



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**Causas y consecuencias de la subordinación competitiva del
cangrejo ermitaño *Clibanarius albidigitus* ante un competidor
superior**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

M. EN C. EDUARDO EVERARDO GARCÍA CÁRDENAS

TUTORA:

**DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

COMITÉ TUTOR:

**DR. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ
(UMDI-SISAL, UNAM)**

**DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI
(UMDI-SISAL, UNAM)**

**DRA. ELSAH ARCE URIBE
(UAEM)**

**DR. JAVIER ALCOCER DURAND
(FES-IZTACALA, UNAM)**

MÉXICO, CD. MX., junio 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**Causas y consecuencias de la subordinación competitiva del
cangrejo ermitaño *Clibanarius albidigitus* ante un competidor
superior**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
M. EN C. EDUARDO EVERARDO GARCÍA CÁRDENAS

TUTORA:
DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

COMITÉ TUTOR:
DR. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ
(UMDI-SISAL, UNAM)
DRA. MAITE MASCARÓ MIQUELAJAUREGUI
(UMDI-SISAL, UNAM)

DRA. ELSAH ARCE URIBE
(UAEM)

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
(FES-IZTACALA, UNAM)

MÉXICO, CD. MX., junio 2024



**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL
(Graduación con trabajo escrito)**

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la Institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo con lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

Causas y consecuencias de la subordinación competitiva del cangrejo ermitaño
Clibanarius albidigitus ante un competidor superior

que presenté para obtener el grado de ----Doctorado---- es original, de mi autoría y lo realicé con el rigor metodológico exigido por mi programa de posgrado, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referidas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de graduación.

Atentamente

Eduardo Everardo García Cárdenas
309185734

(Nombre, firma y Número de cuenta de la persona alumna)

ÍNDICE

Resumen	2
Abstract	3
Introducción general	4
Descripción general del estudio.....	4
Referencias.....	12
Capítulo I. Los cangrejos ermitaños de los géneros <i>Calcinus</i> y <i>Clibanarius</i> no muestran evidencia de exclusión competitiva a escala geográfica	18
Capítulo II. El umbral térmico y la competencia interespecífica ayudan a explicar la coexistencia de cangrejos ermitaños intermareales.....	31
Capítulo III. Diferencias en el ritmo circadiano entre dos especies simpátricas de cangrejos ermitaños como mecanismo para permitir la coexistencia	41
Discusión General.....	64
Conclusiones generales.....	69

Agradecimientos

Al posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar con mi desarrollo académico y por las oportunidades otorgadas durante esta etapa de mis estudios.

Al Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología (CONAHCyT) por la beca otorgada (CVU-828535) para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM-IN-218321) por financiar esta investigación.

Al Programa de Apoyos a Estudiantes de Posgrado (PAEP) por los apoyos económicos para la asistencia a congresos nacionales e internacionales.

A la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía por su apoyo incondicional en la realización de este proyecto. Por ayudarme a resolver mis dudas, por sus ideas en pro de la construcción de un proyecto sólido y por su colaboración en el trabajo experimental. Este proyecto no hubiera sido posible sin el trabajo en equipo.

A la Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui quien nos brindó su apoyo total en la realización de este proyecto, a través de sus ideas y aportes siempre constructivos.

Al Dr. Carlos Rosas Vázquez por su apoyo constante durante la realización de este proyecto, por sus comentarios que enriquecieron la realización del mismo, así como por su tiempo y dedicación.

A la Dra. Elsay Arce Uribe por sus ideas y comentarios que ayudaron a la finalización de este trabajo de tesis. Gracias por su tiempo y dedicación.

Al Dr. Javier Alcocer Durand por sus comentarios para mejorar este proyecto de investigación.

Resumen

Las interacciones entre las especies pueden ocurrir a través de procesos causales, los cuales son cruciales para entender la dinámica de las comunidades biológicas, su estructura, través de diversos procesos biológicos y ambientales en diferentes escalas temporales y espaciales. Este estudio tiene como objetivo contribuir al entendimiento de los procesos espaciales y temporales en la coexistencia de cangrejos ermitaños que compiten por conchas de gasterópodos a través de combinar diferentes enfoques y escalas de tiempo-espacio mediante la modelación de la distribución de las especies de cangrejos ermitaños de *Calcinus* y *Clibanarius* y, de la realización de experimentos controlados para probar la respuesta de *Cli. albidigitus* a la presencia de *Cal. californiensis* su competidor agonístico superior. Los resultados de los modelos espaciales indicaron que en el Océano Pacífico no se observa una exclusión competitiva a escala regional entre las especies de *Calcinus* y *Clibanarius*, sin embargo, se identificó a la temperatura como una de las variables que influye en la coexistencia de siete pares especies de *Calcinus* y *Clibanarius*. La evaluación de los procesos a escala local mediante experimentos de desplazamiento térmico y la presencia del competidor dominante resaltan la posibilidad de una exclusión competitiva de *Cli. albidigitus* como respuesta a la presencia del competidor dominante *Cal. californiensis*. En cuanto a la evaluación temporal, el ritmo endógeno de actividad de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus*, difiere entre estas especies lo que favorece su coexistencia. Además, el ritmo de actividad circadiana de *Cli. albidigitus* se modifica ante la presión competitiva que ejerce la especie dominante *Cal. californiensis*. Esta investigación no identificó una exclusión competitiva a escala regional, sin embargo, la evaluación a escala local demuestra que *Cli. albidigitus* parece ser excluido a regiones térmicas del intermareal más demandantes (intermareal superior); mientras que *Cal. californiensis*, como competidor superior, ocuparía las regiones más adecuadas del intermareal. Los resultados obtenidos apoyan las teorías acerca de que entre las especies competidoras donde existen un competidor dominante responden a procesos selectivos que favorecen la adecuación reduciendo la presión de competencia de la especie subordinada.

Abstract

Interactions between species can occur through causal processes, which are crucial to understand the dynamics of biological communities, their structure, through diverse biological and environmental processes at different temporal and spatial scales. This study aims to contribute to the understanding of the spatial and temporal processes in the coexistence of hermit crabs competing for gastropod shells by combining different approaches and time-space scales by modeling the distribution of the hermit crab species *Calcinus* and *Clibanarius* and by performing controlled experiments to test the response of *Cli. albidigitus* to the presence of *Cal. californiensis*, its superior agonistic competitor. The results of the spatial models indicated that in the Pacific Ocean there is no competitive exclusion at a regional scale between *Calcinus* and *Clibanarius* species, however, temperature was identified as one of the variables that influences the coexistence of seven species pairs of *Calcinus* and *Clibanarius*. The evaluation of local scale processes by means of thermal displacement experiments and the presence of the dominant competitor highlight the possibility of a competitive exclusion of *Cli. albidigitus* as a response to the presence of the dominant competitor *Cal. californiensis*. Regarding the temporal evaluation, the endogenous rhythm of activity of *Cal. californiensis* and *Cli. albidigitus* differs between these species, which favors their coexistence. In addition, the circadian activity rhythm of *Cli. albidigitus* is modified by the competitive pressure exerted by the dominant species *Cal. californiensis*. This research did not identify a competitive exclusion at a regional scale, however, the evaluation at a local scale shows that *Cli. albidigitus* seems to be excluded from the most demanding thermal regions of the intertidal zone (upper intertidal zone); while *Cal. californiensis*, as a superior competitor, would occupy the most suitable regions of the intertidal zone. The results obtained support the theories that among the competing species where there is a dominant competitor, they respond to selective processes that favor fitness by reducing the competitive pressure of the subordinate species.

Introducción general

Descripción general del estudio

Una de las preguntas centrales de la biología contemporánea se fundamenta en entender las bases que explican la diversidad y distribución de los seres vivos. Esta perspectiva incluye el entendimiento de la coexistencia de especies ecológicamente similares. La competencia entre especies puede entenderse desde diferentes perspectivas espacio-temporales, que a su vez se expresan a través de los diferentes niveles de organización biológica. En términos de espacio, la coexistencia de especies competidoras puede abordarse a los diferentes niveles de organización, que va desde su interacción en los microhábitats que comparten (escala local), hasta a una mayor escala espacial que incluye patrones de distribución biogeográfica (escala regional). Asimismo, en términos temporales, la coexistencia de especies competidoras puede abordarse desde escalas menores de organización biológica, a través de cambios conductuales en los periodos de actividad de los individuos, lo cual ocurre frecuentemente como una respuesta plástica de una especie subordinada a la presencia de una especie dominante; las diferencias en los periodos de actividad disminuyen la probabilidad de encuentros interespecíficos. De manera paralela, la coexistencia de especies competidoras puede favorecerse a través de adaptaciones evolutivas que facilitan que, a pesar de la coexistencia en el espacio, las especies competidoras no confluyan debido a sus diferentes ritmos endógenos como resultado de la Selección Natural (Figura 1). En este trabajo evaluamos la posible exclusión competitiva espacial (niveles local y regional) y temporal de especies de cangrejos ermitaños que comúnmente coexisten en las costas del Pacífico mexicano. En particular evaluamos:

- a) Los cambios en la distribución vertical de dos especies (*Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus*) que compiten en las costas de Guerrero en respuesta a la presencia de competidores intra e interespecíficos (exclusión competitiva a escala local).
- b) La posible exclusión competitiva a nivel geográfico (regional) de las especies de cangrejos ermitaños que coexisten en diferentes localidades del Pacífico Mexicano utilizando Modelos de Nicho Ecológico (ENM).

- c) El ritmo diurno de actividad de las dos especies competidoras y la plasticidad conductual de los subordinados en respuesta a la presencia de la especie dominante (exclusión competitiva diurna).
- d) El ritmo endógeno de actividad de las dos especies competidoras como posible adaptación evolutiva para evitar encuentros interespecíficos, y con ello la competencia por recursos (exclusión competitiva temporal).

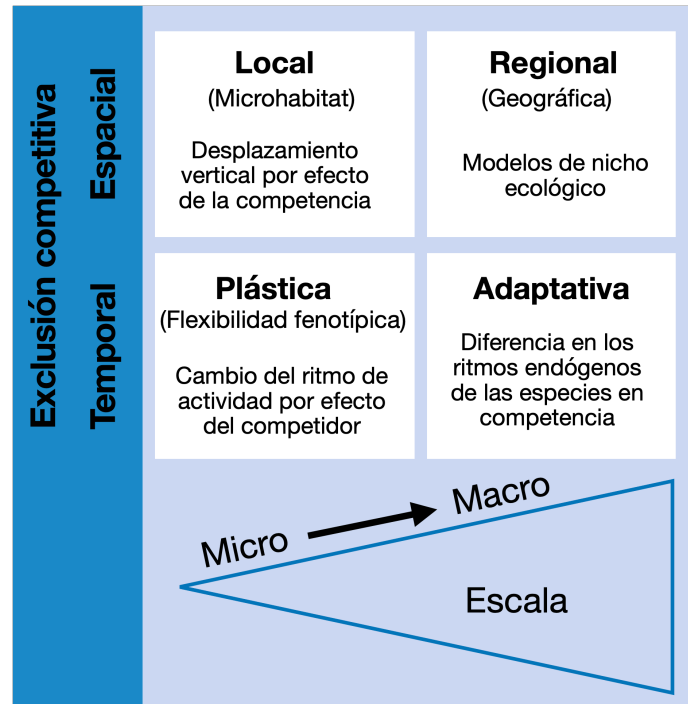


Figura 1. Descripción gráfica de las preguntas que aborda este proyecto de investigación. La figura muestra los niveles de organización biológica en que se evaluó la exclusión competitiva de dos especies coexistentes de cangrejos ermitaños. La coexistencia se evaluó a nivel espacial, a escala local (intermareal en Troncones, Guerrero) y regional (Pacífico Mexicano). A nivel temporal, la exclusión se evaluó a través de la actividad diurna de las especies y sus variaciones en respuesta a la especie dominante y desde una perspectiva evolutiva a través de diferencias en sus ritmos endógenos que resultan de la Selección Natural y pueden facilitar la coexistencia de las especies competidoras. La figura muestra la relación entre procesos ecológicos a diferentes escalas (micro y macroescala) en el espacio y tiempo. La definición de los términos aparece en el texto.

La competencia vista desde diferentes escalas

La distribución de las especies está asociada a una diversidad de factores, entre los que se destacan la respuesta y tolerancia de los individuos a las condiciones abióticas (ej. temperatura y salinidad), los límites que pueden establecer las interacciones ecológicas (ej. competencia y depredación), al potencial de dispersión y colonización de los individuos, así como a la interacción compleja de todos estos factores (MacArthur, 1972; Soberón y Peterson, 2005). En particular, la respuesta de los individuos al ambiente, la competencia entre especies y su distribución, están relacionadas a través de procesos causales, los cuales son cruciales para entender la dinámica de las comunidades biológicas, su estructura, así como para predecir sus posibles variaciones en respuesta a modificaciones ambientales.

Entender los factores que determinan la distribución y la coexistencia de especies requiere necesariamente comprender los procesos ecológicos a diferentes escalas de estudio (Whittaker et al., 2001). Una manera resumida de abordar el análisis de los procesos ecológicos a diferentes niveles incluye el uso de los términos “micro” y “macroescala” (Brown y Maurer, 1989). En el término microescala se pueden incluir eventos y procesos que ocurren entre individuos; estos son relativamente rápidos, se dan en extensiones de espacio relativamente pequeñas; los eventos que ocurren en pequeñas escalas determinan los procesos que ocurren a mayores escalas espaciotemporales. En términos de la coexistencia entre especies ecológicamente similares, los procesos a microescala incluyen a las interacciones directas entre las especies, tales como la competencia por explotación y la competencia agonística entre individuos por la obtención de recursos. A nivel de macroescala se incluyen procesos más lentos que los anteriores y que abarcan mayores dimensiones en el espacio y el tiempo. La coexistencia desde una perspectiva de macroescala puede incluir a la distribución de las especies en diferentes regiones geográficas y ecosistemas, como respuesta a las condiciones climáticas regionales (Delcourt et al., 1983).

La hipótesis de la “exclusión asimétrica”

La heterogeneidad del hábitat es uno de los factores que promueve la coexistencia de especies ecológicamente similares (Dahlhoff et al., 2002; Menge, 1976; Pimm y Rosenzweig, 1981), y como proceso ecológico, la heterogeneidad del ambiente puede abordarse desde diferentes perspectivas espacio-temporales, que a su vez se expresan en diferentes niveles de organización biológica. La hipótesis de la “exclusión asimétrica”, recientemente planteada

por Martin y Ghalambor (2023), menciona que la heterogeneidad del hábitat vista como un gradiente ambiental en el espacio determina la distribución de las especies competidoras. De manera que, la distribución de especies ecológicamente similares que compiten por recursos limitados depende de dos factores principales en equilibrio: la capacidad competitiva y la tolerancia fisiológica a factores ambientales que varían a lo largo del gradiente ambiental. En este caso, el mejor desempeño competitivo de la especie dominante le permitirá ocupar los sitios más estables y que ofrecen menores desafíos generados por la variación del ambiente; mientras que la especie subordinada ocupará las condiciones extremas y más demandantes del gradiente a las que, por lo general, mostrará una mayor tolerancia fisiológica. Es decir, mientras que las especies dominantes presentan menor tolerancia ambiental, la mayor tolerancia fisiológica de las especies subordinadas les permite habitar en las condiciones extremas del ambiente, permitiendo su coexistencia (Martin y Ghalambor, 2023).

La competencia a escala local

De acuerdo con las teorías ecológicas, las especies que comparten la preferencia por un recurso limitado no pueden coexistir en el mismo espacio, dado que el competidor más fuerte excluirá de la zona de coexistencia al competidor más débil (Hardin, 1960; Hutchinson, 1957). Aunque la propuesta de Martin y Ghalambor (2023) se centra en gradientes establecidos a lo largo de regiones geográficas, este mismo fenómeno se puede presentar a menor escala (Chesson, 2002). De acuerdo con las propuestas descritas, la distribución de las especies dependerá de sus diferencias en la capacidad de competencia y en su respuesta a las condiciones abióticas (M'Closkey, 1981; Werner y Hall, 1979).

La distribución de las especies depende de las condiciones abióticas bajo las cuales estas pueden funcionar de manera adecuada y sobrevivir, lo cual se ha denominado como nicho ecológico fundamental (Koerich et al., 2020; Sexton et al., 2009). Sin embargo, las interacciones bióticas pueden restringir los límites de distribución de las especies, reduciendo el nicho fundamental a un nicho menos amplio denominado como nicho ecológico realizado (Anderson, 2017; Hutchinson, 1957; Soberón y Peterson, 2005). El concepto de nicho realizado está estrechamente relacionado con la "exclusión competitiva", que se refiere al proceso mediante el cual las especies que compiten por recursos similares tienen bajas probabilidades de coexistir (Hutchinson, 1957), lo que puede obligar a las especies subordinadas a segregarse en los extremos más demandantes del hábitat (Krivan y Sirot,

2002; Mansouri et al., 2022). Es decir, las especies que habitan en áreas en donde las condiciones ambientales son adecuadas, obtienen beneficios relacionados a su estado de salud, su crecimiento corporal y a la eficiencia de sus respuestas conductuales; mientras que los individuos que habitan en las zonas que imponen desafíos fisiológicos pueden mostrar una disminución en su desempeño, en la probabilidad de supervivencia y en su reproducción (Hargreaves et al., 2014). Las evidencias de exclusión competitiva espacial de las especies a nivel de microescala pueden obtenerse a través de estudios sobre su distribución y abundancia, mediante experimentos de manipulación que permitan observar cambios en la distribución de una especie por efecto de la presencia de la otra (en campo y laboratorio), y el registro de interacciones directas en el ambiente que comparten (Segre et al., 2016).

