e *Avicennia shaueriana* (Acanthaceae) (Tanaka, Maia 2006).

Figura 2 – Estuário do rio Jaguaribe, na sub-bacia do baixo Jaguaribe, Ceará, Brasil



Fonte: Elaborado pelo autor.

3.2 Descrição das coletas

Ao todo, foram realizadas três coletas: a primeira em maio de 2016, a segunda em agosto de 2016 e a terceira em março de 2017 (Tabela 1). Em cada período, foram coletados manualmente indivíduos de *Clibanarius symmetricus* durante a maré baixa. Para isso, foram identificados previamente quatro regiões do

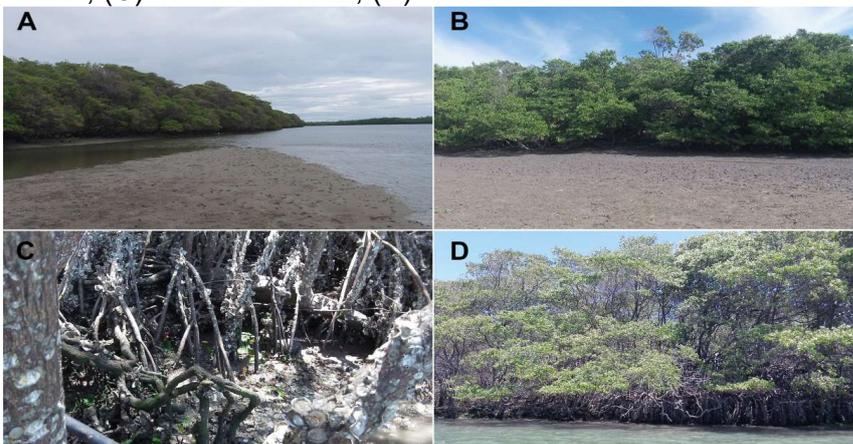
manguezal com diferentes substratos (“areia”, “lama”, “banco de ostra” e “lama com raiz”, Figura 3). “Areia” foi considerado o substrato mais exposto à predação devido à ausência de estruturas protetoras e por ser o substrato mais seco; o substrato “lama” foi considerado o substrato no qual os indivíduos poderiam se enterrar mais facilmente; o “banco de ostras” apresenta substrato de “lama”, que facilita o ato de enterrar-se, e as ostras aumentam a possibilidade dos indivíduos se camuflarem e o substrato “Lama com raiz” apresenta uma barreira defensiva maior contra predadores, as raízes de *Rhizophora mangle*, que protegem os ermitões, sendo esse último substrato considerado o mais protegido contra predadores. Dessa forma, os substratos foram classificados em uma ordem crescente de proteção contra predadores: Areia > Lama > Banco de ostra > Lama com raiz. A distância entre os substratos variou de 200 a 700m. Na 1º coleta foram capturados 60 indivíduos (15 em cada tipo de substrato), enquanto foram capturados 80 indivíduos na 2º e na 3º coletas (20 em cada substrato).

Tabela 1 – Datas das coletas e suas relações com os capítulos da tese

Coleta	Período	Número de indivíduos	Capítulo da tese contemplado
1	Maio/16	60	1
2	Agosto/16	80	2
3	Março/17	80	2 e 3

Fonte: dados da pesquisa.

Figura 3 - Tipos de substratos encontrados no manguezal do rio Jaguaribe: (A) “areia”, (B) “lama”, (C) “lama com raiz”, (D) “banco de ostra”.



Fonte: acervo pessoal

4 PROCEDIMENTOS DE LABORATÓRIO

Logo após serem coletados, os animais foram levados para o laboratório, onde passaram por um período de aclimação de 24h antes do início dos experimentos. Para execução dos experimentos, foram construídos viveiros de 50 cm de comprimento x 40 cm de largura x 30 cm de altura, preenchidos com água proveniente do manguezal e substrato originário do local de coleta. Os viveiros foram posicionados em um ângulo de 5°, de modo que em uma extremidade o substrato permanecia exposto e na outra havia acúmulo de água suficiente para cobrir os animais. Durante todo o experimento, a salinidade da água foi mantida entre 35 e 40 e a temperatura do ambiente de 26°C a 30°C, condições semelhantes ao ambiente natural. Para a realização dos experimentos, cada indivíduo foi retirado manualmente do seu viveiro e colocado em uma arena (50 cm de comprimento x 40 cm de largura x 10 cm de altura), contendo água e substrato proveniente do estuário (Figura 4). Iniciamos o experimento com o manuseio do ermitão durante 10 s para simular tentativa de predação, em seguida, o indivíduo era colocado com a abertura da concha virada para cima. Posteriormente, era registrado o tempo em que o ermitão re-emergia da concha depois da simulação da tentativa de predação (“tempo de re-emergencia”: medida de ousadia) e o tempo total em que ele passava se locomovendo pela arena durante 15 minutos. (“tempo de movimentação”: Medida de exploração) (Réale et al. 2007; Briffa et al. 2008). Ao término das observações, o indivíduo era devolvido ao viveiro. Ao final do experimento, os animais foram eutanasiados em uma temperatura abaixo de -20°C para se determinar o sexo (pela posição do gonóporo) e medir o cefalotórax. Foram excluídos dados de animais cujo sexo não pôde ser identificado. A largura (l) e comprimento (c) do cefalotórax foram mensurados com um paquímetro digital e utilizados para o cálculo da área do cefalotórax como elipse: $S=3.14 \times l \times c$.

Figura 4 – Arena onde foram realizados os testes comportamentais



Fonte: acervo pessoal.

5 CAPÍTULO I - INFLUÊNCIA DO TEMPO DE CATIVEIRO NO NÍVEL DE ATIVIDADE EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS*

RESUMO

A observação de traços comportamentais em laboratório permite o controle dos fatores abióticos e a possibilidade de repetição do experimento com facilidade. Entretanto, esse tipo de estudo pode não representar de forma adequada o ambiente natural e o tempo que o indivíduo passa em cativeiro pode influenciar a manifestação dos traços comportamentais. O objetivo desse estudo foi descrever a influência do tempo de cativeiro no nível de atividade de *Clibanarius symmetricus*. Para isso, foram capturados 80 indivíduos de *C. symmetricus* no estuário do rio Jaguaribe. Esses animais foram observados diariamente durante 7 dias em relação à ousadia e exploração em duas situações: situação inicial (logo após a coleta) e final (após 30 dias de cativeiro). O teste de Wilcoxon foi utilizado para verificar se havia diferença significativa nos traços comportamentais entre os períodos. A correlação de Spearman foi utilizada para analisar a consistência comportamental dos indivíduos entre os períodos analisados e a relação entre os traços comportamentais. A variabilidade intraindividual foi inferida a partir do desvio padrão residual de cada indivíduo e comparada entre os períodos com um teste t. A relação entre variabilidade intraindividual e interindividual foi verificada com o teste de repetibilidade. O nível de atividade da população não mudou após o tempo de cativeiro, no entanto, houveram mudanças no nível individual. O nível de variabilidade interindividual e intraindividual do tempo de re-emergência não diferiu significativamente entre os períodos, enquanto a variabilidade interindividual e intraindividual do tempo de movimentação diferiu significativamente entre os períodos. Os resultados mostram que a população possui grande plasticidade comportamental, devido à grande variabilidade intraindividual. Além disso, o tempo de cativeiro utilizado nesse estudo interferiu na manifestação e na variabilidade dos traços comportamentais, reduzindo o nível de atividade.

Palavras-chave: Ousadia, exploração, variabilidade, aclimação

ABSTRACT

Observation of behavioural traits in laboratory allows the control of abiotic factors and the possibility of repetition of the experiment. However, this type of study may not represent in a suitable way the natural environment and the time that the individual

spend in captivity may influence the manifestation of behavioural traits. Thus, the aim of this research is describe the influence of captivity time in the activity level of *Clibanarius symmetricus*. 60 individuals of *C. symmetricus* were collected in estuary of river Jaguaribe. These animals were observed daily in relation to boldness and movement time in two situations: initial (right after they have been collected) and final (after 30 days of captivity). Wilcoxon test was performed to verified differences in behavioural traits between periods. Spearman correlation was used to measure behavioural consistency and relation between behavioural traits. Intraindividual variability was inferred from individual residual standard deviation and compared between periods with a t test. Relation between intra and interindividual variability was inferred with repeatability test. Activity level of population did not change after captivity time, mas activity level of individuals did. Interindividual and intraindividual variability of boldness did not change, while interindividual and intraindividual variability of movement changed across periods. Results show that the population has bahavioural plasticity, due to large intraindividual variability. Besides, captivity time influenced manifestation and variation of behavioural traits.

Key-words: boldness, movement, variability, aclimation

INTRODUÇÃO

O nível de atividade interfere de forma decisiva na relação entre o animal e o ambiente, porque está relacionado à capacidade do indivíduo de colonizar novos ambientes (Wilson, 1998; Duckworth, 2008; Kobler, 2009), ao esforço utilizado para encontrar recursos (Sih et al., 2004) e à aptidão em evitar predadores (David et al., 2015). Essa alteração na dinâmica de exploração de habitat, pode causar mudanças na intensidade das interações bióticas, como competição, já que indivíduos com níveis de atividade semelhantes terão maior chance de escolherem o mesmo habitat e interagirem de forma mais intensa (Sih et al., 2012). A diferença no nível de atividade faz com que indivíduos coespecíficos tenham diferentes capacidades de lidar com o mesmo ambiente, sendo importante para a atuação da seleção natural (Wolf, Weissing, 2012). Os indivíduos coespecíficos podem manter essa variabilidade de forma constante ao longo do tempo, originando a personalidade na população (Dingemanse *et al.*, 2010; Briffa, Sneddon, 2016; Stamps, Biro, 2016).

Além disso, um mesmo indivíduo pode apresentar um alto nível de variabilidade no nível de atividade ao longo do tempo, denominada de variabilidade intraindividual (Stamps, Groothuis, 2010; Stamps et al, 2012). Isso ocorre quando a aptidão causada pela plasticidade supera o gasto energético para a sua manutenção (DeWitt et al., 1998). Essa variabilidade indica que indivíduos coespecíficos diferem em relação ao nível de plasticidade comportamental (Garamszegi, Herezeg, 2012; Dall, Griffith, 2014; Jennings et al., 2012). Portanto, em uma mesma população, alguns indivíduos podem estar mais adaptados a mudanças ambientais que outros (Rodríguez-Prieto et al., 2011; Mathot et al., 2012; Dingemanse, Wolf, 2013).

A variabilidade interindividual e intraindividual do nível de atividade podem ser medidas em campo ou em laboratório. A utilização de experimentos em laboratório tem vantagens, como facilidade de realizar várias observações do mesmo indivíduo e controle de fatores externos (Campbell et al., 2009). Pesquisas comportamentais em laboratório são comuns em animais com baixa mobilidade e fácil manuseio, como é o caso dos caranguejos ermitões (Gherardi et al., 2012). Nesse grupo de animais, são comuns trabalhos em laboratório sobre traços comportamentais (Briffa, Elwood, 2001; Briffa, Twyman, 2010; Mowles et al., 2012; Courtene-Jones, Briffa, 2014), preferência (Tricarico, Gherardi, 2007) e competição por concha (Elwood et al., 2006), personalidade (Briffa, 2013) e traços de história de vida (Bridger, 2015). Para uma melhor investigação da variabilidade comportamental, são necessárias observações em maior quantidade. Entretanto, pesquisas em laboratório que submetem os animais a um tempo de cativeiro podem causar estresse ao indivíduo e alterar substancialmente a manifestação dos traços comportamentais (Miller et al. 2006; Butler et al., 2006; Heynen et al, 2016).

Por isso, ao se estudar a variabilidade dos traços comportamentais com experimentos em laboratório, deve-se verificar se a variação comportamental encontrada em determinada espécie corresponde a uma variação natural ou a influência do tempo de cativeiro nos indivíduos. Diante disso, esse trabalho tem como objetivos analisar a influência do tempo de cativeiro no nível de atividade do caranguejo ermitão *Clibanarius symmetricus* e comparar a variabilidade interindividual e intraindividual do nível de atividade antes e depois do tempo de cativeiro.

MATERIAIS E MÉTODOS

Design experimental

Os animais utilizados nesse experimento foram capturados na coleta 1 (ver seção 3.2. Descrição das coletas). O experimento foi dividido em dois períodos. Um período inicial de observação, que corresponde a sete dias consecutivos subsequentes à aclimatação (dias 1 a 7), um intervalo de 30 dias (dias 8 a 37) nos quais os indivíduos ficaram em cativeiro e não houve observação comportamental, e um período final, no qual os indivíduos foram novamente observados durante sete dias (dias 38 a 45). Dessa maneira, cada indivíduo foi observado uma vez para cada traço comportamental diariamente, totalizando 14 observações comportamentais (sete em cada período) para cada indivíduo. Em cada observação, foram medidos a ousadia e o nível de exploração, e ao final do experimento, os indivíduos foram sexados e medidos (ver seção 4. Procedimentos de laboratório). Dos 60 indivíduos, 47 permaneceram vivos até o fim do experimento, e seus dados foram utilizados para as análises estatísticas.

Análise estatística

Para verificar se havia diferença na ousadia e no nível de exploração da população entre os períodos, foi utilizado o teste de Wilcoxon. A correlação de Spearman foi utilizada para analisar a consistência comportamental dos indivíduos entre os períodos analisados e a relação entre os traços comportamentais. A partir de um modelo linear generalizado de efeito misto, utilizando o indivíduo como variável aleatória, foram calculados interceptos individuais. A variabilidade interindividual foi estimada como o coeficiente de variação dos interceptos individuais. A variabilidade intraindividual foi inferida a partir do desvio padrão residual obtido com um modelo linear generalizado feito para cada indivíduo em cada um dos períodos. Posteriormente, foi utilizado o teste t para verificar se há diferença significativa da variabilidade intraindividual entre os períodos.

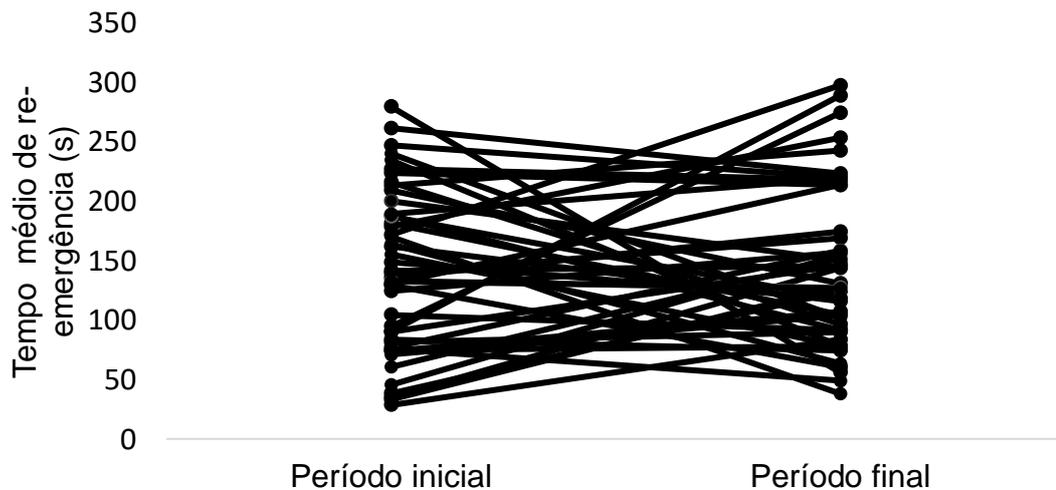
A relação entre a variabilidade interindividual e intraindividual foi inferida a partir do índice de repetibilidade, que varia de 0 a 1. Quanto maior o índice, menor a variabilidade intraindividual. Ele foi calculado para cada traço comportamental entre

os períodos e em cada um dos períodos analisados. Todos os testes estatísticos foram feitos no programa R. (R Development Core Team, 2013).

RESULTADOS

No período inicial, o tempo de re-emergência variou de 4s a 300s (141.79 ± 102.29), e no período final variou de 6s a 300s (141 ± 95). Não houve correlação significativa ($r_s=0.13$; $p=0.37$) e também não houve diferença significativa ($W=53256$; $gl=1$; $p=0.72$) entre o tempo de re-emergência no período inicial e o tempo de re-emergência no período final a nível populacional, mas houve variação desse traço comportamental a nível individual entre os períodos (Figura 5).

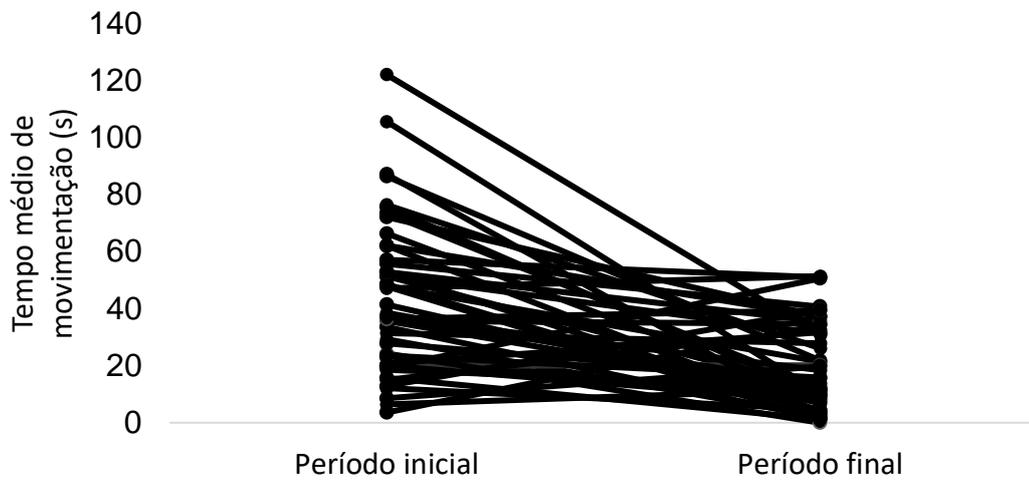
Figura 5 - Variação da média do tempo de re-emergência individual de *C. symmetricus*, coletados no estuário do rio Jaguaribe, Ceará,, Brasil, nos dois períodos analisados



Fonte: dados da pesquisa.

No período inicial, o tempo de movimentação mínimo foi de 0s e o máximo foi de 565s (43 ± 68), enquanto no período final o tempo de movimentação mínimo foi de 0s e o máximo foi de 102s (20 ± 22). Não houve correlação significativa ($r=0.02$; $p=0.88$) e variação significativa ($W=54272$, $gl=1$; $p=0.94$) entre o tempo de movimentação no período inicial e o tempo de movimentação no período final a nível populacional. Entretanto, o tempo médio de movimentação individual diminuiu após o tempo de cativeiro (Figura 6).

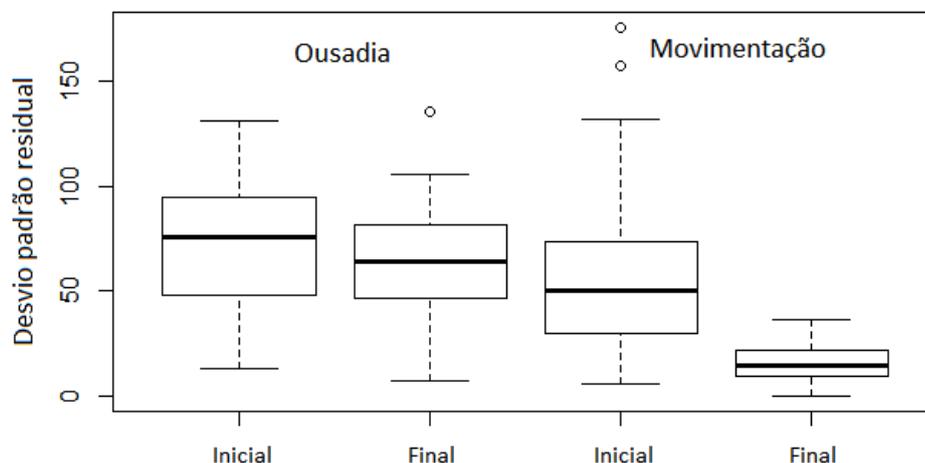
Figura 6 - Variação da média do tempo de movimentação individual de *C. symmetricus*, coletados no estuário do rio Jaguaribe, Ceará,, Brasil, nos dois períodos analisados



Fonte: dados da pesquisa.

A variabilidade interindividual do tempo de re-emergência foi maior no período inicial (CV=12.7%) do que no período final (CV=8.5%), mas não houve diferença na variabilidade intraindividual do tempo de re-emergência ($t=1.2$; $gl=46$; $p=0.23$). A variabilidade interindividual do tempo de movimentação foi maior no período final (CV=57.4%) do que no período inicial (CV=19.5%) e a variabilidade intraindividual do tempo de movimentação foi menor após o tempo de cativeiro ($t=7.6$; $gl=46$; $p<0.05$) (Figura 7).

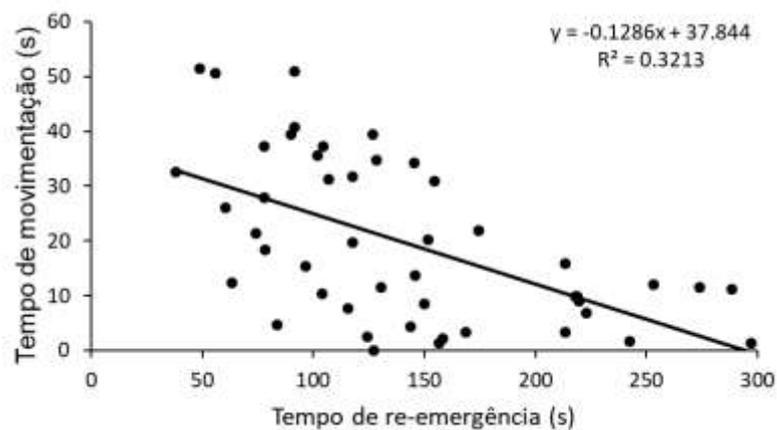
Figura 7 – Desvio padrão residual dos tempos de movimentação e de re--emergência nos períodos inicial e final em indivíduos de *C. symmetricus* coletados no estuário do rio Jaguaribe



Fonte: dados da pesquisa.

A correlação entre o tempo de re-emergência e o tempo de movimentação foi significativa no período final ($r_s=-0.58$; $p<0.05$) (Figura 8), mas não no período inicial ($r_s=-0.04$; $p=0.74$). Todos os níveis de repetibilidade calculados foram abaixo de 0.5 (Tabela 2). O tempo de re-emergência apresentou níveis de repetibilidade semelhantes nos diferentes períodos, enquanto o tempo de movimentação apresentou maior nível de repetibilidade no período final.

Figura 8 – Correlação entre ousadia e o tempo de movimentação em *C. symmetricus* coletados no estuário do rio Jaguaribe



Fonte: dados da pesquisa.

Tabela 2 – Repetibilidade do tempo de re-emergência de *C. symmetricus*, coletados no estuário do rio Jaguaribe, nordeste do Brasil

Período	Tempo de re-emergência						
	R	Link scale			R	Original scale	
		95%CI	p	95%CI		p	
Geral	0.207	0.138 – 0.307	<0.05	0.153	0.100 – 0.230	<0.05	
Inicial	0.364	0.234 – 0.497	<0.05	0.414	0.255 – 0.571	<0.05	
Final	0.345	0.216 – 0.472	<0.05	0.383	0.232 – 0.534	<0.05	
Período	Tempo de Movimentação						
	R	Link scale			R	Original scale	
		95%CI	p	95%CI		p	
Geral	0.024	0.000 – 0.076	0.12	0.025	0.000 – 0.087	0.120	
Inicial	0.02	0.000 - .0.18	0.337	0.021	0.000 – 0.041	0.337	
Final	0.396	0.277 – 0.560	<0.05	0.539	0.333 – 0.744	<0.05	

Fonte: dados da pesquisa.

DISCUSSÃO

O nível de atividade apresentou uma diminuição ao longo do experimento, indicando interferência do tempo de cativeiro nos traços comportamentais individuais. A variabilidade interindividual e intraindividual também diminuíram, apontando para uma maior homogeneização do nível de atividade entre os indivíduos e do mesmo indivíduo ao longo do tempo. Esses resultados demonstram a importância de se conhecer a reação dos indivíduos ao tempo de cativeiro submetidos antes da realização de experimentos comportamentais.

O tempo de re-emergência não diferiu entre os períodos, indicando consistência comportamental da população de acordo com o tempo de cativeiro. Assim, a população manteve o mesmo nível de ousadia até o fim do experimento. Apesar disso, houve mudança no ranking individual, indicando que os indivíduos se comportaram de diferentes maneiras após o período de cativeiro, alguns se tornando mais ousados e outros menos ousados. Essa observação corrobora a ideia de que variabilidade dos traços comportamentais a nível individual é importante e não deve ser negligenciada em detrimento de uma média populacional (Dall, Griffith, 2014; Jennings *et al.*, 2012).

O nível de exploração diferiu entre os períodos, a população foi menos ativa após o tempo de cativeiro. Essa redução no nível de atividade individual e populacional provavelmente se deve à aclimatação do indivíduo ao laboratório. Além disso, a facilidade de encontrar recursos na arena diminuiu o tempo de forrageamento e, conseqüentemente, o nível de atividade dos indivíduos.

Apesar de outros estudos terem constatado a presença de personalidade em ermitões de acordo com o risco de predação (Briffa *et al.*, 2008), nesse estudo não houve correlações significativas dos traços comportamentais entre os períodos. Dessa maneira, não foi constatada a presença de personalidade no experimento. Essa diferença na resposta ao tempo de cativeiro indica uma variabilidade interindividual nas respostas a mudanças ambientais, com alguns indivíduos ficando mais ativos e outros menos ativos após o tempo de cativeiro. Desta forma, a população esteve mais apta a lidar com possíveis variações ambientais, porque se todos os indivíduos reagirem da mesma maneira, caso essa reação seja desfavorável à sobrevivência, toda a população poderia ser extinta. Mas se os indivíduos reagem de maneira

diferente, provavelmente parte deles reagirá de maneira favorável à sobrevivência, dando continuidade à população.

Os indivíduos não apresentaram diferença na variabilidade interindividual e intraindividual do tempo de re-emergência. O tempo de re-emergência está associado com o nível de ousadia, o que sugere que os indivíduos mantiveram o seu nível de tomada de risco semelhante mesmo após o tempo de cativeiro. Entretanto, em relação ao tempo de movimentação, a variabilidade interindividual do tempo de movimentação diminuiu no período final, indicando uma maior homogeneidade em torno de menores níveis de exploração. Isso significa que, após o tempo de cativeiro, houve uma tendência a um menor nível de atividade. Houve também uma diminuição da variabilidade intraindividual do tempo de movimentação após o tempo de cativeiro, o que indica um menor tempo de atividade para realização de forrageio, uso de recurso e exploração do ambiente. Isso refletiu no índice de repetibilidade, que foi semelhante no tempo de re-emergência entre os períodos, mas no tempo de movimentação apresentou uma alta após o tempo de cativeiro.

Em um estudo comportamental feito em laboratório, o tempo de cativeiro no qual os indivíduos permanecem pode dificultar a interpretação dos dados. Isso porque, mesmo se uma população como um todo aparentemente não variar de forma significativa, os indivíduos podem alterar seus traços comportamentais, de modo que analisar a variabilidade individual é essencial para se entender a variação da população. Além disso, estudos em laboratório que exigem uma escala temporal maior podem confundir o efeito da situação ecológica que se deseja analisar com o tempo de cativeiro ao qual os indivíduos estão submetidos. Por isso, é importante ter conhecimento a respeito de variações comportamentais do modelo de estudo durante período de cativeiro para melhor interpretar dados obtidos em laboratório.

REFERÊNCIAS

BRIDGER, D., BONNER, S.J, BRIFFA, M. Individual quality and personality: bolder males are less fecund in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Proceedings of the Royal Society**, 282: 20142492, 2015.

BRIFFA, M., ELWOOD, R. Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Animal Behaviour**, 62:505-510, 2001.

BRIFFA, M., RUNDLE, S.D., FRYER, A. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Proceedings of the Royal Society**, 275:1305-1311, 2008.

BRIFFA, M., TWYMAN, C. Do I stand out or blend in? Conspicuousness awareness and consistent behavioural differences in hermit crabs. **Biology Letters**, 23:330-332, 2010.

BRIFFA, M. The Influence of Personality on a Group-Level Process: Shy Hermit Crabs Make Longer Vacancy Chains. **Ethology**, 119:1014-1023, 2013.

BRIFFA, M., BRIDGER, D., BIRO, P.A. How does temperature affect behaviour? Multilevel analysis of plasticity, personality and predictability in hermit crabs. **Animal Behaviour**, 86:47-54, 2013

BRIFFA, M. SNEDDON. Proximate mechanisms of animal personality: among-individual behavioural variation in animals. **Behaviour** 153, 1509-1515, 2016.

BUTLER, S.J., WHITTINGHAM, M.J., QUINN, J.L., CRESSWELL, W. Time in captivity, individual differences and foraging behaviour in wild-caught chaffinches. **Behaviour**, 143:535-548, 2006.

CAMPBELL, D. L. M., WEINER, S. A., STARKS, P. T., HAUBER, M. E. Context and control: behavioural ecology experiments in the laboratory. **Annales Zoologici Fennici**, 46, 112–123, 2009.

COURTENE-JONES, W., BRIFFA, M. Boldness and asymmetric contests: role- and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. **Behavioral Ecology**, 25:1073-1082, 2014.

DALL, S. R. X., GRIFFITH, S. C. An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. **Frontiers in Ecology and Evolution**, doi: 10.3389, 2014.

DAVID, M., SALIGNON, M., PERROT-MINNOT, M.J. Shaping the antipredator strategy: flexibility, consistency, and behavioural correlations under varying predation threat. **Behavioural Ecology**, 25:1148-1156, 2015.

DEWITT, T.J., SIH, A., WILSON, D.S. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, 13:77-81, 1998.

DINGEMANSE, N. J., KAZEM, A. J. N., REÁLE, D., WRIGHT, J. Behavioural reaction norms: where animal personality meets individual plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, 25: 81–89, 2010.

DINGEMANSE, N. J., WOLF, M. Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. **Animal Behaviour**, 85:1031-1039, 2013.

DUCKWORTH R. A. Adaptive dispersal strategies and the dynamics of a range expansion. **The American Naturalist** 172, S4–S1710.1086/588289, 2008.

ELWOOD, R.W., POTHANIKAT, R.M.E., BRIFFA, M. Honest and dishonest displays, motivational state and subsequent decisions in hermit crab shell fights. **Animal Behaviour**, 72:853-859, 2006.

GARAMSZEGI, L. Z., HERZEG, G. Behavioural syndromes, syndrome deviation and the within- and between- individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 12:1651-1658, 2012.

GHERARDI, F., AQUILONI, L., TRICARICO, E. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. **Current Zoology**, 58:567-579, 2012.

HEYNEN, M., BORCHERDING, N. B., MAGNHAGEN, C. M. Plasticity and consistency of behavioural responses to predation risk in laboratory environments. **Journal of Zoology**, 300:228-235, 2016.

JENNINGS, D. J., HAYDEN, T. J., GAMMELL, M. P. Personality and predictability in fallow deer fighting behaviour: the relationship with mating success. **Animal Behaviour**, 86:1041-1047, 2012.