La competencia a escala regional

La competencia puede desempeñar un papel importante en la distribución de las especies tanto a escalas locales como regionales (Soberón y Nakamura, 2009). A finales de la década de los años ochenta del siglo pasado surgió un enfoque integrativo de la ecología que fue denominado Macroecología. Este enfoque se fundamenta en describir y entender los patrones de biodiversidad en amplias escalas espaciales y temporales (Brown y Maurer, 1989). Una metodología ampliamente aceptada para analizar los patrones de coexistencia entre especies similares son los Modelos de Nicho Ecológico (ENM). De manera general, estos modelos analizan las condiciones ambientales en las que habitan las especies, lo que permite predecir su hábitat idóneo y sus rangos geográficos de distribución (Soberón y Nakamura, 2009). Sin embargo, mientras que las consecuencias de la competencia en la distribución de especies son relativamente fáciles de observar a escalas espaciales pequeñas (local; microhábitats), demostrar los efectos de la competencia a escalas regionales y geográficas (macroescala) es más difícil. Esto se fundamenta en que, contrario a los estudios a pequeña escala en los que las consecuencias de interacciones bióticas se analizan de manera directa, en los modelos ambientales como los ENM es difícil incluir directamente la influencia potencial de factores bióticos, como la competencia y la depredación en la distribución de las especies (Araújo y Luoto, 2007; Scaramuzzi et al., 2023).

Los ENM incorpora la información las variables ambientales y la presencia de especies, para modelar la idoneidad del área de distribución de los individuos (Peterson, 2011; Warren, 2012). Demostrar la exclusión competitiva a escalas regionales requiere como mínimo

encontrar que los nichos ecológicos de las especies están parcialmente superpuestos (Anderson et al., 2002). Es decir, las especies deberían de habitar en simpatria en algunas localidades, pero una de ellas debería estar ausente en otras localidades. En estos casos, la ausencia de una especie podría explicarse por una exclusión competitiva; aunque podrían existir algunas otras alternativas para explicar su distribución. Sin embargo, la importancia de la competencia interespecífica (y en general de los factores bióticos) en la distribución de las especies a escalas macroecológicas está en debate (Ulrich et al., 2016). Mientras que varios autores proponen que las interacciones bióticas solo son relevantes a escalas locales (p. ej., Eltonian Noise Hypothesis; Soberón y Nakamura, 2009), otros afirman que los efectos bióticos pueden influir en la distribución de las especies en amplios rangos regionales y geográficos (p. ej., Wisz et al., 2013).

La competencia en la escala de tiempo

Aunque la partición temporal de recursos ha sido menos estudiada que la segregación espacial (exclusión competitiva en el espacio; Schoener, 1986), la partición temporal del nicho es un mecanismo efectivo que disminuye la competencia entre especies ecológicamente similares que coexisten en un mismo hábitat (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). La segregación temporal asociada a la competencia entre especies más estudiada es la de tipo estacional, en la que las especies competidoras utilizan los recursos en periodos anuales diferentes (Neale y Rudolf, 2023). Sin embargo, aunque menos estudiada, la partición diaria de los recursos en un mismo espacio ha demostrado ser importante para la coexistencia de especies que comparten sus requerimientos básicos, como es el caso de escarabajos peloteros y las aves (Dennison y Hodkinson, 1983; Jaksic', 1983; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). En este tipo de exclusión, los recursos continúan siendo limitados, pero la especie subordinada evita los efectos que conllevan los encuentros agonísticos.

Al igual que la segregación de especies coexistentes a diferentes espacios puede analizarse desde una microescala a una macroescala, la segregación temporal puede expresarse a través de procesos relacionados con diferentes periodos de tiempo. La segregación temporal puede presentarse como una respuesta plástica de los animales, en donde una especie modifica sus ritmos de actividad diurna en respuesta a la presencia de la especie competidora superior; de manera que, cuando la competencia disminuye, la especie

subordinada puede retomar su ritmo de actividad (flexibilidad fenotípica). En consecuencia, la alteración de esta sincronía temporal, como efecto de la competencia y otros cambios ambientales estresantes, suele afectar la adecuación de los individuos que anticipaban cambios ambientales demandantes (p ej. cambios en el nivel de marea; Naylor 1985; Ayari et al., 2015).

Por otro lado, cuando las especies han coexistido por tiempos prolongados, los ritmos circadianos pueden seleccionarse (evolucionar) para mantener la asincronía conductual, fisiológica y metabólica con los ciclos ambientales, pero acorde a los ritmos de la especie competidora. Los ritmos circadianos dan forma a diversos procesos biológicos que incluyen la fisiología y la conducta de las especies, determinando sus interacciones (Bloch et al., 2017), supervivencia (Dodd et al., 2005; Libert et al., 2012) y su coevolución (Westwood et al., 2019). Las moléculas, los mecanismos funcionales y los aspectos genéticos que gobiernan los ritmos de actividad de los animales se conocen relativamente bien en una gran cantidad de grupos biológicos (ej. Tauber et al, 2005; Patke et al., 2020; Mack et al., 2021; Young & Kay, 2001). Sin embargo, la influencia de las presiones abióticas y bióticas que determinan los fenotipos circadianos, la plasticidad de respuesta de la expresión funcional y conductual dependiente del ambiente, así como la variabilidad de expresión de estos ritmos entre individuos han sido estudiados de manera muy limitada (Helm et al., 2017; Yerushalmi y Green, 2009; Schmid et al., 2023).

Coexistencia de cangrejos ermitaños

Las comunidades de cangrejos ermitaños intermareales se caracterizan por la coexistencia de especies que comparten la necesidad de conchas de gasterópodos, las cuales utilizan como refugios portátiles para proteger su abdomen blando (Reese, 1969). Las conchas son un recurso limitado en las costas intermareales rocosas, pero sobre todo en las zonas cercanas a los trópicos (Kellogg, 1977; Vance, 1972), lo que genera una intensa competencia entre los cangrejos ermitaños por un refugio adecuado (Reese, 1969). Diversas zonas intermareales en el mundo albergan diversas especies de los géneros *Clibanarius* y *Calcinus* que compiten fuertemente por conchas de gasterópodos. La presencia de especies del mismo género en la misma área es especialmente interesante, ya que las especies estrechamente relacionadas tienden a compartir más rasgos funcionales y de comportamiento que las especies de diferentes géneros (ej., Gordon, 2000; Malay y Paulay, 2010). La abundancia relativa de las

especies de estos dos géneros de cangrejos ermitaños cambia a través del gradiente vertical del intermareal, con una mayor abundancia de *Clibanarius* en el intermareal superior a una mayor abundancia de *Calcinus* en el intermareal inferior (Kruesi et al., 2022), entre ellas se encuentran *Clibanarius albidigitus* (Bouvier, 1898) y *Calcinus californiensis* (Nobili, 1901), que parecen superponerse espacialmente y utilizan las mismas especies de conchas de gasterópodos (Alcaraz y Kruesi, 2019; Kruesi et al., 2022) aun y cuando *Cal. californiensis* es un competidor agonista más fuerte (Alcaraz y Kruesi, 2019).

Objetivos generales de la investigación

Este estudio pretende contribuir al entendimiento de la exclusión competitiva espacial y temporal utilizando como modelo de estudio cangrejos ermitaños que compiten por conchas de gasterópodos. El trabajo combina enfoques a diferentes escalas de tiempo y espacio, lo cual ofrece una comprensión más integral de la exclusión competitiva entre especies (Wu, 1999). Los estudios que se centran únicamente en la microescala no contemplan los efectos a largo plazo de la coexistencia, mientras que los estudios que se limitan a macroescala obvian aspectos importantes sobre las interacciones entre los individuos y su adecuación Darwiniana.

Referencias

- Alcaraz, G. y K. Kruesi, 2019. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99:135–142. doi:10.1017/S0025315417001850
- Anderson, R. P., Peterson, A. T. y M. Gómez-Laverde, 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98:3–16. doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.t01-1-980116.x
- Anderson, R. P., 2017. When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography*, 44:8–17. doi.org/10.1111/jbi.12825
- Araújo, M. B. y M. Luoto, 2007. The importance of biotic interactions for modeling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16:743–753. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x
- Ayari, A., R. Jelassi, C. Ghemari y K. Nasri-Ammar, 2015. Locomotor activity patterns of two sympatric species *Orchestia montagui* and *Orchestia gammarellus* (Crustacea, Amphipoda). *Biological Rhythm Research*, 46:863–871. doi.org/10.1080/09291016.2015.1060677
- Bloch, G., N. Bar-Shai, Y. Cytter y R. Green, 2017. Time is honey: circadian clocks of bees and flowers and how their interactions may influence ecological communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 372:20160256. doi.org/10.1098/rstb.2016.0256
- Brown, J. H. y B. A. Maurer, 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243:1145–1150. doi:10.1126/science.243.4895.114
- Dahlhoff, E. P., J. H. Stillman, y B. A. Menge, 2002. Physiological community ecology: variation in metabolic activity of ecologically important rocky intertidal invertebrates along environmental gradients. *Integrative and Comparative Biology*, 42:862–871. doi.org/10.1093/icb/42.4.862
- Delcourt H. R., P. A. Delcourt y III T. Webb, 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Review*, 1:153–175. doi.org/10.1016/0277-3791(82)90008-7

- Dennison, D. F. y I. D. Hodkinson, 1983. Structure of the predatory beetle community in a woodland soil ecosystem II. Diurnal activity rhythms, *Pedobiologia*, 25:169–174
- Dodd, A. N., N. Salathia, A. Hall, E. Kévei, R. Tóth, F. Nagy, J. M. Hibberd, A. J Millar, y A. A. Webb, 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science*, 309:630–633. doi:10.1126/science.1115581
- Gordon, C., 2000. Hypersaline lagoons as conservation habitats: macro-invertebrates at Muni Lagoon, Ghana. *Biodiversity and Conservation*, 9:465–478. doi.org/10.1023/A:1008906503227
- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion principle: an idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science*, 131:1292–1297. doi:10.1126/science.131.3409.1292
- Hargreaves, A. L., K. E. Samis y C. G. Eckert, 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *The American Naturalist*, 183:157–173. doi.org/10.1086/674525
- Helm, B., M. E Visser, W. Schwartz, N. Kronfeld-Schor, M. Gerkema, T. Piersma, Y G. Bloch, 2017. Two sides of a coin: Ecological and chronobiological perspectives of timing in the wild. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, 372:20160246. doi.org/10.1098/rstb.2016.0246
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Symposium Quantic Biology*, 22:415–427. doi.org/10.1201/9781315366746.
- Jaksic, F. M., 1983. The trophic structure of sympatric assemblages of diurnal and nocturnal birds of prey. *American Midland Naturalist*, 152–162. doi.org/10.2307/2425525
- Kellogg, C. W., 1977. Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biological Bulletin*, 153:133–144. doi.org/10.2307/1540697
- Krell-Westerwalbesloh, S., F. T. Krell, y E. K. Linsenmair, 2004. Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38:2225–2249. doi.org/10.1080/00222930310001618921
- Křivan, V. y E. Sirot, 2002. Habitat selection by two competing species in a two-habitat environment. *The American Naturalista*, 160:214–234. doi.org/10.1086/341016

- Kruesi, K., L. M. Burciaga y G. Alcaraz, 2022. Coexistence of similar species: evidence of a resource and microhabitat sharing in two intertidal hermit crab species. *Hydrobiologia*, 849:1531–1541. doi.org/10.1007/s10750-022-04800-4
- Koerich, G., J. Assis, G. B. Costa, M. N. Sissini, E. A. Serrão, L. R. Rörig, J. M. Hall-Spencer, J. B. Barufi y P. A. Horta, 2020. How experimental physiology and ecological niche modeling can inform the management of marine bioinvasions? *Science of The Total Environment*, 700:134692. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134692
- Libert, S., M. S. Bonkowski, K. Pointer, S. D. Pletcher y L. Guarente, 2012. Deviation of innate circadian period from 24 h reduces longevity in mice. *Aging Cell*, 11:794–800. doi.org/10.1111/j.1474-9726.2012.00846.x
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical ecology*. - New York, Harper & Row.
- Mack, K. L., J. B. Jaggard, J. L. Persons, E. Y. Roback, C. N. Passow, B. A. Stanhope, E. Ferruffino, D. Tsuchiya, S. E. Smith, B. D. Slaughter, J. Kowalko, N. Rohner, A. C. Kenne y S. E. McGaugh, 2021. Repeated evolution of circadian clock dysregulation in cavefish populations. *PLoS genetics*, 17: e1009642. doi.org/10.1371/journal.pgen.1009642
- Malay, M. C. y G. Paulay, 2010. Peripatric speciation drives diversification and distributional pattern of reef hermit crabs (Decapoda: Diogenidae: Calcinus). *Evolution*, 64:634–662. doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00848.x
- Mansouri, I., W. Squalli y H. Achiban, 2022. Segregation of breeding habitats and feeding resources among five North African game species in Midelt province, Morocco. *Biologia*, 77:137–148. doi.org/10.1007/s11756-021-00906-7
- Martin, P. R. y C. K. Ghalambor, 2023. A case for the “Competitive Exclusion Tolerance Rule” as a general cause of species turnover along the environmental gradients. *The American Naturalist*, 202:1–17. doi.org/10.1086/724683
- M'Closkey, R. T., 1981. Microhabitat use in coexisting desert rodents—the role of population density. *Oecologia*, 50:310–315. doi.org/10.1007/BF00344968
- Menge, B. A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs*, 46:355–393. doi.org/10.2307/1942563

- Naylor, E., 1985. Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 35:602–610.
- Neale, Z.W. y V. H. Rudolf, 2023. Predation and competition drive trait diversity across space and time. *Ecology*, 104: e4182. doi.org/10.1002/ecy.4182
- Patke, A., M. W. Young y S. Axelrod, 2020. Molecular mechanisms and physiological importance of circadian rhythms. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 21:67–84. doi.org/10.1038/s41580-019-0179-2
- Peterson, A. T., 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38:817–827. doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x
- Pimm, S. L. y M. L. Rosenzweig, 1981. Competitors and habitat use. *Oikos* 37:1.
- Reese, E. S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Integrative Comparative Biology*, 9:343–355. doi.org/10.1093/icb/9.2.343
- Scaramuzzi, A., I. Freitas, N. Sillero y F. Martínez-Freiría, 2023. Meso-habitat distribution patterns and ecological requirements of two Mediterranean vipers depict weak competition in a contact zone. *Journal of Zoology*, 320:308–321. doi.org/10.1111/jzo.13087
- Schoener, T. W., 1986, Resource partitioning, *In*: J. Kikkawa and D. J. Anderson (eds) *Community Ecology: Pattern and Process* (Melbourne: Blackwell), pp. 91–126.
- Segre, H., DeMalach, N., Henkin, Z., Kadmon R, 2016. Quantifying Competitive Exclusion and Competitive Release in Ecological Communities: A Conceptual Framework and a Case Study. *PLoS ONE*, 11: e0160798. doi.org/10.1371/journal.pone.0160798
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert y K. J. Rice, 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:415–436. doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317
- Schmid, D. W., P. Capilla-Lasheras, D. M. Dominoni, N. Müller-Klein, S. Sommer, y A. Risely, 2023. Circadian rhythms of hosts and their gut microbiomes: Implications for animal physiology and ecology. *Functional Ecology*, 37:476–487. doi.org/10.1111/1365-2435.14255

- Soberón, J. y A. T. Peterson, 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2:1–10. doi.org/10.17161/bi.v2i0.4
- Soberón, J. y M. Nakamura, 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19644-19650. doi.org/10.1073/pnas.0901637106
- Tauber, E. y C. P. Kyriacou, 2005. Molecular evolution and population genetics of circadian clock genes. *Methods in Enzymology*, 393:797–817. doi.org/10.1016/S0076-6879(05)93042-5
- Ulrich, W., J. Jabot y N. J. Gotelli, 2016. Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Journal of Avian Biology*, 126:91–100. doi.org/10.1111/oik.03392
- Warren, D. L., 2012. In defense of ‘niche modeling’. *Trends in Ecology & Evolution*, 27:497–500. doi.org/10.1016/j.tree.2012.03.010
- Westwood, M. L., A. J. O'Donnell, C. de Bekker, C. M. Lively, M. Zuk y S. E. Reece, 2019. The evolutionary ecology of circadian rhythms in infection. *Nature Ecology & Evolution*, 3:552–560. doi.org/10.1038/s41559-019-0831-4
- Werner, E. E. y D. J. Hall, 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology*, 60:256–264. doi.org/10.2307/1937653
- Whittaker R. J., K. J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28:453–470. doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup y J. C. Svenning, 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realized assemblages of species: implications for species distribution modeling. *Biological Reviews*, 88:15–30. doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x
- Wu, J., 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 25:367–80. doi.org/10.1080/07038992.1999.10874736

Yerushalmi, S. y R. M. Green, 2009. Evidence for the adaptive significance of circadian rhythms. *Ecology Letters*, 12:970–981. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01343.x

Young, M., S. Kay, 2001. Time zones: comparative genetics of circadian clocks. *Nature Reviews Genetics*, 2:702–715. //doi.org/10.1038/35088576

Capítulo I. Los cangrejos ermitaños de los géneros *Calcinus* y *Clibanarius* no muestran evidencia de exclusión competitiva a escala geográfica

Hydrobiologia
<https://doi.org/10.1007/s10750-024-05501-w>

PRIMARY RESEARCH PAPER



Hermit crabs of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* show no evidence of competitive exclusion at a geographic scale

Eduardo Everardo Garcia-Cardenas ·
Luis Enrique Angeles-Gonzalez ·
Guillermina Alcaraz

Received: 26 October 2023 / Revised: 29 January 2024 / Accepted: 4 February 2024
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature Switzerland AG 2024

Abstract The fundamental ecological niche is determined by individuals' ability to cope with abiotic conditions; however, biotic interactions (e.g., competition) can also influence species' distribution ranges, reducing the fundamental niche to the realized niche. Several species of the genera *Clibanarius* and *Calcinus* overlap in their distributions. The agonistically dominant *Calcinus* species inhabits mostly lower intertidal levels, while *Clibanarius* is more

abundant in the abiotically demanding upper strata. Additionally, evidence of microhabitat competitive exclusion shows that the superior competitor, *Ca. californiensis*, causes the vertical displacement of *Cl. albidigitus*. However, it is unknown whether competitive exclusion between species of these genera has influenced their distributions at the macroecological scale. We used ecological niche models to compare the distribution and the habitat suitability of species of these genera. We used databases of species occurrences and bioclimatic and geophysical variables to model and map the species' niches. Species of the two hermit crab genera showed strong overlap in their habitat suitability. *Calcinus* and *Clibanarius* species occur in broad sympatry at the regional scale without regions of partial overlap that would indicate competitive exclusion. Therefore, competitive exclusion among species of these genera seems to act only on a microhabitat scale in the most dynamic shoreline areas.