KOBLER A., KLEFOTH T., MEHNER T., ARLINGHAUS R. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource imitation. **Oecologia** 161, 837–847. doi:10.1007/s00442-009-1415-9, 2009.

MATHOT, K. J., WRIGHT, J., KEMPENAERS, B., DINGEMANSE, N. J. Adaptive strategies for managing uncertainty may explain personality-related differences in behavioural plasticity. **Oikos**, 121:1009-1020, 2012.

MILLER, K.A., GARNER, J.P., MENCH, J.A. Is fearfulness a trait that can be measured with behavioural tests? A validation of four fear tests for Japanese quail. **Animal Behaviour**, 83: 1325e1334, 2006.

MOWLES, S.L., COTTON, P.A., BRIFFA, M. Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 66:1087–1094, 2012.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team, Vienna, Austria, 2013.

RODRIGUEZ-PRIETO, I., MARTÍN, J., FERNÁNDEZ-JURICIC, E. Individual variation in behavioural plasticity: direct and indirect effects of boldness, exploration and sociability on habituation to predators in lizards. **Proceedings of the Royal Society**, 278:266-273, 2011.

SIH, A., BELL, A., JOHNSON, J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. **Trends in Ecology and Evolution**, 19:372-378, 2004.

SIH, A., DELGIUDICE, M. G. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 367:2762-2772, 2012.

STAMPS, J.A., GROOTHUIS, T.G.G. Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Phil. Trans. R. Soc.*, 365:4029-4041, 2010.

STAMPS, J.A., BRIFFA, M., BIRO, P.A. Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). **Animal Behaviour**, 83:1325-1334, 2012.

STAMPS, J. A., BIRO, P. A. Personality and individual differences in plasticity. **Current Opinion in Behavioural Sciences**, 12:18-23, 2016.

TRICARICO, E., GHERARDI, F. Resource assessment in hermit crabs: the worth of their own shell. **Behavioral Ecology**, 18:615-620, 2007.

WILSON, D.S. Adaptive individual differences within single populations. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, 353:199-205, 1998.

WOLF, M., WEISSING, F.J. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 27:452-461, 2012.

6 CAPÍTULO II - OUSADIA E EXPLORAÇÃO EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS* EM UM CONTEXTO DE RISCO DE PREDACÃO

Esse capítulo foi publicado no formato de artigo:

Link: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151365>

Garcia, Frederico Alekhine Chaves, et al. "Never forget where you came from: Microhabitat of origin influences boldness and exploration in the hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Diogenidae)." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 527 (2020): 151365.

RESUMO

Traços comportamentais podem diferir entre indivíduos em uma população e afetar sua aptidão se houver uma diferença na sobrevivência em uma escala de microhabitat. Isso pode ocorrer quando indivíduos experimentam diferentes riscos de predação entre microhabitats. Nesse estudo, investigou-se a consistência de ousadia e exploração, e sua correlação, no caranguejo ermitão *Clibanarius symmetricus* em uma situação de risco de predação. Indivíduos de ambos os sexos foram coletados de 4 diferentes microhabitats em uma zona entremaré de um manguezal do nordeste brasileiro. Os experimentos consistiam em introduzir o caranguejo ermitão em um novo ambiente e simular tentativas de predação para avaliar exploração e ousadia. O tempo de re-emergência da concha (ousadia) foi consistente e não afetada pelo tamanho, sexo e tipo de microhabitat, mas foi diferente entre os anos. A exploração variou apenas de acordo com o microhabitat de origem dos indivíduos. Caranguejos ermitões de ambientes com menor risco de predação exploraram a arena por mais tempo que indivíduos coletados em microhabitat mais exposto à predação. Essa consistência na exploração pode influenciar na escolha de micro-habitat em *C. symmetricus*. Além disso, ousadia e exploração apresentaram fraca correlação em uma síndrome comportamental. Assim, o risco à predação pode ser uma fonte de variabilidade na exploração e pode indiretamente influenciar a expressão de ousadia em *C. symmetricus*. Portanto, traços de personalidade podem coevoluir e possuem implicações na escolha de habitat, mas teorias tradicionais de consistência

comportamental individual carecem de uma teoria unificada relacionando comportamento animal à especialização de nicho com suporte empírico.

Palavras-chave: Personalidade; Comportamento de exploração; Risco de predação; Heterogeneidade de habitat

ABSTRACT

Behavioral traits can differ between individuals in a population and affect their fitness if they differentially influence survivorship in a microhabitat scale. This may occur when individuals experience different predation risks between microhabitats. In this study, we investigated the consistency of boldness and exploration, and their correlation, in the hermit crab *Clibanarius symmetricus* in a risk assessment context. Individuals of both sexes were collected from four microhabitats within the intertidal zone of a mangrove and exposed to different conditions of predation risks. We conducted experiments introducing the hermit crabs to a new standard environment and simulated predation attempts to assess exploration and boldness. Latency to re-emerge from the shell (boldness) was consistent and not affected by size, sex, or microhabitat type, but was slightly different between years. Exploration, in turn, varied only according to the microhabitat from which individuals were collected. Hermit crabs from the less risky environments explored the experimental arena for longer than individuals from the microhabitat most exposed to predators. This behavioral consistency in exploration activity can influence microhabitat choice in *C. symmetricus*. In addition, boldness and exploration were weakly correlated in a behavioral syndrome. Therefore, predation exposure can be a source of variation in exploration-avoidance personalities and can indirectly influence the expression of boldness in *C. symmetricus*. We conclude that personality traits can coevolve and have implications for habitat choice, but traditional theories of individual behavioral consistency still lack a unified theoretical background linking animal personality to niche specialization and empirical support.

Key-words: Personality types; Exploratory behavior; Predation risk; Habitat heterogeneity

INTRODUÇÃO

Populações podem diferir em traços comportamentais devido a condições ecológicas locais e à variação genética (Sugg et al., 1996; Moura et al., 2019). Essas

diferenças comportamentais podem ser consistentes em uma população (Réale et al., 2007; Dall et al., 2012). Diferenças comportamentais interindividuais que são consistentes ao longo do tempo e de contextos ecológicas (personalidade) podem ser herdáveis e influenciam a aptidão caso influenciem na sobrevivência e sucesso reprodutivo (Smith, Blumstein 2008; Garamszegi et al. 2012; Purcell, Pruitt, 2019). A maior parte dos estudos em personalidade animal focam em cinco aspectos: ousadia (reação dos indivíduos ao risco de predação), exploração (reação dos indivíduos a novas circunstâncias), atividade (atividade geral do indivíduo em um ambiente familiar), agressividade (resposta agonística a outro indivíduo) e sociabilidade (propensão do indivíduo de interagir com um coespecífico) (Réale et al., 2007). Esses aspectos da personalidade animal podem evoluir como conjuntos de comportamentos correlacionados (síndrome comportamental, Sih et al. 2004). As síndromes comportamentais podem ser herdáveis e reforçam respostas individuais a uma situação particular, como tentativa de predação, influenciando diferentemente a aptidão (Garamszegi et al. 2012). A teoria de personalidade animal provê uma base robusta teórica para explicar muito das diferenças comportamentais individuais observadas em animais mas carece de suporte empírico para a maioria das espécies e contextos ecológicos (DiRienzo, Montiglio, 2015).

Personalidades e síndromes comportamentais são frequentemente afetadas pelo sexo e tamanho do corpo (Schuett et al., 2010; Sih et al., 2015). Por exemplo, fêmeas de skink delicado (*Lampropholis delicata*) são mais propensas a se aquecer com outros indivíduos e tendem a explorar o ambiente mais rápido que os machos (Michelangeli et al., 2016). Diferenças no tamanho do corpo, por sua vez, podem influenciar o sucesso de acasalamento através de assimetrias na habilidade competitiva de indivíduos (Vieira, Peixoto, 2013; Moura, Gonzaga, 2017) ou de suas atividades de forrageio (Sih et al. 2015), mas pode depender da exposição à predação. Por exemplo, animais grandes e bem alimentados podem evitar comportamentos de risco durante o forrageio, enquanto animais menores e menos alimentados tendem a correr mais riscos para obter alimento (Sih et al., 2015). Isso ocorre particularmente em espécies nas quais o tamanho do corpo maior reduz habilidade de escapar de um predador, como ocorre com a ave toutinegra (*Sylvia atricapilla*) (Kullberg et al., 1996). Ao contrário, indivíduos maiores da aranha saltadora *Phidippus princeps* podem escapar mais facilmente dos predadores do que indivíduos menores (Stankowich 2009). Nessa situação, exploradores mais ousados podem aumentar o ganho de

energia durante o forrageamento em comparação a indivíduos menos ousados (Sih et al., 2015), aumentando sua habilidade competitiva e fertilidade, o que pode determinar o resultado reprodutivo de machos e fêmeas (Luttberg, Sih, 2010). Assim, o tamanho do corpo e o sexo podem levar a diferenças nas personalidades individuais em uma população e influenciar sua resposta à exposição à predação.

A associação entre tomada de risco e comportamento exploratório é tradicionalmente investigada através de cenários de avaliação de risco, no qual os indivíduos são submetidos a novos ambientes com sinais de predadores (Rodríguez-Prieto et al. 2011; Briffa 2013). Evidência empírica mostra que ousadia é frequentemente correlacionada com exploração, com indivíduos mais ousados exibindo comportamento mais exploratório (Garamszegi et al. 2012). Enquanto exploradores mais ousados tendem a ser mais eficientes em adquirir recursos, eles também seriam mais suscetíveis à predação (Smith, Blumstein, 2008; Garamszegi et al. 2012). Defesas morfológicas em indivíduos mais ousados podem ajudar a compensar atividades com maior risco de predação (Ahlgren et al., 2015). Similarmente, indivíduos mais ousados e exploradores podem reduzir seu risco de predação selecionando microhabitats menos expostos à predação. Essa síndrome comportamental tem sido registrada para muitas espécies de vertebrados, como peixes (Fraser et al. 2001; Wilson, Godin, 2009; Kotrschal et al. 2014), aves (van Oers et al. 2004) e lagartos (Carazo et al. 2014). Contudo, o entendimento de personalidade é maior em vertebrados do que em invertebrados, apesar destes apresentarem grande diversidade e potencial para exibir personalidade (Kralj-Fise, Shuett 2014; DiRienzo, Montiglio 2015).

Muitos estudos com crustáceos decápodes têm avaliado personalidade no aspecto de ousadia em caranguejos ermitões (Briffa et al., 2008; Gherardi et al., 2012; Mowles et al., 2012; Bridger et al. 2015). O seu tempo de vida curto, pequena plasticidade comportamental, grande abundância local e adaptabilidade a condições laboratoriais tornam esses animais bons modelos para se investigar personalidade animal e síndrome comportamental. Caranguejos ermitões são animais bênticos que habitam diferentes microhabitats em zonas entremarés (Turra, Denadai, 2002). A escolha de substrato é particularmente importante para aquisição de alimento e conchas (Benvenuto et al. 2003) e interfere no nível de exposição a predadores (Gorman et al. 2015). Locomover-se entre os substratos para escolher microhabitats com diferentes níveis de predação pode ser um fator determinante para a

sobrevivência dos ermitões (Turra, Denadai, 2003). Os padrões de movimento entre os substratos e a frequência de predação não são afetados significativamente pelo sexo ou tamanho do corpo (Turra, Denadai, 2003; Gorman et al 2015), mas podem ser afetados pelas diferenças comportamentais individuais. Assim, é esperado que indivíduos escolham microhabitats com diferentes níveis de predação dependendo dos seus traços de personalidade.

Estudos de personalidade animal geralmente investigam a resposta do indivíduo a diferentes cenários, mas não consideram como sua experiência prévia podem afetar essas respostas. *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840) é um caranguejo ermitão que habita diferentes microhabitats em zonas entremarés em manguezais ao longo da costa brasileira (Negri et al. 2014). A heterogeneidade espacial de ambientes entremarés cria cenários distintos de exposição à predação (Fig. 1A-D; ver Material e Métodos), promovendo uma oportunidade para investigar como o risco de predação influencia personalidade e síndrome comportamental em uma escala de microhabitat. Nessas condições, exploradores ousados podem ser mais frequentemente encontrados em ambientes maior chance de escapar de predadores, enquanto indivíduos menos ousados tenderiam a ser mais comuns em ambientes com maior exposição à predação. Foram coletados ermitões de microhabitats com diferentes níveis de exposição à predação e foram conduzidos experimentos em dois anos consecutivos para testar as seguintes hipóteses: (1) Indivíduos de *C. symmetricus* exibem consistência comportamental em relação à ousadia e exploração, (2) indivíduos mais ousados apresentam comportamento mais exploratório e (3) traços comportamentais diferem entre indivíduos de acordo com o sexo, tamanho do corpo e substrato de origem.

MATERIAIS E MÉTODOS

Design experimental

Os dados utilizados nesse capítulo foram obtidos de experimentos com animais provenientes das coletas 2 e 3 (ver seção 3.2. Descrição das coletas). Em cada caso, foram realizadas 1 observação diária durante 10 dias do comportamento de ousadia e nível de exploração dos indivíduos, e posteriormente ao experimento, os animais foram sexados e medidos (ver seção 4. Procedimentos de laboratório). Dentre os 80

animais capturados na coleta 3, 20 morreram ao longo do experimento e seus dados foram excluídos das análises estatísticas subsequentes. Além disso, 5 indivíduos não puderam ser sexados, e seus dados também foram excluídos das análises estatísticas. Assim, foram utilizados dados de 135 animais.

Análise estatística

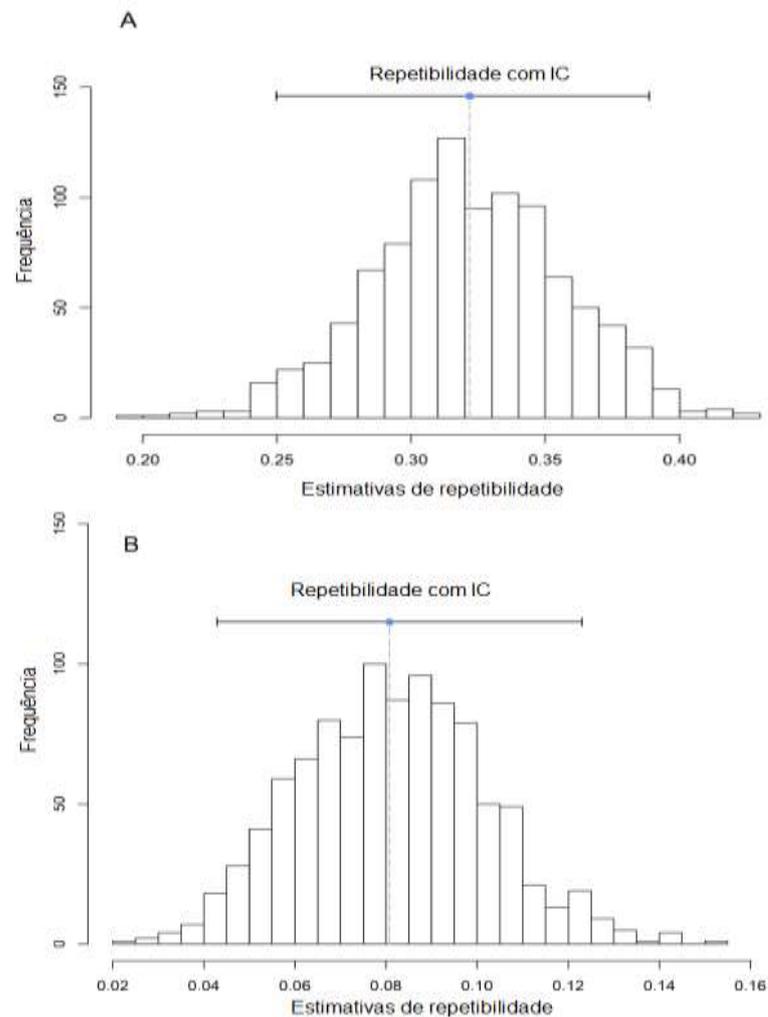
Para verificar se o tempo de re-emergência e a duração da exploração foram consistentes ao longo do tempo, foram feitos dois Modelos Lineares Generalizados de Efeito Misto (GLMM). A repetibilidade (r) foi calculada com o tempo de re-emergência e a raiz quadrada da duração de exploração com o pacote “rptP” (Nakagawa, Schielzeth, 2010) e foi utilizada como variável resposta nos GLMMs. O tipo de substrato, ano de amostragem, área do cefalotórax e sexo foram incluídos como variáveis preditoras de efeito fixo, e indivíduo e dia de amostragem como variáveis preditoras de efeito aleatório.