Handling editor: Erik Yando

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05501-w>

E. E. Garcia-Cardenas
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico

L. E. Angeles-Gonzalez
Departamento de Biotecnología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Zona Playitas, 22860 Marina, Baja California, Mexico

L. E. Angeles-Gonzalez
Cousteau Group, San Juan Lurigancho, 15096 Lima, Peru

G. Alcaraz (✉)
Laboratorio de Ecofisiología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Mexico City, Mexico
e-mail: alcaraz@ciencias.unam.mx

Keywords Intertidal · Ecological niche model · Temperature · Competition · Niche overlap

Introduction

Species' distributions depend strongly on their fundamental ecological niche, defined as the range of abiotic conditions under which they can function and survive (Sexton et al., 2009; Koerich et al., 2020).

Published online: 01 April 2024

Springer

Biotic interactions can further restrict species' distributions, reducing the fundamental niche to the realized niche (Hutchinson, 1957; Soberon & Peterson, 2005; Anderson, 2017). The importance of biotic factors in shaping species distribution at macroecological scales is under debate (Ulrich et al., 2016). Several authors have proposed that biotic interactions are only relevant at local scales (e.g., Eltonian Noise Hypothesis; Soberon & Nakamura, 2009), while some evidence suggests that biotic effects can influence species distribution at broad regional and geographic ranges (e.g., Wisz et al., 2013).

On intertidal shores, the hermit crab assemblage is characterized by the co-occurrence of species that share the need for gastropod shells. Hermit crabs use the shells as portable refuges that are highly important in determining individual's performance and ultimately, their Darwinian fitness (e.g., Reese, 1969). Shells are commonly a limited resource on intertidal shores (Vance, 1972; Scully, 1979). Interestingly, several hermit crab species of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* coexist in intertidal habitats (Kruesi et al., 2022). For example, *Calcinus californiensis* and *Clibanarius albidigitus* co-occur on the Pacific coasts of Mexico. The two species occupy and prefer similar gastropod shells in the wild (Alcaraz et al., 2020a, b), and *Ca. californiensis* is a stronger agonistic competitor for those shells (Alcaraz & Kruesi, 2019).

The relative abundance of these hermit crab species shifts across the vertical intertidal strata of the rocky intertidal shore, from higher abundance of *Cl. albidigitus* in the upper intertidal to higher abundance of *Calcinus californiensis* in the lower intertidal. In the upper intertidal, there is stronger variation in abiotic variables such that the hermit crabs present there (mostly *Cl. albidigitus*) must cope with desiccation, high temperatures, low salinity, and low oxygen levels (Young, 1978; Stillman, 2002; Tomanek & Helmuth, 2002). In the lower intertidal (dominated by *Ca. californiensis*), there is a strong impact of hydrodynamic wave forces (Hahn, 1998; Alcaraz et al., 2020a, b), while temperature, salinity, and dissolved oxygen levels are relatively stable (Ricketts et al., 1985; Tomanek & Helmuth, 2002). A number of pairs of species of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* show a similar pattern of spatial distribution along intertidal gradients, with *Calcinus* species inhabiting lower intertidal levels and *Clibanarius* at the upper

strata (for a summary, see Kruesi et al., 2022). The shift in the relative abundance of *Cl. albidigitus* and *Ca. californiensis* across the vertical intertidal gradient is partially explained by the displacement of *Cl. albidigitus* to the upper intertidal level by the presence of the stronger competitor, suggesting competitive exclusion at the microhabitat scale (Garcia-Cardenas et al., 2023). However, it is unknown whether competitive exclusion between species of these genera has influenced their distributions at the macroecological scale. Indeed, this echoes a current debate in the study of competitive exclusion in general (e.g., Soberon & Nakamura, 2009; Wisz et al., 2013).

When species compete for similar resources, they are less likely to be able to coexist (Hutchinson, 1957), which may force them to segregate into different habitats, at micro- and/or macrohabitat scales (Mansouri et al., 2022). Competition can play a major role in species distribution (i.e., the Eltonian niche; Soberon & Nakamura, 2009), which can be relatively easy to observe at small spatial scales, but difficult to demonstrate at regional and geographic scales. Ecological niche models (ENMs) use the environmental conditions where species are known to occur to predict their geographic ranges of distribution (Soberon & Nakamura 2009), but it remains difficult to directly include the potential influence of interspecific competition on macrohabitat distribution in ENM analyses (Araújo & Luoto, 2007; Wisz et al., 2013; Scaramuzzi et al., 2023). Partially overlapped species distribution is the minimum evidence required to consider a potential competitive exclusion at a geographic scale (e.g., Anderson et al., 2002); the species should occur in sympatry in some localities, but one should be absent in others (i.e., where the absence of one species could be explained by competitive exclusion). In this study, we use ENMs to identify and compare the distribution and suitable habitats for *Calcinus* and *Clibanarius* species in the eastern Pacific Ocean whose distributions have never before been modeled. The possibility of competitive segregation of these to genera at a regional level requires that the distribution of *Calcinus* and *Clibanarius* species overlap in parts of their range (or, put another way, overlap partially in their environmental requirements) but differ in others. Considering that the more closely related the taxa, the more similar they are expected to be in their ecophysiological traits (Gordon, 2000; Peterson, 2011), the primary environmental variables limiting

the distribution of the species of *Calcinus* and *Clibanarius* are expected to be most similar within each genus, resulting in low range overlap among species within each genus. We place additional special focus on *Ca. californiensis* and *Cl. albidigitus*, since there is a wealth of existing information on their microhabitat distribution, competitive exclusion and interactions, and physiology, which when paired with the characterization of their ecological niche, allows particular insights into their ecological interactions. Additionally, these two species are the most abundant on the Pacific coasts of Mexico.

Materials and methods

Biological data

We generated distribution models for the genera *Calcinus* and *Clibanarius* in the eastern Pacific and the distribution of the hermit crab species, *Ca. californiensis* and *Cl. albidigitus* on the Mexican Pacific coast. We first corroborated the scientific names of the species of the two hermit crab and the species using the World Register of Marine Species (WoRMS database; www.marinespecies.org/). Next, we gathered records of their geographic occurrences by searching Google Scholar (for articles, books, posters, technical reports) and specialized databases, including the Ocean Biogeographic Information System (<http://obis.org>) and the Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org; Online Appendix 1). We georeferenced the occurrences of the two species using Google Earth (earth.google.com). Processing and visualization of the records was performed using the programming language R (R Core Team, 2022). We extracted the geographic coordinates from Google Earth to R as a.csv file in decimal degrees using the *rgdal* package (ver. 1.5-2; Bivand & Rundel, 2019). The package used to analyze and visualize the data are listed in Online Appendix 1.

Study area

The study was restricted to the marine provinces and ecoregions of the eastern Pacific from the United States of America to Peru, as defined by Spalding et al. (2007). The provinces were defined as large areas delimited by the presence of different

species that have some cohesion over evolutionary time frames, while ecoregions were areas with a species composition determined by the predominance of a small number of ecosystems and/or a distinct set of oceanographic or topographic features (Spalding et al., 2007). We considered three provinces containing a total of 14 ecoregions: (a) Warm Temperate Northeast Pacific (3 ecoregions), (b) Tropical East Pacific (8 ecoregions), and (c) Galapagos (3 ecoregions). For the species-level analysis of *Cl. albidigitus* and *Ca. californiensis*, we restricted the model to the provinces and ecoregions in the Mexican Pacific Ocean (Temperate Northern Pacific with 3 ecoregions and Tropical East Pacific with 4 ecoregions), to include the northernmost part of the distribution of *Ca. californiensis*. For both analyses, we added adjacent ecoregions to the northern extreme and one to the southern extreme of each species' reported distribution to consider the likelihood of dispersal to adjacent ecoregions (Barve et al., 2011).

Environmental predictors

We used the ocean surface environmental layers of maximum and minimum temperature and salinity (Table 1) from Bio-ORACLE (www.bio-oracle.org/; Assis et al., 2017) and the distance to shore (geophysical layer) from MARSPEC (www.marspec.org/; Sbrocco & Barber, 2013; Table 1). We obtained the environmental layers in ASCII format (.asc raster files) with a resolution of 5-arcmin (c. 9.2×9.2 km). We removed duplicate records and georeferencing errors, such as occurrences on the continent or in areas outside the known accessible geographic range for a species (Soberon & Peterson, 2005). We masked data farther than 30 km from the shore (i.e., beyond hermit crabs' dispersal capabilities) using the *raster*

Table 1 Environmental variables and repositories used to model the ecological niches of *Calcinus* and *Clibanarius* species in the eastern Pacific Ocean

Environmental layer	Units	Repository
Distance to the coast	Km	MARSPEC
Maximum Salinity	PSS	Bio-ORACLE
Minimum Salinity	PSS	Bio-ORACLE
Maximum Temperature	°C	Bio-ORACLE
Minimum Temperature	°C	Bio-ORACLE

Complete references are provided in Online Appendix 1

library (ver. 3.4-10; Hijmans, 2019). Species with fewer than 15 records were not considered for the analyses. In other studies, the minimum number of occurrences proposed to build an unbiased distribution model has been reported as seven or fewer (e.g., Anderson & Martínez-Meyer, 2004; van Proosdij et al., 2016).

We conducted a Pearson correlation analysis between calibration regions for each species with Bio-ORACLE and MARSPEC variables (Table 1) using the *raster* library (Hijmans, 2019). Whenever two variables had a correlation value greater than 0.8, we eliminated one of the variables, keeping the one with the greatest biological meaning according to the literature (Online Appendix 2). These analyses were carried out separately for each species.

Potential distribution

The models were generated using the R library ENMeval (ver. 2.0.0; Muscarella et al., 2014; Kass et al., 2021). We used the block partitioning method of the ENMeval package to assemble each species' occurrence data, which divided the occurrences into four sets based on geographic coordinates (Shcheglovitova & Anderson, 2013; Muscarella et al., 2014). The “block” method generated a total of 28 models for each species. We used different combinations of features (Linear [L], Quadratic [Q], Hinge [H], and Product [P]) and regularization multipliers (RM, 1 to 4). Features represent transformations of covariates that enable the modeling of complex relationships between variables, while the regularization multiplier is a parameter that constrains the model, acting as a penalty to prevent over-complexity and overfitting by controlling the features. To select the best model, we first looked for models with an omission rate (OR) below 10%, choosing the one with the lowest OR. If two or more models had the same OR value, we chose the one with the highest AUC value based on the receiver operating characteristic curve (ROC). Lastly, we selected models with the lowest AICc value from the remaining options. The selected models were projected onto the eastern Pacific to create maps showing the areas that are suitable for the hermit crab species (suitability maps). These maps were then transformed into presence-absence maps using the “Minimum training presence” method. This method assumes that the minimum suitability value at which the species is

observed represents the least suitable habitat it can occupy.

Niche similarity

The similarity of the ENM suitability maps between the species of hermit crabs was evaluated using the R package ENMtools (ver. 1.1.1; Warren et al., 2021) based on the “D” index (Schoener statistic of niche overlap) proposed by Schoener (1968), which denotes the differentiation and similarity of the environmental niche of the species from 0 (no overlap) to 1 (identical niches; Schoener, 1968; Warren et al., 2011).

In addition, we conducted a niche similarity test in the environmental space (Peterson, 2011; Broennimann et al., 2012) to examine whether the realized niches of pairs of co-occurring species are similar or do not than expected by random probability. To compare each species pair, we extracted environmental values from the occurrence records, including distance to the coast and maximum and minimum temperature and salinity values. We conducted a Principal Component Analysis (PCA-env) to compare the niche similarity between pairs of species following the procedure proposed by Broennimann et al. (2012). We applied a permutation test to determine whether the two species' niches were more similar than expected by randomly shuffling the niches 1000 times within the available conditions in the calibration region. Schoener's *D* index below the 95th percentile of simulated values indicates that both species occupy environments more dissimilar than expected by random chance (Broennimann et al., 2012). The analyses were conducted using the R library ecospat v4.0.0 R package.

Results

We obtained records of 11 hermit crab species (7 *Calcinus* and 4 *Clibanarius*) in the eastern Pacific Ocean, eight of which are recorded in Mexico (4 *Calcinus* and 4 *Clibanarius*; Table 2). We generated ENMs for six species, since *Ca. laevimanus*, *Ca. mclaughlinae*, *Ca. chilensis*, *Ca. pascuensis*, and *Cl. janethaigae* had fewer than our 15-record threshold for inclusion (Table 2). The occurrence records for the six modeled hermit crab species are provided as supplementary material (Online Appendix 3).

Table 2 Parameters and evaluation of ecological niche models of *Calcinus* and *Clibanarius* species in the eastern Pacific

Species	TO	OR	CF	RM	AUC
<i>Calcinus</i>					
<i>Calcinus californiensis</i> *	70	0	LQHP	2	0.93
<i>Calcinus explorator</i> *	37	0.10	LQHP	4	0.93
<i>Calcinus obscurus</i> *	23	0.10	LQ	1	0.86
<i>Calcinus chilensis</i>	11	NS	NS	NS	NS
<i>Calcinus mclaughlina</i>	6	NS	NS	NS	NS
<i>Calcinus laevimanus</i> *	4	NS	NS	NS	NS
<i>Calcinus pascuensis</i>	2	NS	NS	NS	NS
<i>Clibanarius</i>					
<i>Clibanarius lineatus</i> *	41	0.07	LQHP	2	0.85
<i>Clibanarius digueti</i> *	35	0.02	LQH	2	0.93
<i>Clibanarius albidigitus</i> *	32	0.06	LQ	1	0.86
<i>Clibanarius janethaigae</i> *	2	NS	NS	NS	NS

The hermit crab species are listed by genus, in order of their total occurrences (TO). Species with less than 15 occurrences were not considered for the analysis (not sufficient; NS). Species recorded on the Mexican coasts are marked with an asterisk (*)

TO total occurrences, OR omission rate, CF category frequencies, AUC area under the curve, RM regularization multiplier, L linear, Q quadratic, P product, H hinge, NS number of occurrences not sufficient (< 15)

All of the AUC values were at least 0.8, indicating good model accuracy (i.e., ability to differentiate between suitable and unsuitable regions). Omission rates (OR) were no higher than 10% for all six species, further indicating good model performance (“block” analysis in the ENMeval package; Table 2). The species of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* are all distributed between northern Mexico and Peru (Fig. 1).

Clibanarius albidigitus and *Cl. lineatus* were the species with the widest distributions, both ranging from northern Mexico to northern Peru (supplementary material; Online Appendix 4). However, for both species, suitability decreased toward the latitudinal extremes of that range particularly in Peru and the region influenced by the Humboldt Current in the south and in Baja California near the limits of the influence of the California Current in the north. *Calcinus californiensis* had highly suitable habitat at mid-latitudes of the Mexican Pacific coast, while habitat suitability decreases substantially toward southern and northern Mexico. *Calcinus obscurus* had its highest habitat suitability in Central America and

Colombia, but its habitat suitability declines between the mid-latitudes of Mexico and Ecuador and Peru. *Calcinus explorator* had suitable habitat along the northern coasts of Mexico, particularly the Baja California Peninsula. Lastly, *Cl. digueti* had suitable habitat in the Gulf of California in northern Mexico (Fig. 2).