Para investigar potenciais fontes de variação da ousadia nos ermitões, foi conduzida uma seleção de modelos de GLMMs, incluindo tempo de re-emergência como variável resposta e duração de exploração, tipo de substrato, ano de amostragem, área do cefalotórax e sexo como variáveis preditoras. Uma abordagem similar foi feita para se avaliar os potenciais efeitos do tipo de substrato, ano de amostragem, área do cefalotórax e sexo (preditores) na raiz quadrada da duração de exploração (variável resposta). Em ambos os modelos, identidade do indivíduo e dia de amostragem foram consideradas variáveis de efeito aleatório. A seleção de modelos foi feita com o pacote “MuMIn” (Barton 2017), comparando-se o ajuste de modelos alternativos com o modelo de efeito nulo, utilizando o Critério de Informação Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) (Burnham, Anderson 2002). Posteriormente, o melhor modelo foi aquele com menor número de parâmetros adicionais, pois adição de variáveis preditoras não necessariamente aumenta o poder explanatório (Burnham & Anderson 2002, sensu Arnold 2010). Para cada GLMM, foi calculado R^2_m como medida de ajuste das variáveis preditoras, e R^2_c como medida de ajuste do modelo como um todo, incluindo variáveis aleatórias (Nakagawa, Schielzeth 2013). Todas as análises de dados foram feitas com o software R, versão 3.5.2 (R Development Core Team 2019).

RESULTADOS

Foram amostrados 135 indivíduos (54 machos e 23 fêmeas em 2016, e 43 machos e 15 fêmeas em 2017), com um total de 1350 observações. Medidas do cefalotórax apresentaram uma média de comprimento de 14.97 ± 0.25 mm, largura de $8,79 \pm 0.18$ mm e área de 106.29 ± 3.64 mm². A média do tempo de re-emergência foi de 178.31 ± 0.06 s e da duração de exploração foi de 42.6 ± 0.03 s. Os ermitões exibiram consistentemente tempo de re-emergência ($r = 0.32 \pm 0.04$, CI = 0.25 a 0.39, $p < 0.0001$; Figura 9A) e duração de exploração ($r = 0.08 \pm 0.02$, CI – 0.04 a 0.12, $p < 0.0001$; Figura 9B) similares.

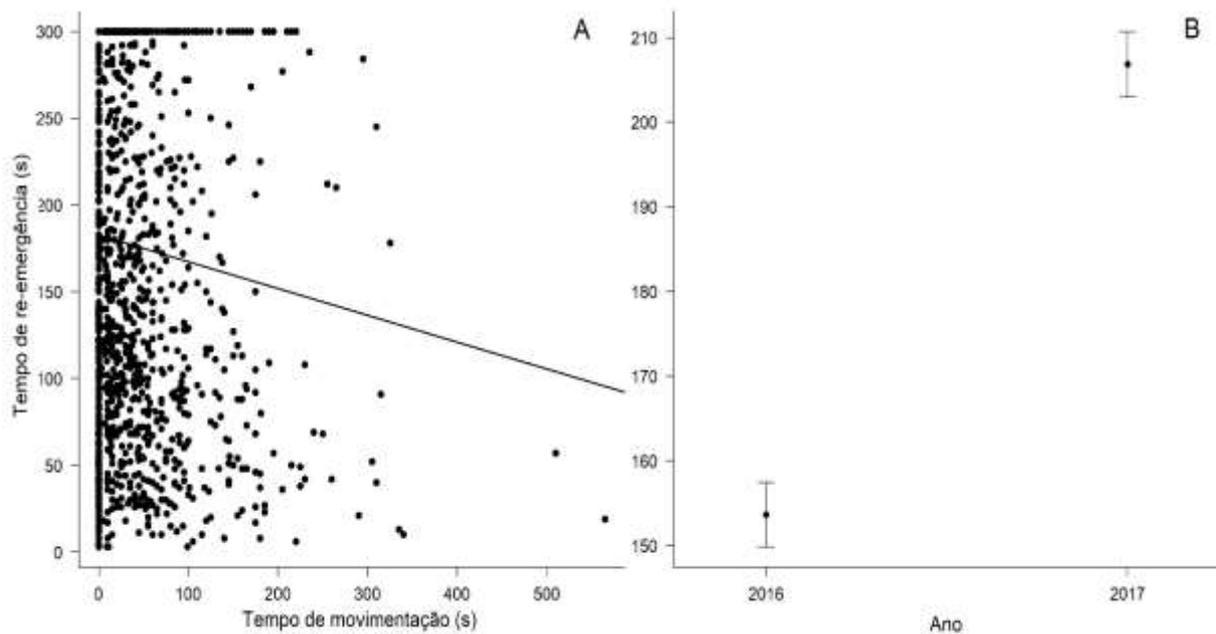
Figura 9 - Histogramas de repetibilidade estimada (r) para o Modelo Linear Generalizado de Efeito Misto. Variáveis preditoras de efeito fixo: ano de amostragem, sexo, área do cefalotórax e tipo de substrato. Variável aleatória: identidade do indivíduo. O tempo de re-emergência (A) e a raiz quadrada da duração da exploração (B) foram colocados como variáveis respostas



Fonte: dados da pesquisa.

O modelo que melhor explicou o tempo de re-emergência incluiu duração de exploração e ano de amostragem como preditores (Tabela 5). Tempo de re-emergência foi negativamente relacionado à duração de exploração (Tabela 6; Figura 10A). Além disso, o tempo de re-emergência foi 1,3 vezes maior em 2017 (206 ± 0.16 s) do que em 2016 (153.61 ± 0.14 s; Tabela 2; Figura 10B). Identidade do indivíduo e dia de amostragem foram responsáveis pela maior parte da variação encontrada no modelo ($R^2_c = 0.39$) em comparação com os preditores de efeito fixo ($R^2_m = 0.07$).

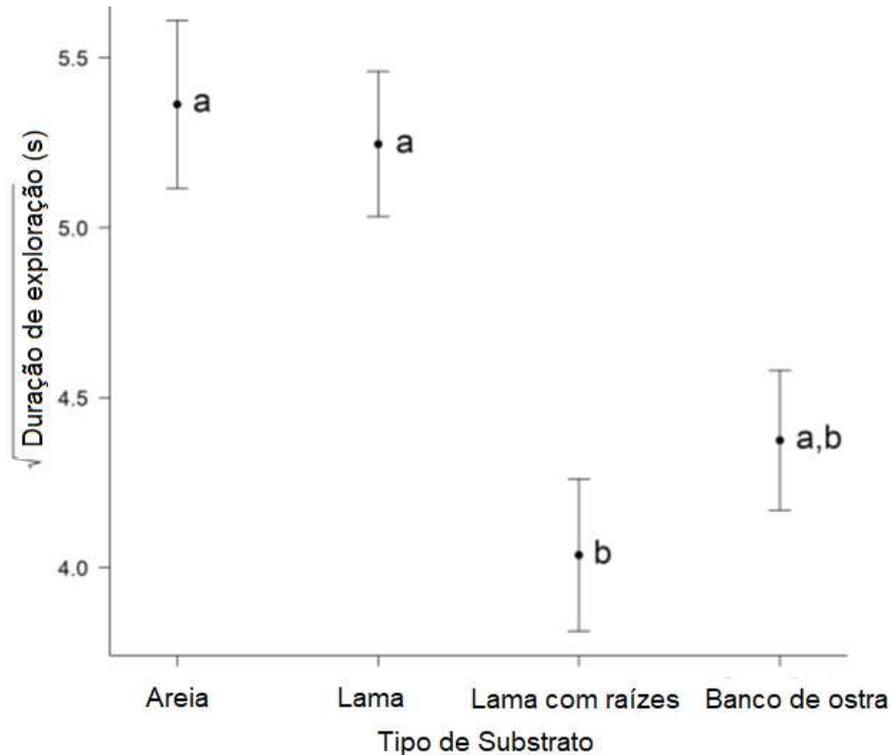
Figura 10 – (A) Relação entre tempo de re-emergência e duração exploração.; (B) Diferença no tempo de re-emergência individual 2016 e 2017



Fonte: dados da pesquisa.

O modelo que melhor explicou a variabilidade da raiz quadrada da duração de exploração continha apenas o tipo de substrato (Tabela 3). A duração de exploração foi maior em indivíduos coletados em substratos com maior possibilidade de proteção (ex: “lama com raiz”) do que indivíduos coletados em outros substratos (Tabela 4). A maior parte da variação foi explicada pelas variáveis aleatórias ($R^2_c = 0,11$; $R^2_m = 0,02$). Caranguejos ermitões coletados em microhabitats mais expostos (ex: areia e lama) exibiram aproximadamente duração de exploração 1.3 vezes maior do que indivíduos coletados em lama com raiz (Figura 11).

Figura 11 - Duração de exploração entre os substratos



Fonte: dados da pesquisa.

Tabela 3 - Comparações entre modelos lineares generalizados de efeito misto para o tempo de re-emergência (em cinza) e para a raiz quadrada da duração de exploração (em branco) em *Clibanarius symmetricus*. Identidade individual foi incluída como variável aleatória. Os preditores são duração de exploração (DE), área do cefalotórax (AC), sexo (SX), tipo de substrato (TS) e ano de amostragem (A). Os melhores modelos estão realçados em negrito e itálico.

Preditor	Modelo	AICc	Δ AICc	K	wi
Tempo de re-emergência	<i>A + DE</i>	15996	0	5	0.4
	A + DE + SX	15996.6	0.6	6	0.3
	A + DE + AC	15998	1.4	6	0.1
	A + DE + SX + AC	15998.6	0.6	7	0.1
	A + DE + TS	15999.9	1.3	8	0.1
	A + DE + SX + TS	16001	1.1	9	0
	A + DE + AC + TS	16001.8	0.8	9	0
	A + DE + SX + AC + TS	16003	1.2	10	0
	A	16004	1	4	0
	A + SX	16004.4	0.4	5	0
	A + CA	16005.9	1.5	5	0

	A + SX + AC	16006.4	0.5	6	0
	A + TS	16007.7	1.3	7	0
	A + SX + TS	16008.8	1.1	8	0
	A + AC + TS	16009.7	0.9	8	0
	A + SX + AC + TS	16010.8	1.1	9	0
	DE	16015	4.2	4	0
	DE + SX	16016.2	1.2	5	0
	DE + AC	16016.8	0.6	5	0
	DE + SX + AC	16018.1	1.3	6	0
	DE + TS	16018.3	0.2	7	0
	AC	16019.7	1.4	8	0
	SX + DE + TS	16019.8	0.1	8	0
	SX + DE + AC + TS	16021.4	1.6	9	0
	Modelo nulo	16024.4	3	3	0
	SX	16025.6	1.2	4	0
	AC	16026.2	0.6	4	0
	SX+AC	16027.5	1.3	5	0
	TS	16027.7	0.2	6	0
	AC+ TS	16029.2	1.5	7	0
	SX + TS	16029.2	0	7	0
	SX + AC + TS	16030.8	1.6	8	0
	TS + A	7616.1	0	8	0.3
	TS	7617.2	1.1	7	0.2
	TS + A + SX	7617.9	0.7	9	0.1
	TS + A + AC	7618	0.1	9	0.1
	TS + SX	7619.1	1.1	8	0.1
	TS + AC	7619.2	0.1	8	0.1
	TS + A+ SX + AC	7619.8	0.6	10	0
	TS + SX + AC	7621.1	1.3	9	0
	A	7624.5	3.4	5	0
Raiz quadrada da duração da exploração					

A + SX	7624.7	0.2	6	0
Modelo nulo	7624.8	0.1	4	0
SX	7625.2	0.4	5	0
A + AC	7626.5	1.3	6	0
AC	7626.6	0.1	5	0
A + SX + AC	7626.7	0.1	7	0
SX + AC	7627.2	0.5	6	0

Fonte: dados da pesquisa.

Tabela 4 - Resultados do melhor Modelo Linear Geralizado de Efeito Misto para o tempo de re-emergência (em cinza) e raiz quadrada da duração de exploração (em branco). A identidade individual e dia de amostragem foram incluídos como variáveis aleatórias em ambos os modelos

Preditor	Resposta	F	GL	Resíduo (GL)	P	R ² _m	R ² _c
Tempo de re-emergência	Intercept	323.4	1	49.7	<0.001		
	Duração de exploração	12.4	1	1284	<0.001	0.07	0.39
	Ano	22.2	1	134.2	<0.001		
Duração de exploração	Intercept	251.7	1	55.1	<0.001		
	Exposição à predação	4.7	3	131	0.004	0.02	0.11

Fonte: dados da pesquisa.

DISCUSSÃO

O caranguejo ermitão *C. symmetricus* exibiu consistência comportamental individual na ousadia e exploração em um cenário de avaliação de risco. Esses traços de personalidade foram correlacionados, indicando a existência de uma síndrome comportamental. Ousadia foi consistente independentemente do tamanho do corpo, sexo ou substrato de origem, mas variou de acordo com o ano de amostragem. Exploração foi temporalmente consistente e não diferiu de acordo com o tamanho do corpo e sexo, mas sim de acordo com o substrato de origem. Ermitões coletados em ambientes com alto risco de predação exploraram a arena por mais tempo do que ermitões coletados em ambientes com menor risco de predação. Logo, a exposição à

predação pode ser uma fonte de variação no aspecto da exploração e indiretamente influencia a expressão da ousadia em *C. symmetricus*.

O nível de ousadia em *C. symmetricus* apresentou algumas inconsistências entre os anos, mas foi mais consistente do que o nível de exploração. Evidência empírica sugere que indivíduos mais ousados podem obter maior sucesso reprodutivo, mas também têm maior taxa de mortalidade (Smith, Blumstein 2008). Logo, esse traço comportamental pode ter implicações importantes para aquisição de recurso em um contexto competitivo e não é afetado pelo risco de predação. Em *C. symmetricus*, indivíduos mais ousados podem obter conchas mais largas, um importante recurso limitado (Rodrigues, Martinelli-Lemos 2016). O tamanho da concha tem impactos significantes na capacidade de crescimento individual, o que pode afetar a fecundidade do indivíduo (Osorno et al. 1998). Conseqüentemente, os benefícios de se obter uma concha maior podem compensar o risco de ser atacado no processo, especialmente em um contexto de intensa competição em relação a recursos limitados, o que pode ser maior em populações de alta densidade. A relação entre os benefícios da aquisição de recurso e o tipo de microhabitat ainda permanece como hipótese para ser investigada em estudos futuros.

Indivíduos ousados também tenderam a explorar o ambiente por mais tempo, enquanto indivíduos menos ousados tenderam a permanecer menos ativos. Essa síndrome comportamental pode ser parte do eixo de ousadia (Sih et al. 2004) no qual indivíduos podem aumentar comportamentos de risco, como exposição a predadores mais rápidos e exploração da arena por mais tempo para obter informação do ambiente (Greenberg, Mettke-Hofmann 2001; Rodriguez-Prieto et al. 2011; Briffa 2013). Contudo, a correlação entre ousadia e exploração foi mais fraca que o esperado. Esse resultado é similar ao encontrado em meta análises de síndromes comportamentais, nas quais as correlações fenotípicas encontradas foram fracas e possivelmente propensas à variação dependendo do contexto ecológico (Garamszegi et al. 2012). Similarmente, ousadia e exploração podem variar independentemente entre os ermitões. Essa situação é frequentemente chamada de desvio de síndrome, na qual os indivíduos podem se beneficiar ajustando seus traços comportamentais dependendo de contextos ambientais específicos (Herczeg, Garamszegi 2012). Por exemplo, em outra espécie de ermitão, *Pagurus bernhardus*, indivíduos consistentemente mostraram duração de respostas de re-emergência similares (traço de personalidade), mas todos os indivíduos permaneceram na concha por mais tempo

na situação com de sinais de predadores do que sem sinais de predadores (Briffa 2013). Esse também pode ser o caso de *C. symmetricus*. Para testar essa predição, estudos posteriores devem ser feitos para avaliar os traços comportamentais de *C. symmetricus* em contextos que simulem presença e ausência de predadores.

O comportamento exploratório diferiu entre os ermitões coletados de ambientes com diferentes níveis de predação. Em uma espécie relacionada, *Clibanarius vittatus*, indivíduos se locomoveram em média 156 m por dia, variando de 13 a 761 m (Hazlett 1995). Seleção de substrato também tem sido observado em outras espécies de *Clibanarius*, como *C. antillensis* e *C. sclopetarius* (Turra, Denadai 2002). Logo, as diferenças observadas no comportamento exploratório em *C. symmetricus* podem ser atribuídas à escolha de habitat e não a seleção dirigida por diferenças ecológicas entre microhabitats. Nessa situação, indivíduos podem ativamente selecionar microhabitats baseado na sua personalidade exploratória. *Clibanarius symmetricus* foi mais propenso a explorar novos ambientes por mais tempo se o indivíduo foi coletado em um microhabitat mais exposto. Esse comportamento exploratório pode beneficiar indivíduos durante a avaliação de um microhabitat, especialmente porque eles podem responder mais rápido a mudanças ambientais e se mover a um microhabitat mais adequado. Além disso, eles podem aumentar a aquisição de recursos se os tipos de substratos diferirem na disponibilidade de recurso, tais como abundância de concha e alimento, densidade populacional e oportunidade de acasalamento.

Existe um debate corrente sobre como especializações comportamentais individuais devam ser classificadas e quais mecanismos podem promover variabilidade interindividual. Contudo, todas as abordagens teóricas concordam que conjuntos de indivíduos podem se comportar similarmente ao longo do tempo e de contextos, podendo tal consistência ser adaptativa e evoluir através de seleção (Shuett et al. 2010; Dall et al. 2012). A teoria de personalidade animal pode identificar consistências intra e interindividual e investigar traços de personalidade correlacionados em síndrome comportamental (Sih et al. 2004; Gherardi et al. 2012). Contudo, ainda faltam evidências empíricas para muitos animais, particularmente invertebrados (Kralj-Fiser, Schuett 2014), e contextos ecológicos (Dall et al. 2012). Nesse estudo, foram apresentadas evidências consistentes para ousadia e exploração, bem como sua correlação em um contexto de avaliação de risco para o caranguejo ermitão *C. symmetricus*. Os resultados desse trabalho realçam o potencial para novas descobertas em espécies de invertebrados, tais como traços de

personalidade, síndromes comportamentais, e suas variações dependendo do contexto ecológico (Gherardi *et al.* 2012; Kralj-Fiser, Schuett 2014). Além disso, esse trabalho propõe uma relação entre personalidade e escolha de microhabitat. Contudo, a base teórica existente é limitada para se entender interações entre personalidade animal e teorias de especialização de nicho (Dall *et al.* 2002). Assim, foi verificada a necessidade de uma teoria ecológica evolutiva de diferenças individuais que explique e prediga consistências intra e interindividual de múltiplos comportamentos em várias condições, associada com evidência empírica robusta sobre táxons de animais pouco estudados.

REFERÊNCIAS

- Ahlgren J, Chapman BB, Nilsson PA, Brönmark C. 2015. Individual boldness is linked to protective shell shape in aquatic snails. *Biol Lett.* 11(4):20150029. 361 doi:10.1098/rsbl.2015.0029.
- Arnold TW. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *J Wildl Manage.* 74(6):1175–1178. doi:10.2193/2009-367.
- Barton K. 2017. MuMIn: multi-model inference.
- Benvenuto C, Sartoni G, Gherardi F. 2003. Foraging behaviour of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. *J Mar Biol Assoc United Kingdom.* 83(3):457–461. doi:10.1017/S0025315403007331h.
- Bridger D, Bonner SJ, Briffa M. 2015. Individual quality and personality: bolder males are less fecund in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proc R Soc B Biol Sci.* 282(1803):20142492. doi:10.1098/rspb.2014.2492.
- Briffa M. 2013. Plastic proteans: reduced predictability in the face of predation risk in hermit crabs. *Biol Lett.* 9(5):20130592. doi:10.1098/rsbl.2013.0592.
- Briffa M, Rundle SD, 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 Biol Sci.* 275(1640):1305–1311. doi:10.1098/rspb.2008.0025.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multimodel inference a practical information: Theoretic approach. 2nd Editio. New York: Springer-Verlag New York, Inc.
- Carazo P, Noble DWA, Chandrasoma D, Whiting MJ. 2014. Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proc R Soc B Biol Sci.* 281(1782):20133275. doi:10.1098/rspb.2013.3275.
- Dall SRX, Bell AM, Bolnick DI, Rattié FLW. 2012. An evolutionary ecology of

individual differences. Sih A, editor. *Ecol Lett.* 15(10):1189–1198. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x.

DiRienzo N, Montiglio P-O. 2015. Four ways in which data-free papers on animal personality fail to be impactful. *Front Ecol Evol.* 3:1–5. doi:10.3389/fevo.2015.00023.

Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, Le AN, Skalski GT. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *Am Nat.* 158(2):124–135. doi:10.1086/321307.

Garamszegi LZ, Markó G, Herczeg G. 2012. A meta-analysis of correlated behaviours with implications for behavioural syndromes: mean effect size, publication bias, phylogenetic effects and the role of mediator variables. *Evol Ecol.* 26(5):1213–1235. doi:10.1007/s10682-012-9589-8.

Gherardi F, Aquiloni L, Tricarico E. 2012. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. *Curr Zool.* 58(4):567–579. doi:10.1093/czoolo/58.4.567.

Gorman D, Sikinger CE, Turra A. 2015. Spatial and temporal variation in the predation risk for hermit crabs in a subtropical bay. *J Exp Mar Bio Ecol.* 462:98–104. doi:10.1016/j.jembe.2014.10.009.

Greenberg R, Mettke-hofmann C. 2001. Ecological Aspects of Neophobia and neophilia in birds. In: *Current Ornithology*, Volume 16. Boston, MA: Springer US. p. 119–178.

Hazlett BA. 1995. Behavioral plasticity in crustacea: why not more? *J Exp Mar Bio Ecol.* 193(1–2):57–66. doi:10.1016/0022-0981(95)00110-7.

Herczeg G, Garamszegi LZ. 2012. Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behav Ecol Sociobiol.* 66(1):161–169. doi:10.1007/s00265-011-1291-2.

Kotrschal A, Lievens EJ, Dahlbom J, Bundsen A, Semenova S, Sundvik M, Maklakov AA, Winberg S, Panula P, Kolm N. 2014. Artificial selection on relative brain size reveals a positive genetic correlation between brain size and proactive personality in the guppy. *Evolution (N Y).* 68(4):1139–1149. doi:10.1111/evo.12341.

Kralj-Fišer S, Schuett W. 2014. Studying personality variation in invertebrates: why bother? *Anim Behav.* 91:41–52. doi:10.1016/j.anbehav.2014.02.016.

Kullberg C, Fransson T, Jakobsson S. 1996. Impaired predator evasion in fat blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Proc R Soc London Ser B Biol Sci.* 263(1377):1671–1675. doi:10.1098/rspb.1996.0244.

Luttbeg B, Sih A. 2010. Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philos Trans R Soc B Biol Sci.* 365(1560):3977–3990. doi:10.1098/rstb.2010.0207.

- Michelangeli M, Chapple DG, Wong BBM. 2016. Are behavioural syndromes sex specific? Personality in a widespread lizard species. *Behav Ecol Sociobiol.* 70(11):1911–1919. doi:10.1007/s00265-016-2197-9.
- Moura RR, Gonzaga MO. 2017. Temporal variation in size-assortative mating and male mate choice in a spider with amphisexual care. *Sci Nat.* 104(3–4):28. doi:10.1007/s00114-017-1448-6.
- Moura RR, Pitilin RB, Buschini MLT. 2019. Specialisation in prey capture drives coexistence among sympatric spider-hunting wasps. *Ecol Entomol.* 44(5):639–647. doi:10.1111/een.12743.
- Mowles SL, Cotton PA, Briffa M. 2012. Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behav Ecol Sociobiol.* 66(7):1087–1094. doi:10.1007/s00265-012-1359-7.
- Nakagawa S, Schielzeth H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev.* 85(4):935–956. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00141.x.
- Nakagawa S, Schielzeth H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. O’Hara RB, editor. *Methods Ecol Evol.* 4(2):133–142. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x.
- Negri M, Lemaitre R, Mantelatto FL. 2014. Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the “thin stripe” hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). *J Crustac Biol.* 34(6):848–861. doi:10.1163/1937240X-00002277.
- van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci.* 271(1534):65–73. doi:10.1098/rspb.2003.2518.
- Osorno J-L, Fernández-Casillas L, Rodríguez-Juárez C. 1998. Are hermit crabs looking for light and large shells? Evidence from natural and field induced shell exchanges. *J Exp Mar Bio Ecol.* 222(1–2):163–173. doi:10.1016/S0022-0981(97)00155-X.
- Purcell J, Pruitt JN. 2019. Are personalities genetically determined? Inferences from subsocial spiders. *BMC Genomics.* 20(1):867. doi:10.1186/s12864-019-6172-5.
- R Development Core Team R. 2019. R: A language and environment for statistical computing.
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev.* 82(2):291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- Rodrigues ACM, Martinelli-Lemos JM. 2016. Gastropod shell utilisation pattern by the

hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Anomura: Diogenidae) in an Equatorial Amazon estuary. *J Nat Hist.* 50(41–42):2657–2671.
doi:10.1080/00222933.2016.1210688.

Rodríguez-Prieto I, Martín J, Fernández-Juricic E. 2011. Individual variation in behavioural plasticity: direct and indirect effects of boldness, exploration and sociability on habituation to predators in lizards. *Proc R Soc B Biol Sci.* 278(1703):266–273. doi:10.1098/rspb.2010.1194.

Schuett W, Tregenza T, Dall SRX. 2010. Sexual selection and animal personality. *Biol Rev.* 85(2):217–246. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00101.x.

Sih A, Bell A, Johnson JC. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol Evol.* 19(7):372–378.
doi:10.1016/j.tree.2004.04.009.

Sih A, Mathot KJ, Moirón M, Montiglio P-O, Wolf M, Dingemanse NJ. 2015. Animal personality and state–behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends Ecol Evol.* 30(1):50–60. doi:10.1016/j.tree.2014.11.004.

Smith BR, Blumstein DT. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behav Ecol.* 19(2):448–455. doi:10.1093/beheco/arm144.

Staff SS. 2010. Keys to soil taxonomy. 11th ed. United States Department of Agriculture NRCS, editor. Washington: US Gov Print Office.

Stankowich T. 2009. When predators become prey: flight decisions in jumping spiders. *Behav Ecol.* 20(2):318–327. doi:10.1093/beheco/arp004.

Sugg DW, Chesser RK, Stephen Dobson F, Hoogland JL. 1996. Population genetics meets behavioral ecology. *Trends Ecol Evol.* 11(8):338–342. doi:10.1016/0169-5347(96)20050-3.

Turra A, Denadai MR. 2002. Substrate use and selection in sympatric intertidal hermit crab species. *Brazilian J Biol.* 62(1):107–112. doi:10.1590/S1519-69842002000100013.

Turra A, Denadai MR. 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from Southeastern Brazil. *Brazilian J Biol.* 63(3):537–544. doi:10.1590/S1519-69842003000300020.

Vieira MC, Peixoto PEC. 2013. Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. Patek S, editor. *Funct Ecol.* 27(2):305–313. doi:10.1111/1365-2435.12051.

Wilson ADM, Godin J-GJ. 2009. Boldness and behavioral syndromes in the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Behav Ecol.* 20(2):231–237.
doi:10.1093/beheco/arp018.

7 CAPÍTULO III - RELAÇÃO ENTRE VARIABILIDADE COMPORTAMENTAL E A ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL EM *CLIBANARIUS SYMMETRICUS*

RESUMO

A especialização individual é a diferença significativa entre o nicho individual e o nicho populacional. Sua ocorrência indica que indivíduos co-específicos utilizam recurso de maneira diferente e que uma população considerada generalista pode ser formada por indivíduos especialistas. Além disso, a especialização individual tem relação com a variabilidade dos traços comportamentais do indivíduo. Assim, o objetivo desse estudo foi analisar a relação entre plasticidade comportamental e especialização individual em caranguejos ermitões da espécie *Clibanarius symmetricus*. Para isso, foram realizados testes comportamentais (ousadia e exploração) e de preferência por microhabitat (substrato) em indivíduos de *C. symmetricus* capturados no estuário do rio Jaguaribe. Após os testes, os indivíduos foram pesados, sexados e medidos. A preferência por substrato foi inferida como o tempo do indivíduo em determinado substrato. Com o pacote RInSp, do software R, foram calculados o tamanho do nicho individual (PSi) e o índice de especialização individual (IS). A relação entre “Tamanho”, “Sexo” e “Substrato de origem” com o “PSi” foi verificada através de um modelo linear generalizado de efeito misto. Foram feitas correlações entre os traços comportamentais (ousadia e exploração) e PSi e entre variabilidade intraindividual dos traços comportamentais e PSi. De maneira geral, os indivíduos tiveram maior preferência pelo substrato areia e menor pelo substrato banco de ostra. Esse padrão, repetido em todas as classes da população, indica que a preferência por ostra em ambientes naturais se dá por limitações do nicho fundamental, como restrição geográfica. O nível de atividade dos indivíduos teve uma correlação positiva com frequência em banco de ostra e correlação negativa com frequência em areia. O tamanho do nicho individual não foi explicado de forma significativa pelo “Tamanho”, “Sexo” e “Substrato de origem” do indivíduo. Isso significa que a diferença entre o nicho individual e populacional não é resultado de diferenças fenotípicas entre os indivíduos e pode ser classificada como especialização individual. Animais com maior nível de atividade apresentaram maior nicho individual do que os animais com menor nível de atividade. A variabilidade intraindividual dos traços comportamentais não teve relação com o tamanho do nicho individual. O nível de especialização individual foi

significativamente alto ao longo de todo o experimento. Isso sugere que a população é composta de animais com nichos diferentes e com baixa sobreposição. Isso é importante, pois a população tende a se distribuir em uma maior quantidade de microhabitats.

Palavras-chave: Plasticidade comportamental. Nível de atividade. Nicho ecológico.