The main environmental predictor for all 6 hermit species was the distance from the coast (“block” analysis), with niche suitability decreasing with increasing distance from the coast (Table 3; Fig. 3). Other environmental variables obtained in the “block” analysis and that are important for the distribution of hermit crabs were as follows: minimum temperature (*Ca. explorator* and *Ca. obscurus*), maximum temperature (*Ca. californiensis*, *Cl. digueti* and *Cl. lineatus*), minimum salinity (*Cl. albidigitus*, *Cl. digueti*), and maximum salinity (*Cl. albidigitus*; Table 3; Fig. 3).

Species distribution and ecological niche

Seven pairs of hermit crab species had strong overlap in their distributions (Fig. 1). The hermit crab species pairs with the strongest niche overlap (D values greater than 0.50) were as follows: (a) *Ca. californiensis*–*Cl. lineatus* ($D=0.53$), (b) *Ca. obscurus*–*Cl. albidigitus* ($D=0.57$), (c) *Ca. obscurus*–*Cl. lineatus* ($D=0.58$), (d) *Ca. explorator*–*Cl. digueti* ($D=0.64$), (e) *Ca. explorator*–*Cl. albidigitus* ($D=0.59$), and (f) *Cl. lineatus*–*Cl. albidigitus* ($D=0.81$) and *Ca. californiensis* and *Cl. albidigitus* on the Pacific coasts of Mexico ($D=0.51$; Fig. 2).

The niche similarity test showed that four of the seven pairs of species significantly differed in their ecological niches (niche similarity, Fig. 4). The pairs of species whose environmental niches do not overlap are *Ca. obscurus*–*Cl. albidigitus* ($D=0.22$, $P=0.22$), *Ca. obscurus*–*Cl. lineatus* ($D=0.20$, $P=0.13$), *Ca. explorator*–*Cl. digueti* ($D=0.05$, $P=0.20$), and *Ca. explorator*–*Cl. albidigitus* ($D=0.19$, $P=0.23$; Fig. 4). The species that show a high degree of ecological niche similarity (overlap) are *Cl. albidigitus* and *Cl. lineatus* ($D=0.69$; $P=0.03$), *Ca. californiensis* and *Cl. albidigitus* ($D=0.38$, $P=0.03$), and *Ca. californiensis* and *Cl. lineatus* ($D=0.28$; $P=0.03$; Fig. 4). The data that support our results are openly available in Figshare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.24438454>).



Fig. 1 Ecological niche model projections generated from databases of species occurrences and bioclimatic and geophysical variables to assess the habitat suitability for hermit crabs of the genera *Calcinus* (*Ca*) and *Clibanarius* (*Cl*) on the

eastern Pacific coast. The figure shows the overall distribution overlap of the six hermit crab species inhabiting the study area; the color gradient from purple (one species) to yellow (five) represents the number of species that co-occur in each pixel

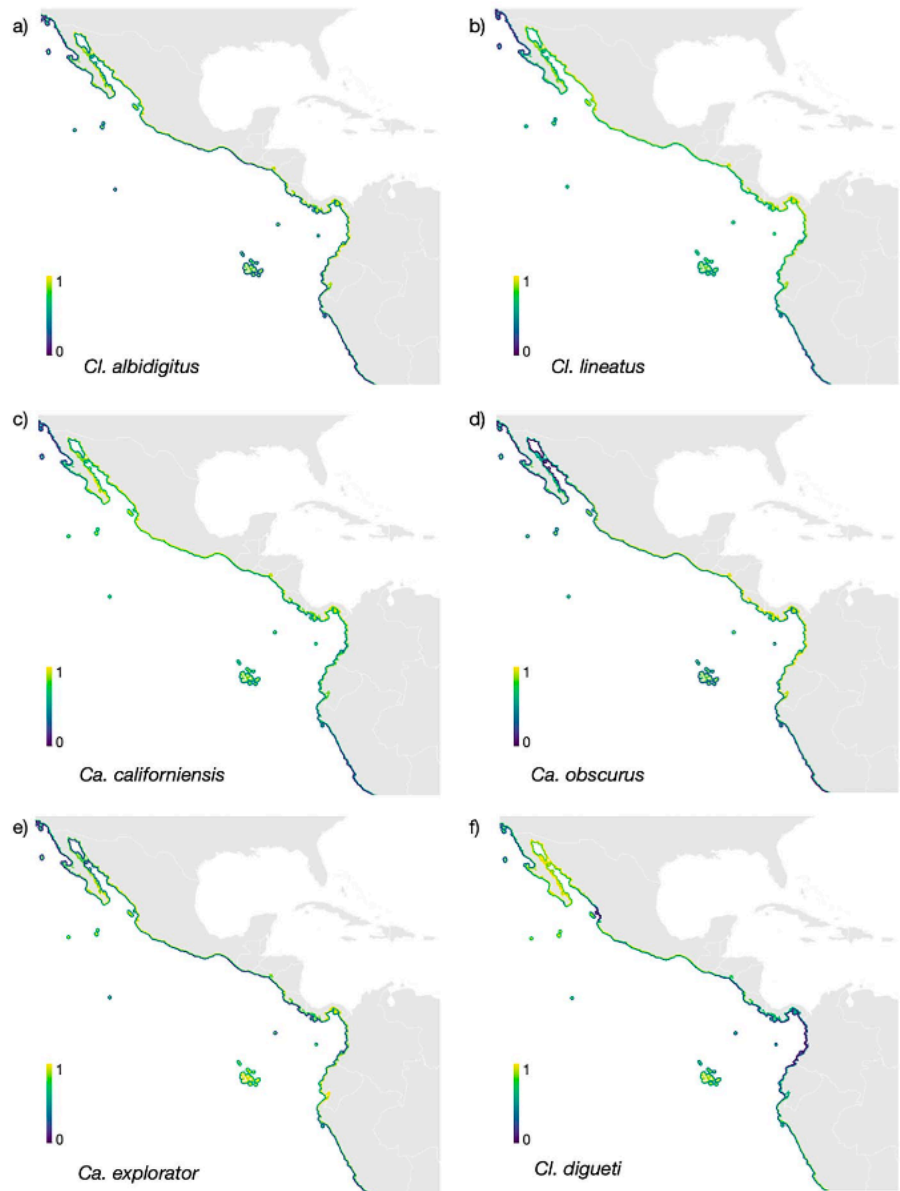
Discussion

Abiotic factors seem to exert a dominant influence on the hermit crab species' distribution at a large spatial scale. Our findings are consistent with the proposals by several authors that species' distributions at the regional and geographic scales are driven by abiotic factors, while biotic interactions play a role in the species distribution at local scales (e.g., Araújo &

Luoto, 2007; Wisz et al., 2013). However, despite the strong spatial overlap of the suitability maps (geographic space; Peterson et al., 2011) for seven pairs of species, the ecological niche of five of the species pairs differ.

The distance to the shore was the variable that contributed most strongly to explaining the distribution of all six species. Our models place the species of both genera within a similar distance to the shore

Fig. 2 Suitability maps based on ecological niche models for each of six hermit crab species of the genus *Calcinus* (*Ca*) and *Clibanarius* (*Cl*) that strongly overlap spatially along the eastern Pacific coast. The color gradient represents the habitat suitability for each species, from zero (non-suitable regions; purple) to one (maximum suitability; yellow)



(0.5 to 7.0 km) and show similar decreasing patterns of habitat suitability, starting at 2 to 3 km from the shoreline for all of the species (see Fig. 2), including *Ca. californiensis* and *Cl. albidigitus*. The distance to the shore per se does not directly affect the physiology and behavior of organisms (Austin, 2002), but several abiotic and biotic factors are expected to correlate with it, especially in the areas near the coast. However, distance from shore was poorly correlated with the abiotic variables here ($r < 0.5$), and it does not reflect the small-scale distribution that sets

Clibanarius species from the upper-to-mid intertidal zone relatively apart from *Calcinus* at the mid-to-lower strata (e.g., Abrams, 1980; Gherardi, 1990).

The relatively coarse scale at which the environmental conditions were quantified at a regional level (km) did not capture the local heterogeneity between the mid and upper intertidal, which comprises a small part of the total modeled area. However, the suitable temperature for *Calcinus* species decreases from approximately 28 °C; in contrast, for several *Clibanarius* species, 30 °C is a suitable temperature. This

Table 3 Relative contribution (%) of each environmental variable to explaining hermit crab species' distributions

Species	Distance (km)	Salinity (max)	Salinity (min)	Temperature (max)	Temperature (min)
<i>Ca. californiensis</i>	<i>42.89</i>	7.41	0.68	<i>40.43</i>	8.55
<i>Ca. explorator</i>	<i>49.07</i>	0.93	0	8.89	<i>49.09</i>
<i>Ca. obscurus</i>	<i>52.26</i>	0	3.87	1.16	<i>42.69</i>
<i>Cl. albidigitus</i>	<i>34.94</i>	<i>15.82</i>	<i>31.01</i>	13.22	4.99
<i>Cl. digueti</i>	<i>30.51</i>	5.38	<i>36.72</i>	<i>26.05</i>	1.31
<i>Cl. lineatus</i>	<i>51.04</i>	0	14.77	<i>26.80</i>	<i>7.37</i>

The most important environmental predictors for the models (> 15%) are in italics

Dist distance to the shore, *Sal* salinity, *Temp* temperature

is consistent with the literature, which commonly describes *Clibanarius* species as more tolerant of high temperatures, as an inhabitant of the upper intertidal, compared to *Calcinus* species (e.g., Bertness, 1981), including *Cl. albidigitus* and *Ca. californiensis* (Garcia-Cardenas et al., 2023). A much finer spatial resolution than the one provided by the ecological niche models would be needed to capture differences in distribution along the intertidal gradient (i.e., at a microhabitat scale).

Our results show no evidence that competition influenced these species' distributions at the regional scale. Anderson et al. (2002) point out that in order to constitute an informative test of specific predictions about competitive exclusion at geographic scales, species' distributions must fulfill several criteria. First, the species must not co-occur broadly in sympatry, but rather in narrow contact zones; secondly, there must be localities at which each species is present alone and locations where they overlap (Anderson et al., 2002). The high degree of spatial overlap we found among the species modeled in this study does not fulfill those criteria, making it unlikely that their geographic ranges are shaped by competitive exclusion. In accordance, Godsoe et al. (2017), through simulations of competitive species, found that the influence of competition was much stronger across small-scale environmental gradients than across larger spatial regions.

For all of the *Calcinus* and *Clibanarius* species, including *Cl. albidigitus* and *Ca. californiensis*, the maximum water temperature was important in determining their distribution, and *Calcinus* species show a narrower suitable maximal water temperature range than *Clibanarius*. Although few direct comparisons

on the environmental tolerance of species of these genera are available, *Clibanarius* species have been described as more tolerant of high temperature, desiccation, and high salinity than *Calcinus* species. For instance, *Clibanarius albidigitus* is more tolerant of high temperatures and desiccation than *Calcinus obscurus* (Bertness, 1981) and *Ca. californiensis* (Garcia-Cardenas et al., 2023); *Clibanarius erythropus* tolerates higher desiccation stress and higher temperatures than *Calcinus ornatus* (Gherardi, 1990); and *Clibanarius* species display air-exposure behavior as a mechanism to dissipate heat by evaporative cooling more frequently than *Calcinus* species (Perez-Miguel et al., 2020).

Our models show the highest degree of co-occurrence of hermit crab species on the coast of the state of Sinaloa (Mexico; between 25° 24' 09" N, 108° 24' 76" W and 22° 12' 14" N, 105° 64' 98" W) and the southern part of the Gulf of California (Baja California Sur; 24° 46' 58" N, 110° 66' 56" W and 23° 56' 11" N, 109° 46' 23" W). In these areas, five of the six hermit crab species modeled overlap strongly in their spatial distribution; therefore, these areas have the most suitable environmental conditions for hermit crabs of these genera along the eastern Pacific coast (see Fig. 2). Specifically, a strong overlap in distribution occurs between three species pairs, composed of one species of each genus: *Ca. californiensis*–*Cl. lineatus*, *Ca. obscurus*–*Cl. albidigitus*, *Ca. obscurus*–*Cl. lineatus*, *Ca. explorator*–*Cl. digueti*, *Ca. explorator*–*Cl. albidigitus*, and *Ca. californiensis*–*Cl. albidigitus* (the subject of our species-level analysis on the Pacific coast of Mexico).

However, contrary to our prediction, one congener species pair—*Cl. albidigitus* and *Cl.*

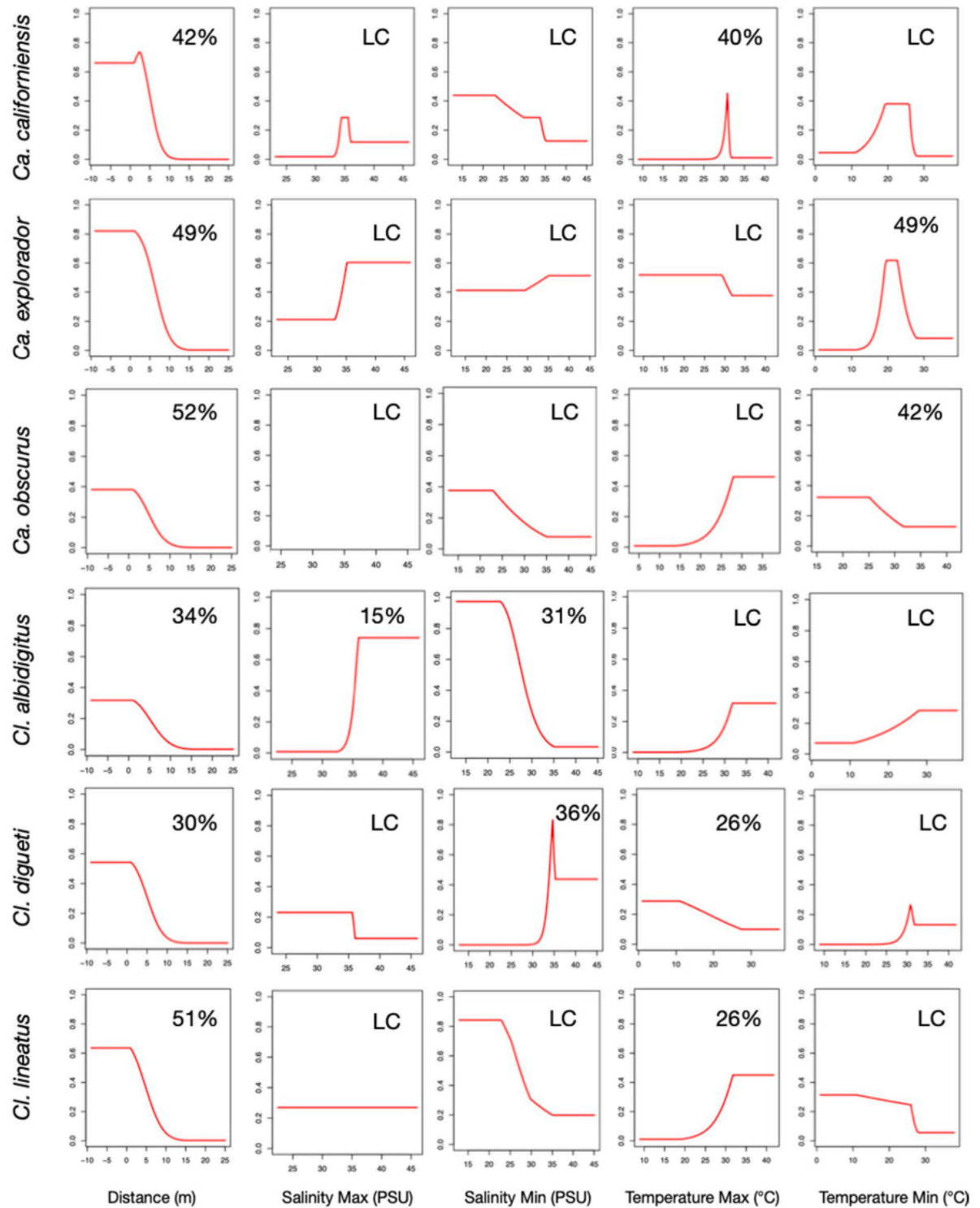


Fig. 3 Response curves calculated from the ecological niche models for hermit crab species of the genus *Calcinus* (*Ca*) and *Clibanarius* (*Cl*). Only the environmental variables that

accounted for more than 15% of model variance are shown. *LC* low relative contribution to the model (< 15%)