ABSTRACT

Individual specialization (IS) is the substantial difference between individual niche and populational niche. Its occurrence implies that coespecific individuals acquire resource in different ways and that a generalist population may be constituted of specialist individuals. Intra-specific competition and predation pressure increase IS and inter-specific competition decreases IS. Besides that, IS may be related to variability in behavioural traits of individuals. This study aims to analyze relation between behavioural plasticity and individual specialization in hermit crabs *Clibanarius symmetricus*. We conducted behavioural (boldness and exploration) and microhabitat preferences tests (substrate type) in individuals of *C. symmetricus* collected in Jaguaribe river estuary. Posteriorly, individuals were sexed and measured. Microhabitat preference was inferred as time frequency that an individual spent in the substrate. Using RInSp package of Software R, individual niche width (PSi) and individual specialization were calculated. Relation between “size”, “sex” and “substrate” with “PSi” was verified with a Generalized Linear Mixed Effect Model. PSi was correlated with behavioural traits (boldness and exploration) and with intraindividual variability in behavioural traits. Individuals exhibited more preference to “sand” and less preference to “oyster bank”. This pattern indicates that preference for oyster bank in natural environment may occur due to limitations in fundamental niche, like geographical limitation. Activity level was positively correlated with frequency in oyster bank and negatively correlated with sand. Individual niche width was not explained by “size”, “sex” and “substrate”. This implies that differences between individual and populational niche is not result from phenotypic differences between individuals and may be classified as individual specialization. Animals with higher activity level showed larger individual niche than animals with lower activity level. Individual specialization index was substantial high throughout the experiment. This implies that population is constituted by animals with different niches and these niches show low overlap. This allows population to spread over a larger amount of microhabitat.

Key-words: Behavioural plasticity; activity level; Ecological niche.

INTRODUÇÃO

O conceito de nicho ecológico se refere à interação entre tolerâncias e necessidades que define condições e recursos necessários para uma espécie cumprir seu modo de vida (Hutchinson, 1957). Essa ideia assumia inicialmente que indivíduos coespecíficos não possuíam variações significativas, portanto o nicho individual servia apenas para entender o nicho populacional ou da espécie (Zaccarelli *et al.* 2013). Entretanto, indivíduos em uma mesma população podem possuir nichos significativamente diferentes, formando um subgrupo do nicho populacional (Van Valen, 1975). A presença dessa variação intraespecífica é importante para o processo da seleção natural e sexual, pois significa que indivíduos coespecíficos podem não ser ecologicamente equivalentes na utilização de recursos (Bolnick *et al.*, 2007, Ingram *et al.*, 2011).

O nicho total da população (TNW) corresponde à soma do componente intraindividual (WIC) e do componente interindividual (BIC) (Svanback, Bolnick, 2005). A especialização individual ocorre quando o nicho de um indivíduo é substancialmente menor que o da população, ou seja, a relação entre WIC/TNW é pequena (Snowberg *et al.*, 2015). Com isso, populações generalistas podem ser formadas por vários indivíduos especialistas, de modo a diminuir a competição intraespecífica (Bolnick *et al.* 2003).

Para o cálculo de especialização individual, é importante a utilização de métricas com relevância ecológica e que permitam sucessivas mensurações do mesmo indivíduo, como a preferência por microhabitat. Em caranguejos ermitões *Clibanarius symmetricus* (Decapoda: Anomura), o tipo de substrato é um dos principais componentes para a escolha do micro-habitat, pois o substrato possui relação com o forrageamento (Hamasaki *et al.*, 2015), disponibilidade de concha (Bach, Hazlett, 2009) e nível de movimentação (Gherardi, 1990) dos indivíduos.

Entre populações, o nível de especialização individual varia devido à competição (Bolnick *et al.*, 2010), predação (Ingram *et al.*, 2011) e densidade dos indivíduos (Araújo *et al.*, 2011). A variação no uso de recurso pode ser observada entre determinados subgrupos populacionais, como indivíduos de diferente sexo e idade (Araújo *et al.*, 2011). A especialização individual de uma população é favorecida quando a morfologia, a fisiologia e o comportamento do indivíduo o impedem de explorar os mesmos recursos de um coespecífico (Araújo *et al.*, 2011). Além disso, traços de história de vida, como fecundidade tardia, podem restringir o número de estratégias de um indivíduo. Estudos mais recentes têm demonstrado que o nível de

especialização individual também pode estar relacionado à presença de personalidade na população (Dall *et al.*, 2012). Isso porque a constante variabilidade interindividual nos traços comportamentais pode resultar na maior diferença entre os nichos individuais e, conseqüentemente, maior nível de especialização individual (Toscano *et al.*, 2016).

Dessa maneira, esse capítulo teve como objetivos: (i) descrever a preferência por microhabitat de *C. symmetricus* e (ii) relacionar a plasticidade comportamental com a especialização individual na escolha de microhabitat em *C. symmetricus*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Design experimental

Os dados utilizados nesse capítulo foram obtidos com experimento realizado em animais provenientes da coleta 3 (ver seção 3.2. Descrição das coletas). Foi feito 1 teste diário durante 10 dias com cada indivíduo. Em cada teste, foram observados ousadia, nível de exploração (ver seção 4. Rotina de laboratório). Além disso, nesse experimento foi realizada um teste diário de preferência por substrato. Para a realização desse, o indivíduo era colocado em uma arena (50 cm de comprimento x 40 cm de largura x 10 cm de altura), contendo água no centro e os quatro tipos de substratos (“areia”, “lama”, “banco de ostra” e “lama com raízes”) de maneira equidistante. Nessa arena, foi contabilizado o tempo em que o indivíduo permaneceu em cada um dos quatro tipos de substratos. Essa medida foi usada para se inferir o uso do microhabitat (Wakefield *et al.*, 2009). Além disso, foram calculadas a frequência individual de uso do substrato, a largura do nicho individual e a especialização individual da população. Dos 80 animais, 22 morreram ao longo do experimento. Dessa maneira, foram utilizados os dados dos 58 animais sobreviventes para as análises estatísticas, totalizando 580 observações. Após o experimento, os indivíduos foram sexados e medidos (ver seção 4. Procedimentos de laboratório).

Análise estatística

Os dados foram organizados em uma matriz X , na qual cada elemento X_{ij} é a porcentagem de tempo gasto no substrato j pelo indivíduo i . A preferência por

substrato foi inferida como o tempo em que o animal gastou nesse substrato. Os testes para especialização individual foram feitos utilizando-se o pacote RInSp (Zaccarelli et al., 2013) da linguagem de programação programa R (R CoreTeam, 2013). Primeiro, foi calculado o índice padronizado de amplitude de nicho de Levins (B) para cada indivíduo (Hulbert, 1978). Esse índice varia de 0 (menor amplitude de nicho), a 1 (maior amplitude de nicho). Depois, foram calculados o nível de sobreposição de nicho individual em relação ao nicho populacional (PSi) para cada observação. Esse índice varia de 0 a 1, sendo 0 a ausência de sobreposição entre o nicho individual e populacional e 1 a sobreposição completa (Bolnick *et al.*, 2003).

Posteriormente, foi realizado um Modelo Linear Generalizado de Efeito Misto, utilizando “B” e “PSi” como variáveis respostas, “Indivíduo” como variável de efeito aleatório e “Tamanho”, “Sexo” e “Substrato de origem” como variáveis de efeito fixo. Primeiro foi gerado um modelo completo, com todas as variáveis explicativas. Em seguida, foi retirada uma variável por vez, gerando modelos cada vez mais simples. Os modelos gerados foram então comparados para se verificar qual modelo melhor se adequava aos dados do experimento. O tempo de re-emergência e o tempo de movimentação foram correlacionados com o PSi para se verificar a relação dos traços comportamentais com o tamanho do nicho individual. A variabilidade intraindividual dos dois traços comportamentais também foi correlacionada com PSi para se conhecer a relação entre plasticidade comportamental e tamanho do nicho individual.

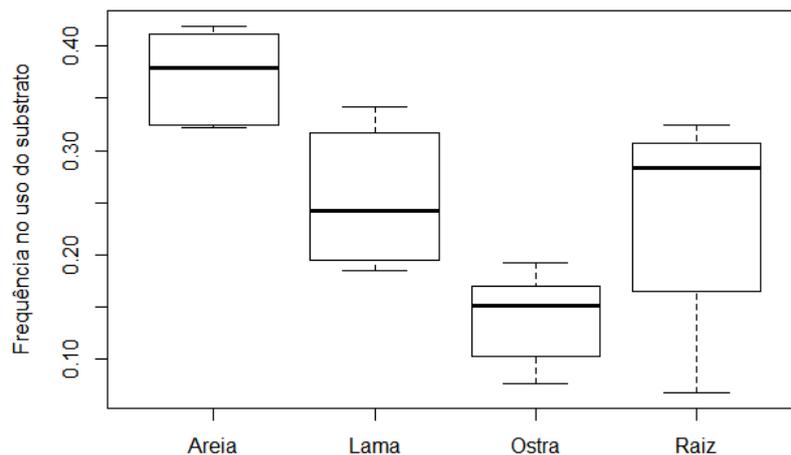
O índice de especialização individual (IS) foi calculado para todas as observações e em cada dia separadamente. Esse índice varia de 0 a 1, sendo 0 (maior nível de especialização individual) a 1 (menor nível de especialização individual). Posteriormente, esse índice foi comparado com 1000 simulações populacionais aleatórias para se verificar se o valor era significativo. Além disso, foram calculados índices levando-se em conta os subgrupos populacionais: substrato de origem, sexo e classes de tamanho. Isso foi necessário para se verificar se os subgrupos populacionais diferiam em relação à especialização individual ou se a população poderia ser tratada como um único grupo para se calcular a especialização.

RESULTADOS

Dentre os 80 indivíduos, 58 sobreviveram até o final do experimento (15 coletados na areia, 17 na lama, 17 em banco de ostra e 9 em lama com raízes), sendo

40 machos e 18 fêmeas. Os indivíduos passaram mais tempo no substrato areia (35.6%), seguido de lama com raiz (25.5%), lama (25.5%) e banco de ostra (13.5%) (Figura 12). A maior preferência por areia e menor por ostra foi encontrada em 49 dos 58 indivíduos analisados e em 60% das observações. Esse padrão ocorreu tanto em machos como em fêmeas, em todas as classes de tamanho e em todos os dias do experimento. Essa preferência também não se alterou de acordo com o substrato de origem do indivíduo. Animais coletados nos quatro tipos de substratos no ambiente natural, inclusive em banco de ostra, tiveram maior preferência por areia e menor preferência por banco de ostra ao longo do experimento.

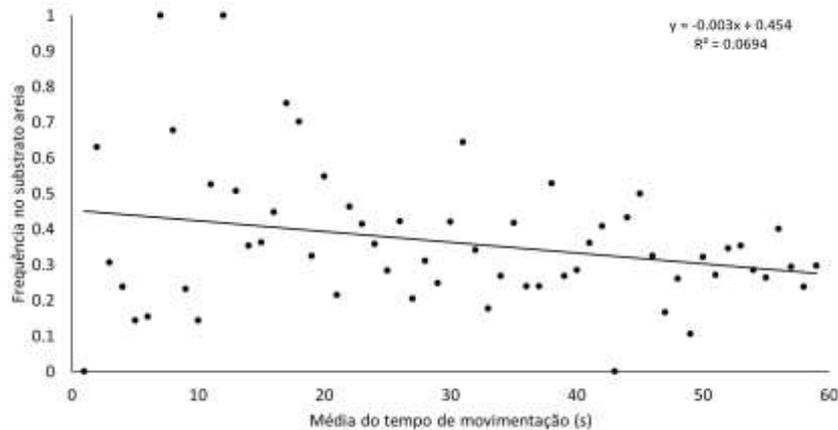
Figura 12 – Frequência individual do uso de diferentes tipos de substratos por *C. symmetricus* em experimento



Fonte: dados da pesquisa.

Os traços comportamentais apresentaram correlação com a preferência por substrato. A frequência dos indivíduos no substrato “ostra” apresentou correlação negativa com o tempo de re-emergência ($r = -0.23$) e positiva com o tempo de movimentação ($r = 0.19$). Isso indica que indivíduos mais ousados e com maior tempo de movimentação (proativos) passaram mais tempo no substrato ostra. Para a frequência no substrato areia, indivíduos menos ousados e com menor movimentação (reativos) passando mais tempo nesse substrato (Figura 13)

Figura 13 – Correlação entre tempo de movimentação individual e a frequência no uso do substrato areia em *C. symmetricus*



Fonte: dados da pesquisa.

O índice padronizado de amplitude de nicho de Levins variou de 0 a 0.98. O modelo linear generalizado de efeito misto mais adequado aos dados mostrou que “Tamanho” e “Ousadia” explicaram de forma significativa a variação na amplitude do nicho individual (Tabela 5). Indivíduos menores apresentaram maior amplitude de nicho do que indivíduos maiores e indivíduos mais ousados apresentaram maior amplitude de nicho do que indivíduos menos ousados. A variabilidade intraindividual na ousadia apresentou uma correlação positiva com a amplitude de nicho ($r_s=0,29$),

Tabela 5 – Modelo linear generalizado de efeito misto entre Ba (Índice padronizado de amplitude de nicho de Levins) e Tamanho, Peso, Sexo e Substrato de origem em *C. symmetricus* coletados no estuário do rio Jaguaribe

	Estimate	Erro	Z	p
Intercept	0.75	1.37	0.54	0.58
Tamanho	-0.37	0.18	-1.98	0.04
Ousadia	0.05	0.002	-2.07	0.03

Fonte: dados da pesquisa.

A sobreposição do nicho individual com o nicho populacional (PSi) variou de um máximo de 0,27 a um mínimo de 0,58. O modelo linear generalizado de efeito misto mostrou que as variáveis preditoras “Peso”, “Sexo”, “Substrato de origem” e

“Tamanho” não explicaram de forma significativa a variável resposta “PSi” (Tabela 6). O modelo contendo todas as variáveis preditoras não apresentou diferença significativa em relação ao modelo nulo ($p=0,8$).

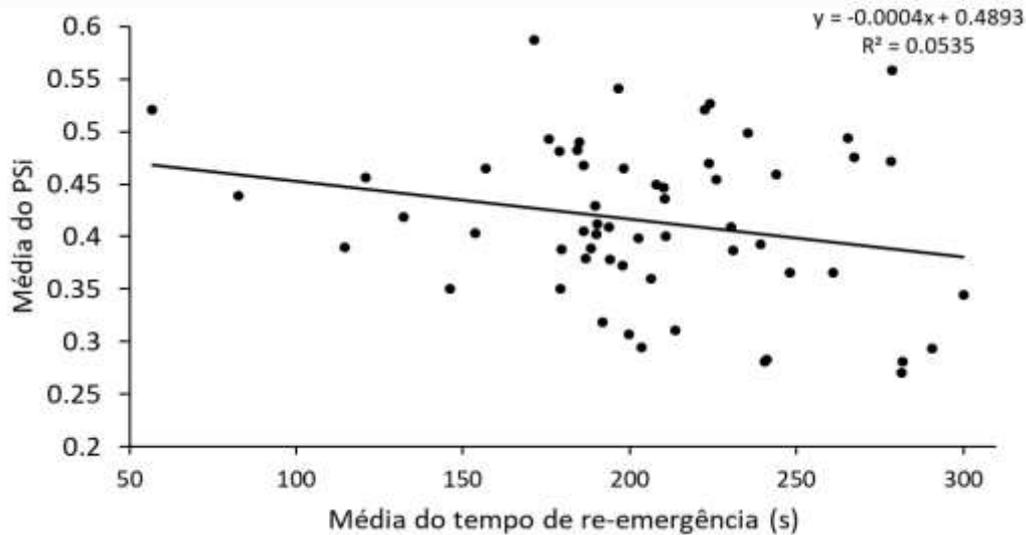
Tabela 6 – Modelo linear generalizado de efeito misto entre PSi (sobreposição do nicho individual e nicho populacional) e Tamanho, Peso, Sexo e Substrato de origem em *C. symmetricus* coletados no estuário do rio Jaguaribe.