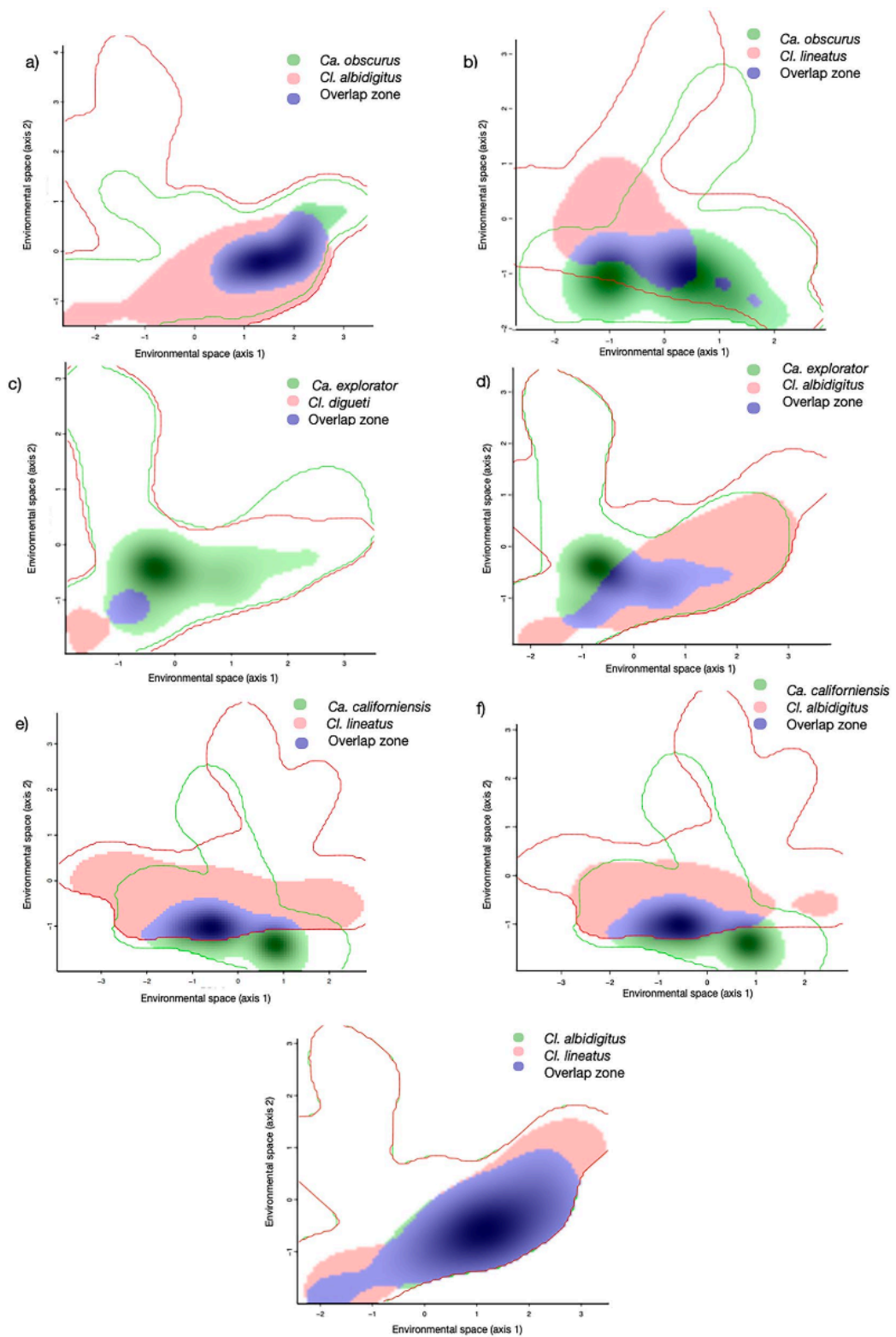


Fig. 4 Graphical representation of the niche similarity test used to examine whether the realized niches of pairs of co-occurring species are similar or do not than expected by random probability. The axes represent the PC1 and PC2 resulting from the Principal Component Analyses (PCA-env) used to compare the niche similarity between pairs of species. The environmental space occupied by the model calibration area (green and red lines), the modeled niche for each species (red and green area), and the zone of niche overlap (blue area) in each species pair for the species of both genera are shown

lineatus—also showed strong overlap and had the widest distributions, both ranging from northern Mexico to northern Peru. *Clibanarius albidigitus* and *Cl. lineatus* are the only species that occur in allopatry at latitudinal extremes of the eastern Pacific coast. The hypothesis of “asymmetric exclusion” involves a trade-off between competitive ability and physiological tolerance along an environmental gradient, in which poor performance of the dominant species at the extreme condition of the gradient (low tolerance) allows the subordinate to occupy this part of the habitat (Martin & Ghalambor, 2023). The extreme and distribution of *Cl. albidigitus* and *Cl. lineatus*, apparently limited by the cold-water flows of the California Currents and the south Humboldt Current at the eastern Pacific, reflects their relatively high tolerance to the extreme latitudinal conditions of the coast. The occurrence of species of the same genera in the same area is especially interesting, since closely related species tend to share more functional and behavioral traits than species of different genera (e.g., Gordon, 2000; Malay & Paulay, 2010).

Single-scale studies overlook the ecological processes that act at multiple spatial scales (Fischer et al., 2004; Scaramuzzi et al., 2023). Our study provides a wider view of the spatial distribution and intertidal hermit crab assemblages than was previously available, highlighting the strong overlap in the fundamental niches of three hermit crab species. As in other biological communities, interspecific competition can influence the realized niches of hermit crabs playing an important role in assemblages only at a small spatial scale at the dynamic borders of the habitat (Soberon & Nakamura, 2009; Godsoe et al., 2017). However, it is also possible that the resolution of the database details and the difficulty of including biotic variables in ecological modeling hinder the recognition of competitive exclusion at a geographic scale.

Acknowledgements This research was funded by UNAM-PAPIIT-IN218321. We thank Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. We thank Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for scholarships CVU-828535 to EEGC and CVU-475263 to LEAG. We especially thank Dr. Lynna Kiere for reviewing this article and for helping with the English editing.

Funding Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM-PAPIIT IN-218321, Guillermina Alcaraz

Declarations

Conflict of interest The authors declare that the research was conducted in absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

References

- Abrams, P., 1980. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Ecology* 46: 365–379.
- Alcaraz, G. & K. Kruesi, 2019. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 99: 135–142. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001850>.
- Alcaraz, G., K. Kruesi & L. M. Burciaga, 2020a. The exploitation strategy determines the resource partitioning in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151272>.
- Alcaraz, G., B. Toledo & L. M. Burciaga, 2020b. The energetic costs of living in the surf and impacts on zonation of shells occupied by hermit crabs. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.222703>.
- Anderson, R. P., 2017. When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography* 44: 8–17. <https://doi.org/10.1111/jbi.12825>.
- Anderson, R. P. & E. Martinez-Meyer, 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116: 167–179. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00187-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00187-3).
- Anderson, R. P., A. T. Peterson & M. Gómez-Laverde, 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98: 3–16. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.t01-1-980116.x>.
- Araújo, M. B. & M. Luoto, 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 743–753. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x>.
- Austin, M. P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling* 157: 101–118. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00205-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00205-3).

- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberon & F. Villalobos, 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222: 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>.
- Bertness, M. D., 1981. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology* 62: 411–425. <https://doi.org/10.2307/1936715>.
- Bivand, R. & C. Rundel, 2019. rgeos: Interface to Geometry Engine. Open Source ('GEOS'). R package version 2.3.0.
- Broennimann, O., M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M.-J. Fortin, C. Randin, N. E. Zimmermann, C. H. Graham & A. Guisan, 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data: measuring niche overlap. *Global Ecology and Biogeography* 21: 481–497.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer & A. Cowling, 2004. The challenge of managing multiple species at multiple scales: reptiles in an Australian grazing landscape. *Journal of Applied Ecology* 41(1): 32–44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00869.x>.
- García-Cardenas, E. E., L. M. Burciaga & G. Alcaraz, 2023. Thermal threshold and interspecific competition help explain intertidal hermit crab assemblages. *Journal of Thermal Biology* 118: 103728. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103728>.
- Gherardi, F., 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 143: 221–238. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90072-K](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90072-K).
- Godsoe, W., J. Franklin & F. G. Blanchet, 2017. Effects of biotic interactions on modeled species' distribution can be masked by environmental gradients. *Ecology and Evolution* 7: 654–664. <https://doi.org/10.1002/ece3.2657>.
- Gordon, C. E., 2000. The coexistence of species. *Revista Chilena De Historia Natural* 73: 175–198.
- Hahn, D. R., 1998. Hermit crab shell use patterns: responses to previous shell experience and to water flow experience and to water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228: 35–51. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00002-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00002-1).
- Hijmans, R. J., 2019. raster: Geographic Data Analysis and Modeling, R Core Team. R Foundation for Statistical Computing, Vienna:
- Hijmans, R. J., J. Van Etten, J. Cheng, M. Mattiuzzi, M. Sumner, J. A. Greenberg & M. R. J. Hijmans, 2015. Package 'raster'. R package, R Package Version 2.9-23. R Core Team. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Symposium Quantic Biology* 22: 415–427. <https://doi.org/10.1201/9781315366746>.
- Kass, J. M., R. Muscarella, P. J. Galante, C. L. Bohl, G. E. Pinilla-Buitrago, R. A. Boria, M. Soley-Guardia & R. P. Anderson, 2021. ENMeval 2.0: redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions. *Methods in Ecology and Evolution* 12: 1602–1608. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13628>.
- Koerich, G., J. Assis, G. B. Costa, M. N. Sissini, E. A. Serão, L. R. Rörig, J. M. Hall-Spencer, J. B. Barufi & P. A. Horta, 2020. How experimental physiology and ecological niche modelling can inform the management of marine bioinvasions? *Science of the Total Environment* 700: 134692. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134692>.
- Kruesi, K., L. M. Burciaga & G. Alcaraz, 2022. Coexistence of similar species: evidence of a resource and microhabitat sharing in two intertidal hermit crab species. *Hydrobiologia* 849: 1531–1541. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04800-4>.
- Malay, M. C. M. D. & G. Paulay, 2010. Peripatric speciation drives diversification and distributional pattern of reef hermit crabs (Decapoda: Diogenidae: *Calcinus*). *Evolution* 64: 634–662. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00848.x>.
- Mansouri, I., W. Squalli, H. Achiban, M. Mounir, M. Lahsen, E. Ghadraoui & M. Dakki, 2022. Segregation of breeding habitats and feeding resources among five north African game species in Midelt province, Morocco. *Biologia (Bratisl)* 77: 137–148. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00906-7>.
- Martin, P. R. & C. K. Ghalambor, 2023. A case for the “Competitive Exclusion-Tolerance Rule” as a general cause of species turnover along the environmental gradients. *American Naturalist* 202: 1–17. <https://doi.org/10.1086/724683>.
- Muscarella, R., P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, J. M. Kass, M. Uriarte & R. P. Anderson, 2014. ENMeval: an R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 119–120. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>.
- Perez-Miguel, M., I. S. Wehrtmann, P. Drake & J. A. Cuesta, 2020. Air-exposure behavior: a restricted or a common conduct among intertidal hermit crabs? *Nauplius* 28: e2020027. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020027>.
- Peterson, A. T., 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38: 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>.
- Peterson, T., J. Soberon, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M. B. Araújo, 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*, Princeton University Press, Princeton: <https://doi.org/10.1515/9781400840670/html>.
- Posit Team, 2023. RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. <http://www.posit.co/>.
- R Core Team, 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reese, E. S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Integrative Comparative Biology* 9: 343–355. <https://doi.org/10.1093/icb/9.2.343>.
- Ricketts, E. F., J. Calvin & J. W. Hedgpeth, 1985. *Between Pacific Tides*, 5th ed. American Midland Naturalist. Stanford University Press, Stanford, CA:

- Scaramuzzi, A., I. Freitas, N. Sillero & F. Martínez-Freiría, 2023. Meso-habitat distribution patterns and ecological requirements of two Mediterranean vipers depict weak competition in a contact zone. *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/jzo.13087>.
- Schoener, T. W., 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704–726. <https://doi.org/10.2307/1935534>.
- Scully, E. P., 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37: 139–152. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90091-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90091-1).
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert & K. J. Rice, 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>.
- Shcheglovitova, M. & R. P. Anderson, 2013. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling* 269: 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>.
- Soberon, J. & M. Nakamura, 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19644–19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>.
- Soberon, J. & A. T. Peterson, 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Spalding, M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdaña, M. A. X. Finlayson & J. Robertson, 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57: 573–583. <https://doi.org/10.1641/B570707>.
- Stillman, J. H., 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and Comparative Biology* 42: 790–796. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.790>.
- Tomanek, L. & B. Helmuth, 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology* 42: 771–775. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.771>.
- Ulrich, W., J. Jabot & N. J. Gotelli, 2016. Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.1111/oik.03392>.
- Van Proosdij, A. S., M. S. Sosef, J. J. Wieringa & N. Raes, 2016. Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography* 39: 542–552. <https://doi.org/10.1111/ecog.01509>.
- Vance, R. R., 1972. Competition and mechanism of coexistence in three sympatric of intertidal hermit crabs. *Ecology* 53: 1062–1074.
- Warren, D. L., R. E. Glor & M. Turelli, 2011. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 65: 1215. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01204.x>.
- Warren, D. L., N. J. Matzke, M. Cardillo, J. B. Baumgartner, L. J. Beaumont, M. Turelli, R. E. Glor, N. A. Huron, M. Simões, T. L. Iglesias, J. C. Piquet & R. Dinnage, 2021. ENMTools 1.0: an R package for comparative ecological biogeography. *Ecography* 44: 504–511. <https://doi.org/10.1111/ecog.05485>.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup & J. C. Svenning, 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>.
- Young, A. M., 1978. Desiccation tolerances for three hermit crab species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* Say and *P. longicarpus* Say (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, U.S.A. *Estuarine and Coastal Marine Science* 6: 117–122. [https://doi.org/10.1016/0302-3524\(78\)90047-6](https://doi.org/10.1016/0302-3524(78)90047-6).

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Capítulo II. El umbral térmico y la competencia interespecífica a escala local ayudan a explicar la coexistencia de cangrejos ermitaños intermareales

Journal of Thermal Biology 118 (2023) 103728



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Thermal Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtherbio



Thermal threshold and interspecific competition help explain intertidal hermit crab assemblages

Eduardo Everardo Garcia-Cardenas^a, Luis M. Burciaga^b, Guillermina Alcaraz^{b,*}

^a Programa de Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 04510, Mexico

^b Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 04510, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Evaporative cooling
Habitat exclusion
Interspecific competition
Thermoregulation
Tolerance

ABSTRACT

Habitat heterogeneity promotes species diversity by providing a variety of abiotic and biotic conditions, whose impact on performance varies among species. Then, mobile species would be expected to move to areas whose conditions maximize their fitness. However, biotic pressures such as interspecific competition can push subordinate species into suboptimal areas, impeding this matching. The tropical hermit crab *Clibanarius albidigitus* occupies mostly upper intertidal sites where they can experience extreme environmental conditions. Meanwhile, its stronger agonistic competitor, *Calcinus californiensis*, mostly inhabits more moderate conditions at the mid intertidal. We estimated the avoidance threshold of the two hermit crab species to increasing water temperatures to help explain their intertidal distribution. We also compared the avoidance threshold of *Cli. albidigitus* to rising temperatures when presented alone and in the presence of chemical cues of its competitor to assess potential competitive niche exclusion. The avoidance threshold was measured in experimental tanks with a ramp that led from the water to an air-exposed platform; the threshold was defined as the temperature at which individuals emerged and remained air-exposed. *Clibanarius albidigitus* emerged at a higher temperature than its competitor, showing a higher thermal tolerance and potentially explaining its distribution in the upper intertidal. In the presence of *Cal. californiensis*, *Cli. albidigitus* emerged at lower temperature than when alone, likely as a strategy to reduce competition with stronger agonistic competitors, even at the cost of coping with harsh conditions. Our results support the hypothesis that competitive habitat exclusion contributes to explaining hermit crab assemblages.

1. Introduction

Ecological theory predicts that species with strong niche overlap (i. e., similar characteristics and limited resource requirements) cannot coexist due to intense competition (Chesson, 2000; Gause, 1934). However, species with significant niche overlap often co-occur and compete, even when one species is subordinate to the other (Křivan and Siroť, 2002). Habitat heterogeneity promotes species diversity by providing a range of environmental conditions into which species can disperse based on the species' preferences and functional performance (Menge, 1976; Pimm and Rosenzweig, 1981). Therefore, if competing species are distributed across a heterogeneous habitat according to their performance, it can be assumed that they would be most abundant in places where their Darwinian fitness is maximized (Křivan and Siroť, 2002). However, species' distributions are not necessarily a consequence of abiotic preferences alone. The spatial distribution of

individuals of a given species can also be influenced by biotic factors, such as interspecific differences in competitive abilities (M'Closkey, 1981; Werner and Hall, 1979). In such cases, when two species prefer similar conditions, the species that is a stronger competitor is likely to dominate specific microhabitats that favor their fitness, while weaker species are dispersed into less optimal microhabitats (Křivan and Siroť, 2002).

Rocky shore ecosystems have high biological diversity and are characterized by high spatial and temporal heterogeneity on relatively small scales (Helmuth and Hofmann, 2001; Ricketts et al., 1985). According to Bird et al. (2013), the upper intertidal is the physical zone that is emergent only at low tide (emergent tidal zone), the mid intertidal is as the zone that is continuously submerged at low and high tide (submergent tidal zone), and the low intertidal zone is continuously washed by waves regardless of tidal level (wave zone). Species inhabiting the upper intertidal are generally exposed to harsher conditions,

* Corresponding author.

E-mail address: alcaraz@ciencias.unam.mx (G. Alcaraz).

<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103728>

Received 22 July 2023; Received in revised form 9 October 2023; Accepted 10 October 2023

Available online 21 October 2023

0306-4565/© 2023 Elsevier Ltd. All rights reserved.

such as desiccation and high temperatures, compared to those in the mid- to lower zones, which experience more moderate variation in environmental factors but have to cope with predators and competitors (Connell, 1972). Therefore, the vertical distribution of intertidal species should be strongly influenced by their functional performance and tolerance of different environmental factors (Tomanek and Helmuth, 2002). However, distribution can also be shaped by biotic factors, including competition (e.g., Connell, 1972; Jelassi et al., 2013).

Intertidal hermit crab assemblages are characterized by the coexistence of species that rely on limited gastropod shells as portable refuges to protect their soft abdomens (Reese, 1969). Shells are often a scarce resource on rocky shores (Kellogg, 1977; Vance, 1972; for an exception, Torjman and Iyengar, 2021), leading to intense competition among hermit crabs for suitable shelter (Reese, 1969). Intertidal zones all around the world host several aquatic species of the genera *Clibanarius* and *Calcinus*, including *Clibanarius albidigitus* (Bouvier, 1998; henceforth *Cli. albidigitus*) and *Calcinus californiensis* (Nobili, 1901; *Cal. californiensis*), which spatially overlap and utilize the same gastropod shell species (Kruesi et al., 2022). In contests, *Calcinus* species tend to dominate *Clibanarius* species, including *Cal. californiensis* and *Cli. albidigitus* (Alcaraz and Kruesi, 2019). *Clibanarius albidigitus* is more abundant in the upper intertidal and decreases in abundance towards the mid-intertidal, while *Cal. californiensis* is more abundant in the lower and mid-intertidal sites (Alcaraz and Kruesi, 2019; Kruesi et al., 2022). The distribution of hermit crab species partially depends on their vertical movement along intertidal gradients in response to seasonal variations, including variation in water temperature (Fotheringham, 1975; Rebach, 1981). Therefore, the distribution of *Cli. albidigitus* and *Cal. californiensis* along the intertidal could be a consequence of each species' movement toward sites with their preferred abiotic conditions, which maximize their fitness (Barabás et al., 2018). Alternatively, the distribution of *Cli. albidigitus* further up the intertidal may be a strategy to reduce competition with stronger agonistic competitors, even at the cost of inhabiting harsher environmental conditions (which decrease their fitness relative to the preferred conditions), as described for *Cli. albidigitus* and *Cal. obscurus* (Bertness, 1981b).

In this study, we conducted experiments to test whether differences in the behavioral response of the two hermit crab species to gradually increasing water temperatures could help to explain their biased distribution along the intertidal gradient. First, we compared the avoidance threshold between the two species. The acute effect temperature (AET) or avoidance threshold is defined as the amount of a stressor required to induce an animal to choose to leave an environment (Tucker and Suski, 2019; Waltham, 2018). In this case, we measured the avoidance threshold of increasing temperature. To do this, we exposed individuals to rising water temperatures in experimental tanks with a ramp leading to an exposed air platform, which simulated water temperature variation along an intertidal slope. Other *Clibanarius* and *Calcinus* species have been reported to perform air-exposure behavior as a thermoregulatory response, using evaporative cooling to lower their body temperature at the cost of losing water (Perez-Miguel et al., 2020). *Clibanarius* species are especially prone to actively escape high-temperature and intense competition by walking from tidepools to air-exposed areas (e.g., Bertness, 1981a; Yoshikawa et al., 2020). Therefore, we hypothesized that if the realized thermal niche of the two hermit crab species differs, individuals of *Cli. albidigitus* will climb to the air-exposed platform at a warmer temperature compared to *Cal. californiensis* (i.e., *Cli. albidigitus* will tolerate higher water temperatures before leaving the water to cool off). We then determined whether competitive exclusion may affect these species distributions by comparing the AET of *Cli. albidigitus* when alone versus when exposed to chemical cues of *Cal. californiensis*. We hypothesized that if the upper distribution of *Cli. albidigitus* in the intertidal is a consequence of the competitive stress induced by potential encounters with *Cal. californiensis*, the combined stress of competition and the rising temperature will motivate *Cli. albidigitus* to leave the water and stay on the air-exposed platform at a lower temperature than

they do in the absence of interspecific competitors.

2. Methods

2.1. Collection and maintenance

We captured hermit crabs of the species *Clibanarius albidigitus* and *Calcinus californiensis* for eight consecutive days from tidepools in the rocky intertidal of Troncones, Guerrero, Mexico (September 2022). The rocky shore at Troncones is formed by a gently sloped platform of rock of volcanic origin on the Mexican Pacific coast (latitude 17° 47' 35", longitude 101° 44' 46"), about 30 km northwest of the nearest point on the Bay of Zihuatanejo. The area constitutes a topographically complex shoreline classified as "moderately exposed" to waves (Ricketts et al., 1985). We captured hermit crabs in gastropod shells of *Nerita funiculata*, since this shell is the most frequently used and is preferred by both hermit crab species (Alcaraz and Kruesi, 2019). We looked for individuals occupying shells ranging 7–10 mm in length because this shell size range has the greatest overlap between these two hermit crab species. All captured hermit crabs exhibited intact appendages, undamaged shells, and appeared to be free of epibionts. The hermit crabs were placed in individual containers (0.05L) for transportation to our field laboratory.

Once in the laboratory, hermit crabs were maintained in individual containers (0.05L) submerged in 20-L recirculated water tanks (one tank for each species). The maintenance tanks were filled with natural seawater at ambient temperature (28 ± 1 °C), with a salinity of 35 PSU, and natural photoperiod (12h light/12h dark). After collection, hermit crabs were fed with commercial pellets (New Life Spectrum®, 3 mm, 0.2g). Residual food and feces were removed with a siphon 3 h after feeding. The experiments were conducted the day after capture during the hours of peak activity for these species (1000–1400 h; Alcaraz and Kruesi, 2012), which coincides with the lowest diurnal tide period.

2.2. Experimental setup

The experiments were conducted in tanks designed according to Waltham (2018). We ran four trials at a time in experimental tanks (43 × 20 × 15cm) equipped with a lower platform (10 × 20 cm) submerged in water, a rectangular ramp made of plastic mesh (23 × 30cm; 3 mm opening size) positioned at a 45° angle, and an upper platform (10 × 20 cm) that was exposed to the air (Fig. 1A). Both the lower and upper platforms were coated with a layer of clean sand obtained from the collection site, which was securely attached to the platforms using silicon adhesive. Additionally, the lateral edges of the platform and ramp were carefully sealed to prevent the hermit crabs from attempting to escape. The upper platform was placed 3 cm above the waterline, simulating air-exposed sites in the intertidal. This setup allowed the hermit crabs to move freely between the lower and upper platforms and the ramp. The experimental tanks were oriented in the same direction as the rocky coastline; this ensured that the light orientation within the tanks matched that of the natural environment.

We employed a hot water circulation system to achieve a linear increase in water temperature within the experimental tanks. This system circulated heated water from an upper reservoir with a capacity of 30-L. The water temperature within the hot-water reservoir was controlled and maintained at a temperature of 60 °C using 2000 W stainless steel submersible electric heaters (Gadrim®). Hot water was circulated from the upper reservoir into the four experimental tanks through hoses (0.85 cm in diameter) connected to four submersible water pumps (Ecofunt®, Model: 6004, 50/60Hz; Fig. 1B). The water flow rate from the upper reservoir to the experimental tanks was set at 2.6 ml/s. A drainage outlet was positioned on the opposite side of the hot water inlet to ensure a consistent water level within the experimental tanks (Fig. 1A). The water that flowed out of the experimental tanks was discarded.

Each experimental tank had an aquarium air stone bar placed at the

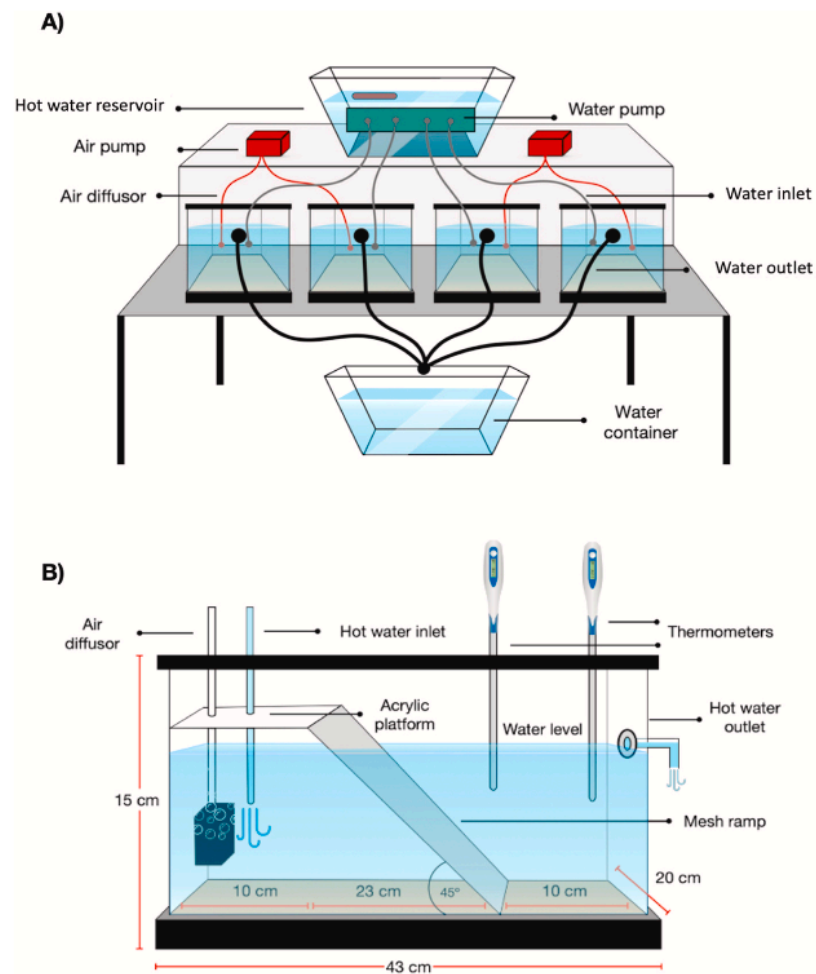


Fig. 1. Experimental setup. A) Experimental setup showing the upper water reservoir that provided hot water (60 °C) to the four experimental tanks. B) The experimental tank had a submerged lower platform, a mesh ramp angled at 45°, and an upper platform above the water-line, simulating air-exposed sites of the intertidal. The platforms were coated with clean sand glued to the surface. The tanks had constant aeration, thermometers, and were oriented in the same direction as the rocky coastline to maintain the same light orientation as the natural environment.

bottom, below the upper air-exposed platform, to aerate the water and mix the hot water entering the tank with the remaining water. The water temperature of each tank was continuously recorded using digital thermometers (Outdoor Trend®, Model: TP101, precision ± 0.1 °C) placed at the intersection of the ramp and in the lower platform.

The heating system maintained a linear heating rate of 0.2 ± 0.04 °C per minute, starting from an initial temperature of 28 °C (the ambient temperature). This heating rate has been previously employed to investigate the thermoregulatory responses of intertidal hermit crabs, such as *Diogenes deflektor* (Leung et al., 2023), as well as other intertidal ectotherms (Hui et al., 2019; Lehti-Koivunen and Kivivuori, 1994). It has also been used to induce *Cal. californiensis* to abandon their shells in previous studies (Burciaga and Alcaraz, 2023). The oxygen concentration in the water was constantly monitored (YSI model 5000, 0.01 mg/L) to ensure adequate oxygen levels for the hermit crabs (≥ 5 mg O₂/L).

2.3. Experimental design

The study had two main goals. The first part of the study aimed to compare the avoidance threshold to water temperature increase

between *Cli. albidigitus* and *Cal. californiensis*. In the second part, we evaluated potential changes in the avoidance threshold of *Cli. albidigitus* to water temperature increase in the presence of chemical cues of their competitor *Cal. californiensis* (*Cli. albidigitus* + odor). Therefore, we tested the behavioral response of hermit crabs under three different conditions: *Cli. albidigitus* alone (n = 20), *Cal. californiensis* alone (n = 20), and *Cli. albidigitus* + odor of *Cal. californiensis* (n = 20). Since this study aimed to contribute to explaining the intertidal distribution and the potential competitive exclusion of *Cli. albidigitus* by *Cal. californiensis*, we did not test the response of *Cal. californiensis* (the dominant species) to the odor of *Cli. albidigitus* (the subordinate species).

2.4. Preliminary tests

We tested the behavioral response of ten hermit crabs in each of the three experimental conditions (*Cal. californiensis*, *Cli. albidigitus*, and *Cli. albidigitus* + odor) in the experimental tank with water at a steady temperature (28 °C; ambient temperature). We found that all of the hermit crabs climbed the inclined ramp, reached and walked on the upper platform staying there for short periods; however, none of them remained air-exposed for more than 30s. Furthermore, while on the

platform for these short periods, the hermit crabs walked were rarely still; rather, they walked around the platform briefly then returned down the ramp to the water. This contrasts with the hermit crabs' behavior on the platform when the temperature was increased, in which they remained immobile on the platform (see further detail in the *Behavioral responses* section below). Therefore, we did not include a test group maintaining a constant temperature, as the observed air-exposed behavior does not appear to occur under stable and optimal temperature conditions.

2.5. Preparation of the chemical stimuli

We used chemical cues (i.e., odor) of *Cal. californiensis* to test the response of *Cli. albidigitus* to the combined effect of rising temperature and potential competition.

To prepare the stimulus, we used a procedure and a concentration of chemical cues similar to those used in previous studies investigating the behavioral responses of hermit crabs to chemical cues from dead gastropods and predators (Alcaraz et al., 2020; Alcaraz and Arce, 2017). We captured 70 individuals of *Cal. californiensis* (± 0.05 g) occupying shells of *Nerita funiculata* the day before experimentation. The hermit crabs were placed in 65-L tanks under the maintenance conditions mentioned above. The hermit crabs were initially fed with commercial pellets (New Life Spectrum pellets) immediately after collection. Any leftover food and feces were removed using a siphon 3 h after feeding. The hermit crabs were then kept in the tanks for 24 h. We utilized the water from the maintenance tank to generate the chemical cue of *Cal. californiensis*; we filtered the maintenance water, then diluted it with fresh seawater to achieve a final concentration of 0.018 g/L (0.018 g wet weight of *Cal. californiensis* maintained in 1L seawater for 24h) in both the main reservoir and the experimental tanks. The individuals of *Cal. californiensis* were released back at the collecting site after the experiments.

2.6. Behavioral responses

We determined the AET of *Cli. albidigitus*, *Cal. californiensis* and *Cli. albidigitus* + odor by gradually increasing the water temperature in the experimental tanks until the individuals climbed the ramp and remained on the air-exposed platform (Tucker and Suski, 2019; Waltham, 2018). Individual hermit crabs were placed at the center of the submerged lower platform, enclosed in an individual container (0.05L) for acclimatization 60 min before increasing the water temperature. Once the acclimatization period was over, the water pumps submerged in the main container were turned on, so the hot water flowed toward the experimental tanks, increasing the temperature from 28 °C. The individual enclosures were removed, allowing the hermit crabs to move freely in the experimental tank. Throughout the experiment, we closely observed the hermit crab behavior. For the analysis, we only considered data from hermit crabs that successfully reached the air-exposed platform at least once; this criterion ensured that we included individuals that were aware of the option to escape from the rising temperature by emerging onto the air-exposed platform.

The endpoint of the experiment was determined by the temperature at which the hermit crab emerged from the water and stood on the air-exposed platform for at least 1 min. All hermit crabs climbed the ramp several times during the tests and walked on the platform exposed to the air, but remained there for only short periods; we did not end the test until the individual stayed (immobile, without walking) on the exposed platform (usually a few centimeters from the edge of the platform) for 1 min. After the hermit crabs had stood on the air-exposed platform for at least 1 min, they were carefully placed inside a paint-marked flask (0.05-L) and submerged in a separate recovery tank (30-L) filled with water at the ambient temperature of 28 °C. This process was carried out slowly to avoid subjecting the hermit crabs to thermal shock. After testing, the hermit crabs were fed. During the course of the trials, some hermit crabs positioned themselves near the top of the ramp, with their shells

partially emerged and their legs immersed in the water at the air-water interface; following Waltham's (2018) procedure, this behavior was not recorded as the endpoint of the trial.

Individuals that did not leave the water and stay for 1 min on the air-exposed platform when the temperature reached 40 °C were removed from the experimental tank to prevent irreversible damage, since temperatures around 40 °C have been identified as critical for tropical hermit crabs in previous studies (Glynn, 1968; Vinagre et al., 2013). These individuals, marked as "non-responsive", were placed in paint-marked flasks and submerged in the recovery tank at 28 °C.

After the 24 h recovery period, the hermit crabs were forced to abandon their shell by heating their shell apex using the tip of a hot glue gun (Burciaga and Alcaraz, 2023). The naked hermit crabs were then measured for cephalothorax length using a caliper (± 0.01 mm), weighed on a plate balance (± 0.01 g), and sexed according to their gonopore position. The procedure was approved by the Commission of Ethics and Scientific Responsibility of Faculty of Science, UNAM (CEARC/Bioética/0307202).

The gastropod shells were measured for width and weight. We used the shell and the hermit crab mass to calculate the relative fit of the gastropod shell to the hermit crab's body (Shell Adequacy Index; SAI; Asakura, 1992). The hermit crabs were kept for an additional 24h in the laboratory before we returned them to the site where they were captured. None of the hermit crabs died during the course of the experiment (this includes "non-responsive" individuals).