	Estimate	Erro	Z	p
Intercept	-0.69	0.86	-0.77	0.42
Peso	0.06	0.10	0.06	0.94
Tamanho	-0.01	0.12	-0.08	0.92
Lama	-0.38	0.32	-1.18	0.23
Banco de Ostra	0.1	0.33	0.32	0.74
Lama com Raiz	-0.11	0.38	-0.31	0.75
Macho	-0.05	0.26	-0.21	0.82

Fonte: dados da pesquisa

Os traços comportamentais diferiram na relação com a sobreposição do nicho individual e populacional (PSi). O coeficiente de correlação de Spearman entre tempo de re-emergência e PSi foi negativo ($r = -0,23$), com indivíduos mais ousados apresentando maior sobreposição de nicho com a população (Figura 14). A variabilidade intraindividual na ousadia não apresentou relação com a sobreposição de nicho ($r=0,05$). O tempo de movimentação apresentou correlação positiva com PSi ($r = 0,19$) e a variabilidade intraindividual do tempo de movimentação não apresentou correlação com PSi ($r=0,05$).

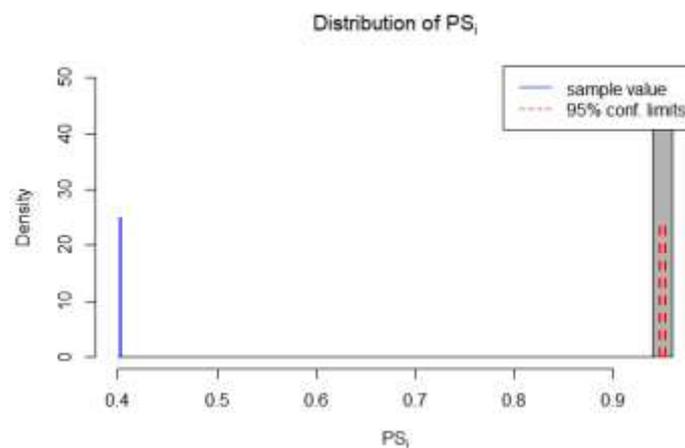
Figura 14 – Correlação da sobreposição entre o nicho individual e populacional e tempo de re-emergência em *C. symmetricus*



Fonte: dados da pesquisa.

O índice de especialização individual (IS) geral calculado ao longo de todo o experimento foi 0.4. Esse valor foi significativamente menor ($p=0.01$) que o de populações simuladas aleatoriamente, indicando um alto nível de especialização individual no uso de substrato (Figura 15). Ao longo do experimento, o índice mínimo foi de 0.31 no 2º dia e o máximo foi de 0.46 no 4º dia. Em todos os dias, o nível de especialização individual foi significativo.

Figura 15 – Especialização individual na preferência por substrato em *C. symmetricus* coletados no estuário do rio Jaguaribe

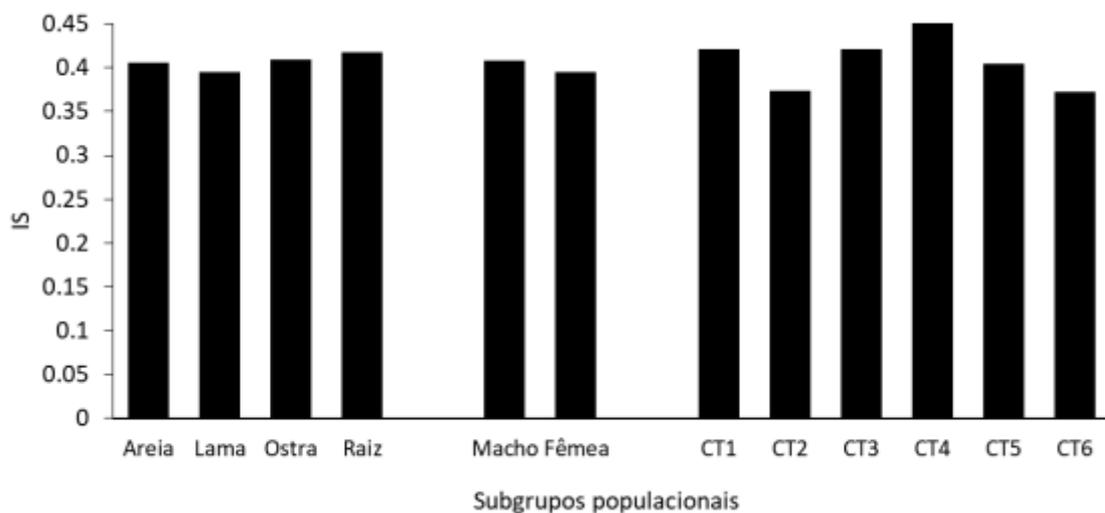


Fonte: dados da pesquisa.

Houve pouca variação da especialização individual entre subgrupos populacionais (Figura 16). O índice IS foi semelhante entre os sexos (IS dos machos

= 0,40 e IS das fêmeas = 0,39) e entre os animais coletados em diferentes substratos (máximo em indivíduos coletados na lama, IS = 0,39, e mínimo em indivíduos coletados em raiz, IS = 0,41). Indivíduos na maior classe de tamanho apresentaram maior especialização individual, IS = 0,37, enquanto aqueles em classes de tamanho intermediário tiveram menor especialização individual, IS=0,45.

Figura 16 – Especialização individual em *C. symmetricus* de acordo com o sexo, a classe de de tamanho, sexo e o substrato de origem



Fonte: dados da pesquisa.

DISCUSSÃO

De maneira geral, durante o experimento houve uma maior preferência dos indivíduos pelo substrato “areia” e uma menor preferência por ostra. Essa padrão se repetiu do primeiro ao último dia, o que sugere que não foi resultado de uma possível influência do tempo de cativeiro dos indivíduos. Além disso, essa preferência foi constatada em animais coletados em todos os substratos. Isso indica que a escolha pelo substrato “ostra” em ambientes naturais é resultado de uma restrição do nicho fundamental, como limitações geográficas da população (Bonnet-Lebrun, 2018). A consistência no substrato “areia” indica que ele possui vantagens a esse respeito em relação aos outros substratos. Para um animal bentônico, como o caranguejo ermitão, o tipo de substrato representa não apenas um local para se viver, mas uma fonte de recursos, como alimento (Hamasaki *et al.*, 2015) e concha (Bach, Hazlett, 2009), e de abrigos contra predadores devido à facilidade de escavação (Turra, Denadai, 2002).

Apesar desse padrão, existem indivíduos com preferências por outros substratos. Essa variação intraespecífica é importante porque indica que os indivíduos são capazes de ocupar uma maior diversidade de microhabitats (Van Valen 1965, Pagani-Núñez *et al.*, 2015). Essa diferenciação no nicho individual pode ocorrer devido a indivíduos co-específicos apresentarem diferenças na detecção e utilização do recurso (Araújo *et al.*, 2011), critérios diferentes para se estabelecer qual o melhor recurso (Schoener, 1971) ou por competição por interferência (Sol *et al.*, 2005).

Os traços comportamentais dos indivíduos tiveram relação com a preferência por substrato, com animais mais ativos com maior frequência em ostra e animais menos ativos com maior frequência em areia. Desse modo, o nível de atividade do indivíduo teve relação com o tipo de substrato escolhido (Gherardi, 1990; Barnes, 2003). Isso ocorreu provavelmente devido a animais que são menos ativos terem facilidade de escavar e se esconder em substratos como areia (Rebach, 1974) e lama (Turra, Denadai, 2002).

O tamanho do nicho individual apresentou grande variação entre os indivíduos. Isso significa que uma mesma população é formada por co-específicos generalistas (grande nicho individual) e especialistas (pequeno nicho individual). Animais com maiores nichos conseguem explorar um maior número de microhabitat do que animais com menores nichos. Entretanto, indivíduos mais especialistas tendem a utilizar melhor os recursos nos quais se especializaram. A diferença no tamanho dos nichos individuais representa uma diferença entre quantidade de microhabitat a serem explorados em relação à qualidade dessa exploração.

A diferença entre as sobreposições dos nichos individuais e populacional não foi explicada de forma significativa pelo sexo, tamanho e substrato de origem dos indivíduos. Estudos têm encontrado relação entre sexo (Shine 1991) e morfologia (Snowber *et al.*, 2015, Kamath, Losos, 2016) do indivíduo com o tamanho do seu nicho. Entretanto, esse trabalho não encontrou relação entre tamanho de nicho individual e esses subgrupos populacionais. Isso significa que a diferença entre os nichos individuais e o nicho populacional pode ser caracterizada como especialização individual, e não como produto de um possível polimorfismo na população (Bolnick *et al.*, 2003).

O nível de atividade apresentou correlação com o tamanho do nicho individual, de modo que indivíduos mais ativos tenderam a ter uma maior sobreposição de nicho com a população. Esse resultado é esperado, já que animais com maior nível de

atividade tendem a explorar uma maior quantidade de microhabitats do que indivíduos menos ativos. Desse modo, a população é formada por indivíduos mais ativos e generalistas no uso de microhabitat e indivíduos menos ativos e especialistas no uso de microhabitat. Esses especialistas tenderam a passar maior frequência de tempo em areia e lama. Indivíduos especialistas tendem desaparecer mais facilmente com a perda de habitat devido a fragmentação e ações antrópicas (Colles *et al.*, 2009).

A especialização individual não deve ser expressa simplesmente como presente ou ausente, mas como um índice contínuo, que varia entre populações e na mesma população ao longo do tempo (Bolnick *et al.*, 2002). O nível de especialização individual da população de *C. symmetricus* encontrado no experimento foi significativamente alto. Isso indica o nicho individual é substancialmente menor que o nicho total da população (Schreiber *et al.*, 2011). Em ambientes naturais com pouco recurso, espera-se que haja pequena sobreposição entre os nichos individuais faz com que haja uma menor competição intraespecífica por recurso (Svanback, Bolnick, 2007). Entretanto, mesmo em laboratório, onde não havia restrição de recursos, a especialização individual se manteve, indicando uma forte diferenciação ecológica entre indivíduos co-específicos.

O nível de especialização individual apresentou pouca variação ao longo dos 10 dias de experimento. Isso significa que o nicho total da população e o nicho individual não variaram de forma significativa ao longo do tempo (Bolnick *et al.*, 2010). Essa consistência pode ter ocorrido devido à constante presença de recursos fornecidos durante o experimento, uma vez que a especialização individual tende a se alterar com a variação da quantidade de um determinado recurso ou com aumento da competição.

REFERÊNCIAS

ARAÚJO, M.S., BOLNICK, D.I., LAYMAN, C.A. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology Letters**, 14:948–958, 2011.

BACH, C. E. AND B. A. HAZLETT. Shell shape affects the movement patterns and microhabitat choice of the hermit crabs *Calcinus elegans*, *C. laevimanus*, and *C. latens*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** 382:27–33, 2009.

BOLNICK, D.I., YANG, L.H., FORDYCE, J.A., DAVIS, J.M., SVANBACK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, 83:2936–2941, 2002.

BOLNICK, D.I., SVANBACK, R., FORDYCE, J.A., YANG, L.H., DAVIS, J.M., HULSEY, C.D., FORISTER, M.L. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28, 2003.

BOLNICK, D.I., SVANBACK, R., ARAÚJO, M.S., PERSSON, L. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. **PNAS**, 12:10075-10079, 2007

BOLNICK, D.I., INGRAM, T., STUTZ, W.E., SNOWBERG, L.K., LAU, O.L., PAULL, J.S. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. **Proceedings of the Royal Society of London**, 277:1789–1797, 2010.

DALL SRX, BELL AM, BOLNICK DI, RATNIEKS FLW. An evolutionary ecology of individual differences. Sih A, editor. **Ecol Lett**. 15(10):1189–1198, 2012.

GHERARDI, F. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 143: 221-238, 1990.

HAMASAKI, K., ISHIYAMA, N., KITADA, S. Settlement behavior and substrate preference of the coconut crab *Birgus latro* megalopae on natural substrata in the laboratory. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 468:21-28, 2005.

HULBERT, S. H. The measurement of niche overlap and some relatives. **Ecology**, 59: 67-77, 1978.

HUTCHINSON, G.E. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symp. **Quant. Biol.**, 22, pp. 425-427, 1957.

INGRAM, T., STUTZ, W.E., BOLNICK, D.I. Does intraspecific size variation in a predator affect its diet diversity and top-down control of prey? **PLoS ONE**, 6, e20782, 2011.

KAMATH, A., LOSOS, J.B. Does ecological specialization transcend scale? Habitat partitioning among individuals and species of *Anolis* lizards. *Evolution*, 3:541-549, 2016.

PAGANI-NÚÑEZ, E., VALLS, M., SENAR J.C. Diet specialization in a generalist population: the case of breeding great tits *Parus major* in the Mediterranean area. **Oecologia**, 179: 629–640, 2015.

REBACH, S. Burying Behavior in Relation to Substrate and Temperature in the Hermit Crab, *Pagurus longicarpus*. **Ecology**, 55:195-198, 1974.

SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 2:369–404, 1971.

SCHREIBER, S.J., BURGER, R., BOLNICK, D.I. The community effects of phenotypic and genetic variation within a predator population. **Ecology**, DOI: 10.1890/10-2071.1, 2011.

SHINE, R. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. **American Naturalist**, 138, 103– 122, 1991.

SNOWBERG, L.K., HENDRIX, K.M., BOLNICK, D.I. Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. **Oecologia**, 178:89-101, 2015.

SVANBACK, R.L., BOLNICK, D.I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. **Proceedings of the Royal Society B**, 274:839-844, 2007.

SOL, D., ELIE, M., MARCOUX, M., CHROSTOVSKY, E., PORCHER, C., LEFEBVRE, L. Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida Doves of Barbados. **Ecology**, 86, 2397–2407, 2005.

SVANBACK, R.L., BOLNICK, D.I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research**, 7:993–1012, 2005.

TOSCANO, B.J., GOWNARIS, N.J., HEERHARTZ, S.M., MONACO, C.J. Personality, foraging behavior and specialization: integrating behavioral and food web ecology at the individual level. **Oecologia**, DOI 10.1007/s00442-016-3648-8, 2016.

TURRA A, DENADAI MR. Substrate use and selection in sympatric intertidal hermit crab species. **Brazilian J Biol**. 62(1):107–112. doi:10.1590/S1519-69842002000100013, 2002.

VAN VALEN, L. Morphological variation and niche width of ecological niche. **American Naturalist**, 99:377-390, 1965.

ZACCARELLI, N, BOLNICK, D., MANCINELLI, G. RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. **Methods in Ecology and Evolution**, 4:1018-1023, 2013.

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A preferência por microhabitat é um aspecto ecológico importante para animais bentônicos, como *C. symmetricus*. Isso porque essa escolha leva indivíduos a experimentarem condições abióticas diferentes, maior facilidade ou dificuldade de encontrar recursos e maior ou menor possibilidade de interações bióticas. Diante disso, características que façam um indivíduo escolher um microhabitat diferente de outro fazem com que ele possa ter uma vantagem em relação a um coespecífico.

A grande especialização individual na escolha de microhabitat faz com que indivíduos coespecíficos tenham pouco sobreposição de nichos individuais. Como consequência, existirá uma menor competição intraespecífica na população, permitindo que os indivíduos sobrevivam em uma maior diversidade de microhabitats. Dessa maneira, haverá uma maior distribuição da espécie em questão. Além disso, a existência de indivíduos generalistas e especialistas faz com que alguns sejam mais adaptados a mudanças ambientais do que outros.

A associação do tamanho do nicho individual com nível de atividade indica que os traços comportamentais são aspectos do fenótipo que podem promover diferenciações ecológicas. Por exemplo, indivíduos com diferentes níveis de atividade podem ter diferentes possibilidades de obtenção de recurso, reprodução e de fuga de predadores. Consequentemente, a variação no nível de atividade de coespecíficos pode levar a diferentes pressões de seleção, gerando subgrupos populacionais.