2.7. Statistical analyses

The hermit crabs used were within a narrow body size range in which they share shell size; therefore, the body size was not included in the analysis. We used separate generalized linear models (GLMs) with a negative binomial error distribution to compare the AET of *Cli. albidigitus* vs. *Cal. californiensis* and *Cli. albidigitus* when alone vs. in the presence of chemical cues of its competitor (*Cli. albidigitus* + odor). In each GLM, AET was the response variable, while the experimental condition, the sex, and the SAI were included as predictor variables. Both models included all possible interaction effects among the variables. We verified the assumptions of homoscedasticity, over/under dispersion, and residual autocorrelation for GLM by examining residual plots ("performance" R package).

Two different logistic regressions were performed to assess the influence of the experimental condition, the sex, and the SAI on the probability of emerging or not ("non-responsive") to the air-exposed platform. The predictor variables were the experimental group, the SAI, and sex. Individuals who did not emerge to the air-exposed platform (non-responsive) were scored as 0, and those who emerged were scored as 1. Both models included interactive effects between variables. For all of the models, we performed a model selection using the "drop1" function ("stats" R package), which removes the least significant term in consecutive iterations, until we obtained a reduced model containing only significant terms and interactions (Ekström and Sørensen, 2015). The analyses were carried out in R v.3.6.2 (R Core Team, 2020).

3. Results

Body mass did not differ among individuals of all of the experimental groups (*Calcinus californiensis*: mass range 0.07–0.22 g ($\bar{X} = 0.12 \pm 0.01$ g); *Clibanarius albidigitus*: 0.03–0.17 g ($\bar{X} = 0.11 \pm 0.01$ g); *Cli. albidigitus* + odor; 0.03–0.18 g ($\bar{X} = 0.11 \pm 0.01$ g); $F_{(2,37)} = 0.05$, $p = 0.82$). The temperature avoidance threshold was explained by the hermit crab species; the AET for *Clibanarius albidigitus* was 1.6 °C higher than *Calcinus californiensis* (mean values of 34.4 and 32.8 °C, respectively; GLM, $X^2 = 4.56$, $p = 0.03$, Table 1A; Fig. 2A). Shell adequacy index (SAI) and sex did not explain the temperature avoidance threshold of hermit crabs (Table 1A). The probability of emerging to the air-exposed platform

Table 1

Full set of terms considered to explain A) the avoidance threshold and B) the probability of emerging onto the air-exposed platform under conditions of increasing water temperature. Significant values are indicated in bold. SAI = Shell Adequacy Index.

A) Avoidance threshold model	Step	Variable	X ²	p
<i>Clibanarius albidigitus</i>	1	SAI	0.06	0.99
vs.	2	Species * Sex	0.16	0.98
<i>Calcinus californiensis</i>	3	Species * SAI	0.23	0.89
	4	SAI * Sex	0.23	0.88
	5	Species * Sex * SAI	0.26	0.71
	6	Sex	0.27	0.61
	Final model	Species	4.56	0.03
B) Probability to emerge model	Step	Variable	X ²	p
<i>Clibanarius albidigitus</i>	1	Species * Sex * SAI	0.02	0.99
vs.	2	Species * Sex	0.07	0.98
<i>Calcinus californiensis</i>	3	Species * SAI	0.12	0.89
	4	SAI	0.23	0.63
	5	Sex	1.62	0.20
	6	Sex * SAI	3.75	0.15
	Final model	Species	6.56	0.01

differed between the two hermit crab species; *Cli. albidigitus* showed a higher probability of avoiding stressful temperatures by emerging and staying on the upper platform than *Cal. californiensis* (80% and 60%, respectively; GLM, X² = 6.56, p = 0.01; Fig. 2B). The probability of emerging as an avoidance behavior to temperature did not depend on SAI or sex.

The final model following stepwise simplification indicated that the AET of individuals of *Cli. albidigitus* was 2.4 °C lower in the presence of chemical cues of *Cal. californiensis* than in the absence of the competitor stimulus (GLM, X² = 9.73, P = 0.005; Table 2A; Fig. 3A). The avoidance threshold was not influenced by SAI nor by sex (Table 2A). The probability of emerging to the air-exposed platform was explained by sex, independent of the experimental condition (GLM, X² = 5.98, P = 0.04; Table 2B), with a higher proportion of females emerging than males (Fig. 3b). The probability of emerging as an avoidance behavior was not explained by SAI and did not differ between *Cli. albidigitus* alone compared to when the chemical stimulus of *Cal. californiensis* was present (Table 2B).

4. Discussion

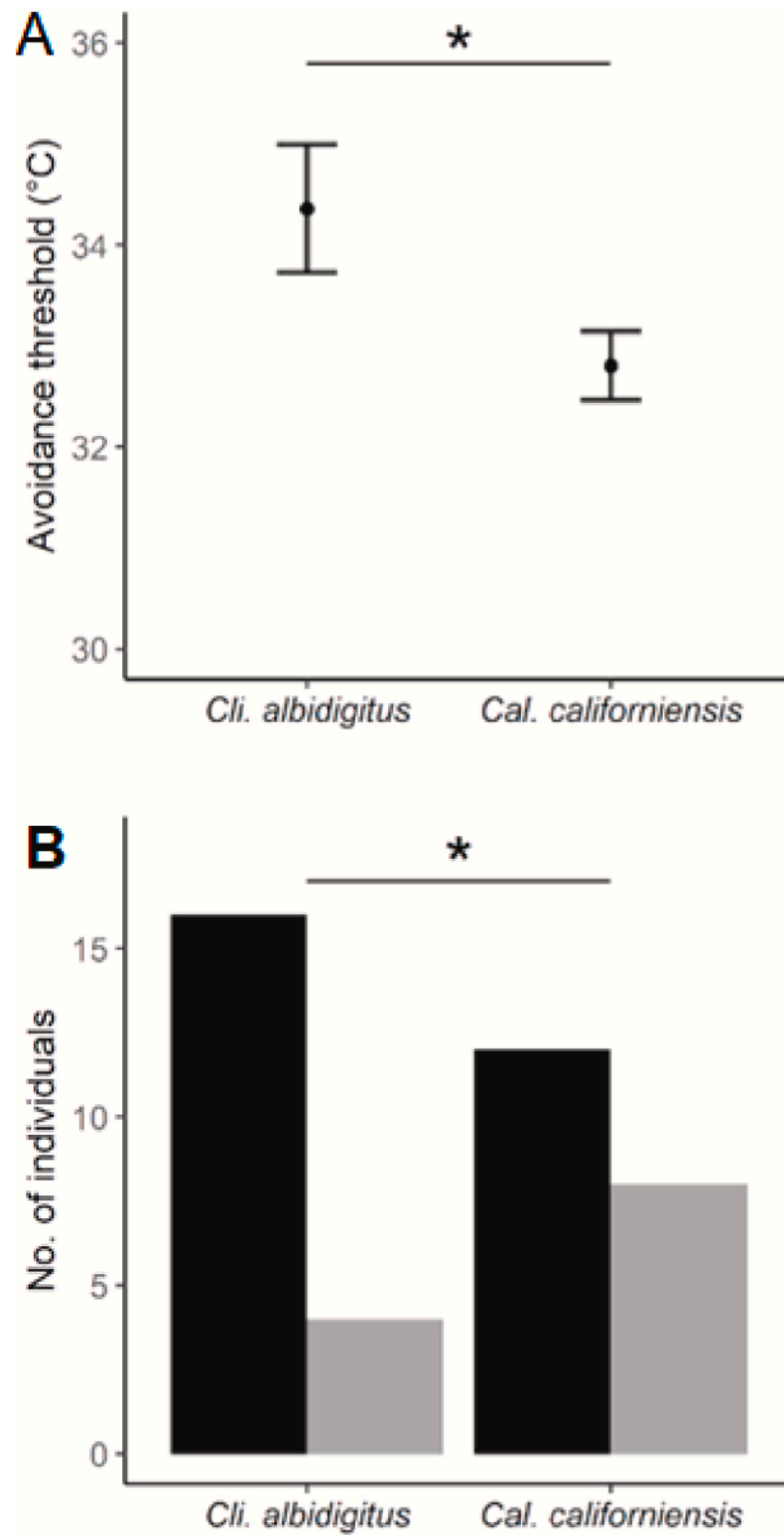
Locomotion is the most common thermoregulatory behavior of mobile ectotherms, by which they move to sites with a preferred range of temperatures or escape from habitats with adverse conditions (Bennett and Huey, 1990; Hui et al., 2019). Several hermit crab species display individual or collective migration along the intertidal driven by temperature (Asakura, 1987; Fotheringham, 1975; Turra and Denadai, 2003), and escape from tidepools when the temperature reaches critical levels (Reese, 1969; Yoshikawa et al., 2020). In this study, we found that *Cli. albidigitus* and *Cal. californiensis* exhibit different temperature thresholds that force them to emerge onto the air-exposed platform to cool themselves. Specifically, *Cal. californiensis* showed a mean thermal avoidance threshold 1.6 °C lower than *Cli. albidigitus* (32.8 and 34.4 °C, respectively). Interestingly, during the collecting days (September 25 to October 1), the maximal ocean surface temperature when we ran the experiments varied between 33.8 and 34.8 °C (Archivo Oceanográfico Nacional SEMAR; <https://digaohm.semar.gob.mx/oceanografia/AION.html>); however, in protected tidepools where these species inhabit we have recorded water temperatures up to 38 °C (unpublished data). The difference in thermal response matches the natural distribution patterns

of these competing species, since *Cli. albidigitus*, which is more commonly found in the upper intertidal where water temperature is higher, had a higher thermal tolerance. Our findings supports the expectation that species inhabiting higher levels of the intertidal zone should have greater thermal tolerance compared to those from lower levels (Taylor, 1981). Intertidal hermit crabs are known for their general tolerance to large and rapid increases in water temperature (Gilliand and Pechenik, 2018; Madeira et al., 2018). However, the thermal threshold observed in this study for both species are lower than the temperatures recorded in certain tropical tidepools inhabited by hermit crabs from the genera *Calcinus* and *Clibanarius* (38–40 °C, *Calcinus sulcatus*, *Clibanarius tricolor*, and *Cli. antillensis*; Reese, 1969).

Desiccation is a strong challenge for crustaceans (Bliss and Mantel, 1968). Even though hermit crabs have the advantage of being better protected from desiccation compared to other crustaceans because of their shells (Herreid, 1969), air exposure is still challenging for hermit crabs, as they are primarily adapted to an aquatic environment (Gherardi, 1990). However, intertidal crustaceans, including hermit crabs, emerge to air-exposed sites in order to cool themselves; these animals can decrease their body temperature by staying well-hydrated on wet surfaces while cooling their body by evaporative water loss during tidal emersion (Bliss and Mantel, 1968; Perez-Miguel et al., 2020). The temperature on the wet surfaces where the animals emerge could also be hot; substantial evaporative cooling can occur when ambient humidity is low, even if the air and water temperatures are similar. For instance, the amphibious fish *Kriptolebias marmoratus* can decrease its temperature by 3.3 °C/min by emerging to wet surfaces when the water and air temperatures are similar (30 °C) and the humidity is 65% (Gibson et al., 2015). In our study, the mean air temperatures in the field and laboratory were 28 °C, cooler than the water temperatures once the heating began, and humidity was relatively low (60–75%), which suggests that hermit crabs could cool their body temperatures by emerging. It is interesting that *Cli. albidigitus* was more likely to emerge, but emerged at a higher temperature than *Cal. californiensis*. The fact that more individuals of *Cli. albidigitus* than of *Cal. californiensis* emerged may suggest that the former have better mechanisms for coping with desiccation, which is consistent with their upper intertidal distribution (Reese, 1969). If so, escaping to the upper air-exposed platform could be more demanding for *Cal. californiensis* than for *Cli. albidigitus*; even so, the individuals of *Cal. californiensis* that escaped to the air-exposed platform did so at a lower temperature than *Cli. albidigitus*, highlighting its lower thermal tolerance. It is important to note that during the preliminary experiments when the temperature was kept steady at 28 °C, the hermit crabs climbed and walked continuously on the air-exposed platform, and none of them stayed on it for more than 30 s. This supports the idea that staying on the platform is primarily a strategy to cope with rising temperatures that approach to critical levels.

During the experiments, some individuals of both species remained submerged and motionless when the temperature reached a critical level of 40 °C ("unresponsive" individuals). Since all the individuals used for the analyses had climbed the mesh ramp and reached the air-exposed platform, we assume that all of them realized the possibility of escaping from the high temperature by emerging; moreover, air-exposure behavior occurs in individuals of both genera (Perez-Miguel et al., 2020; Yoshikawa et al., 2020). Therefore, it seems likely that the individuals that did not respond to the adverse thermal condition (40 °C) were suffering symptomatic thermal stress, characterized by the physiological limit to muscle action at which animals lose their ability to escape from adverse temperatures (Lagerspetz and Vainio, 2006; Marshall et al., 2011; Pallarés et al., 2021). This thermal condition was recognized as a point of "ecological death" by Cowles and Bogert (1944). The higher thermal tolerance of *Cli. albidigitus* relative to *Cal. californiensis* may also therefore be reinforced by the smaller number of unresponsive individuals in *Cli. albidigitus* (i.e., *Cal. californiensis* individuals were more likely to suffer symptomatic thermal stress).

The fact that *Cli. albidigitus* emerges at a lower temperature in the



(caption on next page)

Fig. 2. Avoidance threshold and emergence onto the upper platform in response to increasing water temperatures of *Clibanarius albidigitus* and *Calcinus californiensis*. A) The avoidance threshold, determined as the temperature at which the individuals remained on the air-exposed platform for at least 1 min, was higher for *Cli. albidigitus* ($n = 20$) than *Cal. californiensis* ($n = 20$; GLM, $X^2 = 4.56$, $p = 0.03$). Mean \pm standard error of the mean (s.e.m.) are shown. B) *Clibanarius albidigitus* showed a higher probability of remaining for at least 1 min on the upper platform (black bars) than *Cal. californiensis* (GLM, $X^2 = 6.56$, $p = 0.01$); the number of individuals that did not emerge when the water temperature reached a critical level (40 °C; “unresponsive” individuals) are shown in grey bars. The asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$.

Table 2

Full set of terms considered to explain A) the avoidance threshold and B) probability of *Clibanarius albidigitus* to emerge to the air-exposed platform when alone versus in the presence of chemical signals of *Calcinus californiensis* (treatment) under conditions of increasing water temperature. Significant values are indicated in bold. SAI = Shell Adequacy Index.

A) Avoidance threshold model	Step	Variable	X^2	p
<i>Cli. albidigitus</i> vs <i>Cli. albidigitus</i> + odor	1	Treatment * SAI	0.02	0.87
	2	SAI * Sex	0.04	0.84
	3	Treatment * Sex * SAI	0.37	0.55
	4	SAI	1.59	0.22
	5	Treatment * Sex	1.58	0.22
	6	Sex	2.84	0.10
Final model		Treatment	9.73	0.005
B) Probability to emerge model	Step	Variable	X^2	p
<i>Cli. albidigitus</i> vs <i>Cli. albidigitus</i> + odor	1	Treatment * SAI	0.07	0.98
	2	Treatment	0.11	0.89
	3	SAI	0.15	0.87
	4	Treatment * Sex * SAI	1.19	0.55
	5	Treatment * Sex	3.98	0.26
	6	Treatment * SAI	4.12	0.13
Final model		Treatment	5.98	0.04

presence of chemical cues from its competitor suggests that interspecific competition for shells promotes the displacement of the subordinate species to higher intertidal sites. Field experiments conducted by Bertness (1981b) showed that shell limitation can drive active competitive displacement of *Cli. albidigitus* to upper intertidal levels by *Cal. obscurus*. We have recorded intra- and interspecific hermit crab encounters in Troncones; however, we have not seen any agonistic encounters between hermit crabs while air-exposed (Pers. Obs. GA). It is likely that aquatic hermit crabs are unable to fight in the terrestrial environment; therefore, by escaping to the air-exposed areas, *Cli. albidigitus* could avoid losing their shells through agonistic encounters with conspecifics or *Cal. californiensis*. High temperatures could also increase the sensitivity to detect competitors or other biotic and environmental cues, exacerbating behavioral responses. However, the composition of hermit crab assemblages along the intertidal appears to be influenced by both competition for shells and water temperature.

We also found that females of *Cli. albidigitus* show a higher probability of emerging to the air-exposed platform than males, regardless of the presence or absence of *Cal. californiensis*. This behavior of leaving tidepools to avoid extreme water temperatures has been described for several hermit crab species (e.g., *Cli. virescens*, *Cli. corallinus*, and *Cal. laevimanus*; Reese, 1969). In the case of females of *Clibanarius*, this behavior may be a strategy to avoid intersexual encounters due to their relatively lower fighting ability (e.g., Briffa and Dallaway, 2007; Yoshino and Goshima, 2002), particularly in situations of high competition for shells (Yoshikawa et al., 2020). Furthermore, our results show that females are more likely to emerge to the air-exposure platform regardless of the presence of a competitor.