A correlação entre os traços comportamentais mostra a presença de tipos comportamentais ativo e reativo. Além disso, a grande variabilidade intraindividual do nível de atividade também indica uma maior possibilidade de adaptação frente a possíveis mudanças ambientais. Isso é esperado em animais que habitam regiões entre-marés, como *C. symmetricus*.

A variação intraespecífica encontrada no trabalho mostra que o entendimento de aspectos ecológicos individuais é essencial para o entendimento da dinâmica populacional. Por exemplo, em uma população considerada generalista na utilização de microhabitat, pode haver especialização individual no uso de microhabitat, com indivíduos utilizando apenas um tipo de microhabitat. Nesse caso, a conservação dessa população deveria levar em conta a conservação dos diversos microhabitats. Caso os dados utilizados sejam apenas os da população de maneira geral, informações sobre o indivíduo serão perdidas ou mascaradas.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P.; NYBLADE, C.; SHELDON, S. Resource partitioning and competition for shells in a subtidal hermit crab species assemblage. **Oecologia**, Berlim, v. 69, p. 429-445, 1986.
- ARAÚJO, M.S.; BOLNICK, D.I.; LAYMAN, C.A. 2011. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology Letters**, Malden, v. 14, p. 948–958, 2011.
- ARAÚJO J.M.C.; OTERO X.L.; MARQUES A.G.B.; NÓBREGA G.N.; SILVA J.R.F.; FERREIRA T.O. Selective geochemistry of iron in mangrove soils in a semiarid tropical climate: effects of the burrowing activity of the crabs *Ucides cordatus* and *Uca maracoani*. **Geo-Marine Letters**, [s. l.], v. 32, p. 289–300, 2012.
- BELL, A.M. Future directions in behavioural syndromes research. **Proceedings of The Royal Society**, Londres, v. 274, p. 755-761, 2007.
- BELL, A.M.; HANKINSON, S.J.; LASKOWSKI, K.L. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 77, p.771-783, 2009.
- BENVENUTO C.; SARTONI G.; GHERARDI F. Foraging behaviour of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, Cambridge, v. 83, p. 457–461, 2003.
- BERGMULLER, R.; TABORSKY, M. Adaptive behavioural syndromes due to strategic niche specialization. **Bmc Ecology**, [s. l.], v. 7, p. 12, 2007.
- BERGMÜLLER, R.; TABORSKY, M. Animal personality due to social niche specialisation. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 25, p. 504-511, 2010.
- BERGMÜLLER, R.; SCHÜRCH, R.; HAMILTON, I.M. Evolutionary causes and consequences of consistent individual variation in cooperative behaviour. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, Londres, v. 365, p. 2751-2764, 2010.
- BOLNICK, D.I.; YANG, L.H.; FORDYCE, J.A.; DAVIS, J.M.; SVANBACK, R. Measuring individual-level resource specialization. **Ecology**, Washington, v. 83, p. 2936–2941, 2002.
- BOLNICK, D.I.; SVANBACK, R.; FORDYCE, J.A.; YANG, L.H.; DAVIS, J.M.; HULSEY, C.D.; FORISTER, M.L. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 161, p. 1-28, 2003.
- BOLNICK, D.I.; SVANBACK, R.; ARAÚJO, M.S.; PERSSON, L. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. **Pnas**, [s. l.], v. 12, p. 10075-10079, 2007.
- BOLNICK, D.I.; INGRAM, T.; STUTZ, W.E.; SNOWBERG, L.K.; LAU, O.L.; PAULL, J.S. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in

population and individual niche width. **Proceedings Of The Royal Society Of London**, Londres, v. 277, p. 1789–1797, 2010.

BRIDGER, D.; BONNER, S.J.; BRIFFA, M. Individual quality and personality: bolder males are less fecund in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Proceedings of the Royal Society**, Londres, v. 282, p. 20142492, 2015.

BRIFFA, M.; ELWOOD, R. Motivational change during shell fights in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 62, p. 505-510, 2001.

BRIFFA, M.; MOWLES, S.L. Hermit crabs. **Current Biology**, Oxford, v. 18, p. 144-146, 2008.

BRIFFA, M.; RUNDLE, S.D.; FRYER, A. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. **Proceedings of the Royal Society**, Londres, v. 275, p. 1305-1311, 2008.

BRIFFA, M.; TWYMAN, C. Do I stand out or blend in? Conspicuousness awareness and consistent behavioural differences in hermit crabs. **Biology Letters**, Londres, v. 23, p. 330-332, 2010.

BRIFFA, M.; WEISS, A. Animal personality. **Current Biology**, Oxford, v. 20, p. 912-914, 2010.

BRIFFA, M. The Influence of Personality on a Group-Level Process: Shy Hermit Crabs Make Longer Vacancy Chains. **Ethology**, [s. l.], v. 119, p. 1014-1023, 2013.

BRIFFA, M.; BRIDGER, D.; BIRO, P.A. How does temperature affect behaviour? Multilevel analysis of plasticity, personality and predictability in hermit crabs. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 86, p. 47-54, 2013.

BRIFFA, M.; SNEDDON, L. U.; WILSON, A. J. Animal personality as a cause and consequence of contest behaviour. **Biology Letters**, Londres v. 11, p. 20141007, 2015.

BUDAEV, S. "Personality" in the Guppy (*Poecilia reticulata*): a correlational study of exploratory behavior and social tendency. **Journal of comparative psychology**, [s. l.], v. 111, p. 399-411, 1997.

CAREAU, V.; THOMAS, D.; HUMPHRIES, M.M., RÉALE, D. Energy metabolism and animal personality. **Oikos**, [s. l.], v. 117, p. 641– 653, 2008.

CARERE, C.; EENS, M. Unravelling animal personalities: How and why individuals consistently differ? **Behaviour**, [s. l.], v. 142, p. 1155–1163, 2005.

CARTER, A.J.; FEENEY, W.E.; MARSHALL, H.M.; COWLISHAW, G.; HEINSOHN, R. Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? **Biological Reviews**, [s. l.], v. 88, p. 465-475, 2013.

COLEMAN, K.; WILSON, D.S. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 56, p. 927–936, 1998.

COSTA, A.; SALVIDIO, S.; POSILLICO, M.; MATTEUCCI, G.; CINTI, B.; ROMANO, A. Generalisation within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. **Scientific Reports**, [s. l.], v. 5, n. 13260, 2015.

COURTENE-JONES, W.; BRIFFA, M. Boldness and asymmetric contests: role- and outcome-dependent effects of fighting in hermit crabs. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 25, p. 1073-1082, 2014.

DALL, S.R.X.; BELL, A.B.; BOLNICK, D.I.; RATNIEKS, F.L.W. An evolutionary ecology of individual differences. **Ecology letters**, Malden , v. 15, p. 1189-1198, 2012.

DEWITT, T.J.; SIH, A.; WILSON, D.S. Costs and limits of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 13, p. 77-81, 1998.

DINGEMANSE, N.J.; KAZEM, A.J.N.; RÉALE, D.; WRIGHT, J. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 25, p. 81-89, 2009.

DUCKWORTH R. A. Adaptive dispersal strategies and the dynamics of a range expansion. **The American Naturalist**, Chicago, v. 172, p. 1710-1086, 2008.

ELWOOD, R.W.; POTHANIKAT, R.M.E.; BRIFFA, M. Honest and dishonest displays, motivational state and subsequent decisions in hermit crab shell fights. **Animal Behaviour**, [s. l.], v. 72, p. 853-859, 2006.

GHERARDI, F. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 143, p. 221-238, 1990.

GHERARDI, F.; AQUILONI, L.; TRICARICO, E. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. **Current Zoology**, [s. l.], v. 58, p. 567-579, 2012.

GORMAN, D.; SIKINGER, C.E.; TURRA, A. Spatial and temporal variation in the predation risk for hermit crabs in a subtropical bay. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 462, p. 98–104, 2015.

GOSLING, S.D. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? **Psychol Bull**, [s. l.], v. 127, p. 45–86, 2001.

GOULET, C.T.; THOMPSON, M.B.; MICHELANGELI, M.; WONG, B.B.M.; CHAPPLE, D.G. Thermal physiology: A new dimension of the pace-of-life syndrome. **Journal of Animal Ecology**, [s. l.], v. 86, p. 1269–1280, 2017.

- HAMASAKI, K.; ISHIYAMA, N.; KITADA, S. Settlement behavior and substrate preference of the coconut crab *Birgus latro megalopae* on natural substrata in the laboratory. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 468, p. 21-28, 2005.
- HAZLETT, B.A. The behavioral ecology of hermit crabs. **Annual Review of Ecology**, [s. l.], v. 12, p. 1–22, 1981a.
- HAZLETT, B.A. Daily movements of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. **Bulletin of Marine Science**, [s. l.], v. 31, p. 177-183, 1981b.
- INGRAM, T.; STUTZ, W.E.; BOLNICK, D.I. Does intraspecific size variation in a predator affect its diet diversity and top-down control of prey? **PLoS ONE**, [s. l.], v. 6, e20782, 2011.
- JANDT, J.K.; BENGSTON, S.; PINTER-WOLLMAN, N.; PRUITT, J.N.; RAINE, N.E.; DORNHAUS, A.; SIH, A. Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. **Biological Reviews**, [s. l.], v. 89, p. 48-67, 2014.
- KOBLER A.; KLEFOTH T.; MEHNER T.; ARLINGHAUS R. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? **Oecologia**, Berlin, v. 161, p. 837–847, 2009.
- KOMERS, P.E. Behavioural plasticity in variable environments. **Canadian Journal of Zoology**, [s. l.], v. 75, p. 161-169, 1996.
- MOWLES, S.L.; COTTON, P.A.; BRIFFA, M. Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. **Behavioral Ecology Sociobiology**, [s. l.], v. 66, p. 1087–1094, 2012.
- NEGRI, M.; LEMAITRE, R.; MANTELATTO, F.L. Molecular and morphological resurrection of *Clibanarius symmetricus* (Randall, 1840), a cryptic species hiding under the name for the “thin stripe” hermit crab *C. vittatus* (Bosc, 1802) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). **Journal of Crustacean Biology**, [s. l.], v. 34, p. 848–861, 2014.
- NICOLAUS, M.; MATHOT, K. J.; ARAYA-AJOY, Y.G.; MUTZEL, A.; WIJMENGA, J. J.; KEMPENAERS, B.; DINGEMANSE, N. J. Does coping style predict optimization? An experimental test in a wild passerine bird. **Proceedings of the Royal Society**, Londres, v. 282, rspb20142405, 2015.
- OSORNO J-L.; FERNÁNDEZ-CASILLAS, L.; RODRÍGUEZ-JUÁREZ, C. Are hermit crabs looking for light and large shells? Evidence from natural and field induced shell exchanges. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 222, p. 163–173, 1998.
- PALLAS, A.; GARCIA-CALVO, B.; CORGOS, A.; FREIRE, J. Distribution and habitat use patterns of benthic decapod crustaceans in shallow waters: a comparative approach. **Marine Ecology Progress Series**, [s. l.], v. 324, p. 173-184, 2006.

PEEL, M.C.; FINLAYSON, B.L.; MCMAHON, T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. **Hydrology and Earth System Sciences**, [s. l.], v. 11, p. 1633–1644, 2007.

R Development Core Team R. 2019. R: A language and environment for statistical computing.

REBACH, S. Burying Behavior in Relation to Substrate and Temperature in the Hermit Crab, *Pagurus longicarpus*. **Ecology**, Washington, [s. l.], v. 55, p. 195-198, 1974.

REESE, E.S. Behavioral Adaptations of Intertidal Hermit Grabs. **American Zoologist**, [s. l.], v. 9, p. 343-355, 1969.

RITTSCHOFF, D.; TSAI, D.W.; MASSEY, P.G.; BLANCO, L.; KUEBER, G.L.; HAAS, JR., Chemical mediation of behavior in hermit crabs: alarm and aggregation cues. **Journal of Chemical Ecology**, [s. l.], v. 18, p. 959-984, 1992.

SABRY, R.; GESTEIRA, T.; BOEHS, G. First record of parasitism in the mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* (Bivalvia: Ostreidae) at Jaguaribe River estuary - Ceará, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, [s. l.], v. 67, p. 755–758, 2007.

SCHOENER, T.W. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, [s. l.], v. 2, p. 369–404, 1971.

SIH, A.; BELL, A.; JOHNSON, J.C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 19, p. 372-378, 2004.

SIH, A.; BELL, A.M. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. **In Advances in the Study of Behavior**, [s. l.], v. 38, p. 227–281, 2008.

SIH, A.; COTE, J.; EVANS, M.; FOGARTY, S.; PRUITT, J. Ecological implications of behavioural syndromes. **Ecology Letters**, Malden, v. 15, p. 278-289, 2012.

SINN, D.L.; PERRIN, N.A.; MATHER, J.A. Early temperamental traits in an octopus (*Octopus bimaculoides*). **Journal of Comparative Psychology**, [s. l.], v. 115, p. 351-364, 2001.

SNOWBERG, L.K.; HENDRIX, K.M.; BOLNICK, D.I. Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. **Oecologia**, Berlin, [s. l.], v. 178, p. 89-101, 2015.

SOL, D.; ELIE, M.; MARCOUX, M.; CHROSTOVSKY, E.; PORCHER, C.; LEFEBVRE, L. Ecological mechanisms of a resource polymorphism in Zenaida Doves of Barbados. **Ecology**, Washington, [s. l.], v. 86, p. 2397–2407, 2005.

STAMPS, J.A.; GROOTHUIS, T.G.G. Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences.

Philosophical Transactions of the Royal Society, Londres, s. l., v. 365, p. 4029-4041, 2010.

SVANBACK, R.L.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research**, [s. l.], v. 7, p. 993–1012, 2005.

SVANBACK, R.L.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. **Proceedings of the Royal Society B**, Londres, [s. l.], v. 274, p. 839-844, 2007.

TANAKA, M.O.; MAIA, R.C. Shell morphological variation of *Littoraria angulifera* among and within Mangroves in NE Brazil. **Hydrobiologia**, [s. l.], v. 559, p. 193–202, 2006.

TRAN, M.V. Coexisting generalist scavengers occupy different feeding niches. **Marine Biology**, [s. l.], v. 161, p. 2589 – 2596, 2014.

TRAN, M.W. Behavioral Adaptations of Intertidal Hermit Grabs. **Behavioural Processes**, [s. l.], v. 13, p. 35-40, 2015.

TRICARICO, E.; GHERARDI, F. Resource assessment in hermit crabs: the worth of their own shell. **Behavioral Ecology**, [s. l.], v. 18, p. 615-620, 2007.

TURRA, A.; DENADAI, M.R. Substrate use and selection in sympatric intertidal hermit crab species. **Brazilian Journal of Biology**, [s. l.], v. 62, p. 107–112, 2002.

TURRA, A.; LEITE, F.P.P. The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection. **Marine Ecology Progress Series**, [s. l.], v. 265, p. 155-163, 2003.

VAN VALEN, L. Morphological variation and niche width of ecological niche. **The American Naturalist**, Chicago, v. 99, p. 377-390, 1965

VINDAS, M.A; GORISSEN, M.; HÖGLUND, E.; FLIK, G.; TRONCI, V.; DAMSGARD, B.; THÖRNWVIST, P.; NILSEN, T.O.; WINBERG, S.; OVERLI, O.; EBBESSON, E.E. How do individuals cope with stress? Behavioural, physiological and neuronal differences between proactive and reactive coping styles in fish. **Journal of Experimental Biology**, Amsterdam, v. 220, p. 1524-1532, 2017.

WERNER, E.E.; MITTELBACH, G.G.; HALL, D.J.; GILLAM, J.F. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. **Ecology**, Washington, v. 64, p. 1525–1539, 1983.

WILSON, D.S. Adaptive individual differences within single populations. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, Londres, v. 353, p. 199-205, 1998.

ZACCARELLI, N.; BOLNICK, D.; MANCINELLI, G. RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 4, p. 1018-1023, 2013.