The increase in water temperature decreases oxygen solubility and increases the animals' oxygen consumption. However, tropical intertidal crustaceans, including hermit crabs, are adapted to maintain relatively

stable oxygen uptake in response to a high variability in water temperature (Burggren and McMahon, 1981). For instance, the oxygen consumption of *Calcinus laevimanus* increases moderately between 20 and 30 °C (Moreira and Nelson, 1990). This is partially due to the fact that oxygen affinity of the blood of some hermit crabs is temperature-independent with variations of 20 °C (Bridges, 1986; Jokumsen and Weber, 1982). Additionally, intertidal hermit crabs are recognized as tolerant to low oxygen levels; for instance, *Clibanarius vittatus* can live in oxygen-free seawater for 5.5 h (Wernick and Silva Pentead, 1983).

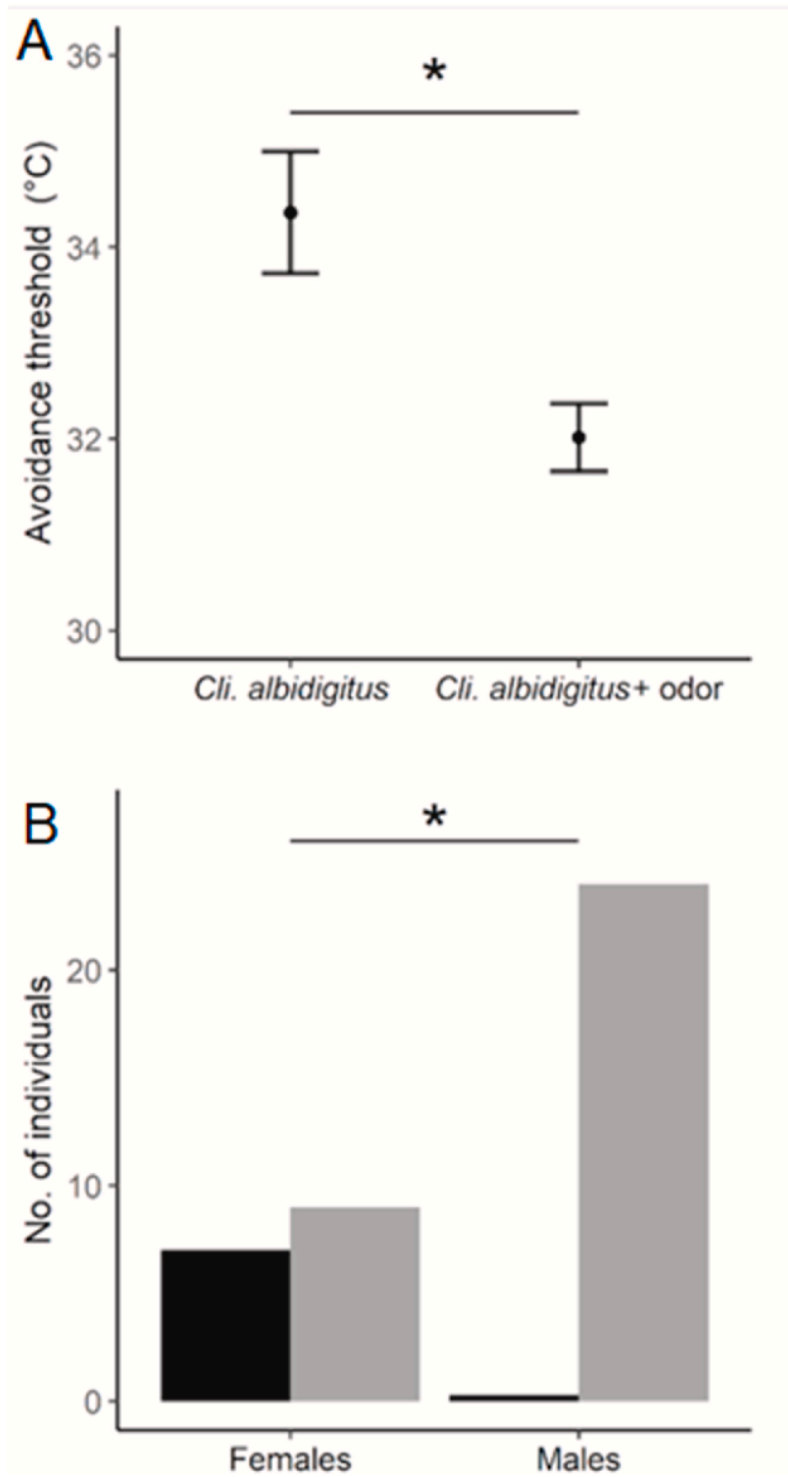
Climate warming is an important driver of a crustacean community composition through modification of species distribution at different spatial scales. For instance, two temperate hermit crab species whose distributions did not overlap 50 years ago (*Pagurus beringanus* and *P. granosimanus*) are now sympatric, which could be associated with climate change (Torjman and Iyengar, 2021). Our results support the idea that variation in the thermal conditions on intertidal shores can modify the community's composition by modifying species' distributions and their potential interactions. It is possible that the adaptation of *Clibanarius* species to higher temperatures could favor its distribution over *Calcinus*. Climate warming is especially important for tropical tidepool species due to the high daily heating rates and extreme temperatures that waters can reach, which are relatively close to the critical thermal limits of the species (Harley et al., 2006; Helmuth et al., 2006; Stillman and Somero, 2000). Temperature is an important resource over which animals compete, since adequate levels of this environmental factor determine whole-organism physiological performance (Seebacher and Wilson, 2006). Therefore, knowledge of animals' thermal responses is important for current and future assessment of global climate changes. Although the procedures to measure thermal tolerance have been widely standardized (Beitinger and Lutterschmidt, 2011; Cowles and Bogert, 1944), not all cases are equally efficient. As organisms that live naturally in a shell, it is difficult to estimate the thermal endpoints of hermit crabs following the protocols commonly used for other aquatic animals (e.g., Critical Thermal Maxima; Beitinger and Lutterschmidt, 2011). Here, we measured behavioral thermoregulatory responses following a less invasive procedure (avoidance threshold), after which none of the hermit crabs died.

5. Conclusion

The avoidance threshold for the two species of intertidal hermit crabs, determined through evaluation in a system that simulates rocky shoreline conditions by means of a ramp ending in a platform exposed to the air, showed that the presence of a superior interspecific competitor and the differences in the temperature influence the vertical movement of hermit crabs, which could explain their distribution and competitive interactions between these species in the intertidal. In this highly variable temporal and spatial environment, it could be interesting to assess the daily movement of both species with the tidal cycle. The assessment of the effect of preferred and suboptimal water temperatures on the overall physiological performance and competitive success of hermit crabs of these two genera would help to better understand the dynamic of the competing interactions.

Credit author statement

Eduardo Everardo García Cárdenas: Conceptualization,



(caption on next page)

Fig. 3. Avoidance threshold and emergence to the upper platform in response to increasing water temperatures by *Clibanarius albidigitus* when tested alone versus with the presence of chemical cues of its competitor, *Calcinus californiensis*. A) The avoidance threshold of *Cli. albidigitus* in the presence of chemical cues of *Cal. californiensis* (*Cli. albidigitus* + odor; n = 20) was lower than in the absence of the competitor stimulus (alone; n = 20; GLM, $X^2 = 9.73$, $p = 0.005$). Mean \pm standard error of the mean (s.e.m.) are shown. B) The number of individuals that emerged to the air-exposed platform (black bars) was explained by sex, independent of the experimental condition (GLM, $X^2 = 5.98$, $p = 0.04$). The number of individuals that did not emerge when the water temperature reached a critical level (unresponsive; 40 °C) are shown in grey bars. The asterisks indicate significant differences at level $p < 0.05$.

Methodology, Formal Analysis, Investigation, Writing- Original draft preparation. Guillermina Alcaraz: Conceptualization, Methodology, Investigation, Validation, Resources, Writing - Original Draft, Supervision, Funding acquisition; Luis M. Burciaga: Conceptualization, Formal analysis, Writing - Review & Editing. All the authors contributed to the writing of the manuscript.

Ethical statement

The experimental procedure was approved by the Commission of Ethics and Scientific Responsibility of Faculty of Science, of the Universidad Nacional Autónoma de México (CEARC/Bioética/0307202).

Funding statement

This work was supported by UNAM-PAPIIT-IN-218321.

Data accessibility

Data are available in Figshare in doi.org/10.6084/m9.figshare.24058497.v1.

Declaration of competing interest

The authors declare no competing or financial interests.

Data availability

Other (please explain: e.g. 'I have shared the link to my data as an attachment').

Acknowledgements

We thank the Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for scholarship CVU-828535. We thank Karla Kruesi Cesar Rubio, and Sebastian Zúñiga for their technical assistance. We especially thank Dr. Lynna Kiere for reviewing this article and for helping with the English editing.

References

- Alcaraz, G., Arce, E., 2017. Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos* 126, 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/oik.03742>.
- Alcaraz, G., Kruesi, K., 2019. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 99, 135–142. <https://doi.org/10.1017/S0025315417001850>.
- Alcaraz, G., Kruesi, K., 2012. Exploring the phenotypic plasticity of standard metabolic rate and its inter-individual consistency in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 412, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.014>.
- Alcaraz, G., Kruesi, K., Burciaga, L.M., 2020. The exploitation strategy determines the resource partitioning in hermit crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 523, 151272 <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151272>.
- Asakura, A., 1987. Preliminary observations on the offshore mass migration of the sand-dwelling hermit crab, *Diogenes nitidimanus* Terao (Crustacea Decapoda: Anomura). *J. Ethol.* 5, 207–209. <https://doi.org/10.1007/BF02349955>.
- Asakura, A., 1992. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus* Terao. 5. Ecological implications in the pattern of molting. *J. Crustac. Biol.* 12, 537–545. <https://doi.org/10.1163/193724092X00021>.
- Barabás, G., D'Andrea, R., Stump, S.M., 2018. Chesson's coexistence theory. *Ecol. Monogr.* 88, 277–303. <https://doi.org/10.1002/ecm.1302>.
- Beitinger, T.L., Lutterschmidt, W.L., 2011. Measures of thermal tolerance. In: *Encyclopedia of Fish Physiology*. Elsevier Inc., pp. 1695–1702. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00200-8>.
- Bennett, A.F., Huey, R.B., 1990. Studying the evolution of physiological performance. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 7, 251–284.
- Bertness, M.D., 1981a. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology* 62, 411–425. <https://doi.org/10.2307/1936715>.
- Bertness, M.D., 1981b. Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. *Ecology* 62, 751–761. <https://doi.org/10.2307/193774>.
- Bird, C.E., Franklin, E.C., Smith, C.M., Toonen, R.J., 2013. Between tide and wave marks: a unifying model of physical zonation on littoral shores. *PeerJ* 1, e154. <https://doi.org/10.7717/peerj.154>.
- Bliss, D.E., Mantel, L.H., 1968. Adaptations of crustaceans to land: a summary and analysis of new findings. *Integr. Comp. Biol.* 8, 673–685. <https://doi.org/10.1093/icb/8.3.673>.
- Bridges, C.R., 1986. A comparative study of the respiratory properties and physiological function of haemocyanin in two burrowing and two non-burrowing crustaceans. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* 83, 261–270. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90572-4](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90572-4).
- Briffa, M., Dallaway, D., 2007. Inter-sexual contests in the hermit crab *Pagurus bernhardus*: females fight harder but males win more encounters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 1781–1787. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0411-5>.
- Burciaga, L.M., Alcaraz, G., 2023. Metabolic and behavioural effects of hermit crab shell removal techniques: is heating less invasive than cracking? *Anim. Welf.* 32, 1–11. <https://doi.org/10.1017/awf.2023.17>.
- Burggren, W.W., McMahon, B.R., 1981. Oxygen uptake during environmental temperature change in hermit crabs: adaptation to subtidal, intertidal, and supratidal habitats. *Physiol. Zool.* 54, 325–333.
- Chesson, P., 2000. Mechanism of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>.
- Connell, J.H., 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 3, 169–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.001125>.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83, 261–296.
- Ekström, C.T., Sørensen, H., 2015. *Statistical Data Analysis for the Life Sciences, Second*. CRC Press, London, UK.
- Fotheringham, N., 1975. Structure of seasonal migrations of the littoral hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bosc). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18, 47–53. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(75\)90015-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(75)90015-5).
- Gause, G.F., 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79, 16–17. <https://doi.org/10.1126/science.79.2036.16-a>.
- Gherardi, F., 1990. Competition and coexistence in two mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 143, 221–238. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(90\)90072-K](https://doi.org/10.1016/0022-0981(90)90072-K).
- Gibson, D.J., Sylvester, E.V., Turko, A.J., Tattersall, G.J., Wright, P.A., 2015. Out of the frying pan into the air—emersion behaviour and evaporative heat loss in an amphibious mangrove fish (*Kryptolebias marmoratus*). *Biol. Lett.* 11, 20150689. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0689>.
- Gilliand, S., Pechenik, J.A., 2018. Temperature and salinity effects on shell selection by the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Biol. Bull.* 235, 178–184. <https://doi.org/10.1086/700188>.
- Glynn, P.W., 1968. Mass mortalities of echinoids and other reef flat organisms coincident with midday, low water exposures in Puerto Rico. *Mar. Biol.* 1, 226–243. <https://doi.org/10.1007/BF00347116>.
- Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomaneck, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9, 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>.
- Helmuth, B., Mieszowska, N., Moore, P., Hawkins, S.J., 2006. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 37, 373–404. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110149>.
- Helmuth, B.S.T., Hofmann, G.E., 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biol. Bull.* 201, 374–384. <https://doi.org/10.2307/1543615>.
- Herreid, C.F., 1969. Water loss of crabs from different habitats. *Comp. Biochem. Physiol.* 28, 829–839. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(69\)92117-3](https://doi.org/10.1016/0010-406X(69)92117-3).
- Hui, T.Y., Landry Yuan, F., Bonebrake, T.C., Williams, G.A., 2019. Multifunctional behaviour in a sandy shore crab enhances performance in extreme intertidal environments. *Oecologia* 189, 79–89. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4299-8>.
- Jelassi, R., Ayari-Akkari, A., Bohli-Abderrazak, D., Nasri-Ammar, K., 2013. Endogenous locomotor activity rhythm of two sympatric species of *Talitrids* (Crustacea, Amphipoda) from the supralittoral zone of Bizerte lagoon (Northern Tunisia). *Biol. Rhythm. Res.* 44, 265–275. <https://doi.org/10.1080/09291016.2012.681845>.

- Jokumsen, A., Weber, R.E., 1982. Hemocyanin-oxygen affinity in hermit crab blood is temperature independent. *J. Exp. Zool.* 221, 389–394. <https://doi.org/10.1002/jez.1402210316>.
- Kellogg, C.W., 1977. Coexistence in a hermit crab species ensemble. *Biol. Bull.* 153, 133–144. <https://doi.org/10.2307/1540697>.
- Křivan, V., Siroť, E., 2002. Habitat selection by two competing species in a two-habitat environment. *Am. Nat.* 160, 214–234. <https://doi.org/10.1086/341016>.
- Kruesi, K., Burciaga, L.M., Alcaraz, G., 2022. Coexistence of similar species: evidence of a resource and microhabitat sharing in two intertidal hermit crab species. *Hydrobiologia* 849, 1531–1541. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04800-4>.
- Lagerspetz, K.Y.H., Vainio, L.A., 2006. Thermal behaviour of crustaceans. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 81, 237–258. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006998>.
- Lehti-Koivunen, S.M., Kivivuori, L.A., 1994. Effect of temperature acclimation in the crayfish *Astacus astacus* L. on the locomotor activity during a cyclic temperature change. *J. Therm. Biol.* 19, 299–304. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(94\)90065-5](https://doi.org/10.1016/0306-4565(94)90065-5).
- Leung, B.K.H., Hui, T.Y., Williams, G.A., 2023. Behavioural adaptation to heat stress: shell lifting of the hermit crab *Diogenes defleotomanus*. *J. Therm. Biol.* 113, 103476. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103476>.
- M'Closkey, R.T.M., 1981. Microhabitat use in coexisting desert rodents: the role of population density. *Oecologia* 50, 310–315. <https://doi.org/10.1007/BF00344968>.
- Madeira, C., Leal, M.C., Diniz, M.S., Cabral, H.N., Vinagre, C., 2018. Thermal stress and energy metabolism in two circumtropical decapod crustaceans: responses to acute temperature events. *Mar. Environ. Res.* 141, 148–158. <https://doi.org/10.1016/j.marenres.2018.08.015>.
- Marshall, D.J., Dong, Y.W., McQuaid, C.D., Williams, G.A., 2011. Thermal adaptation in the intertidal snail *Echinolittorina malaccana* contradicts current theory by revealing the crucial roles of resting metabolism. *J. Exp. Biol.* 214, 3649–3657. <https://doi.org/10.1242/jeb.059899>.
- Menge, B.A., 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46, 355–393. <https://doi.org/10.2307/1942563>.
- Moreira, G.S., Nelson, S.G., 1990. The effect of temperature on the respiratory metabolism of *Calcinus laevimanus* (Randall, 1939) (Crustacea, Anomura), in different salinities. *J. Therm. Biol.* 15, 37–39.
- Pallarés, S., Colado, R., Botella-Cruz, M., Montes, A., Balart-García, P., Bilton, D.T., Millán, A., Ribera, I., Sánchez-Fernández, D., 2021. Loss of heat acclimation capacity could leave subterranean specialists highly sensitive to climate change. *Anim. Conserv.* 24, 482–490. <https://doi.org/10.1111/acv.12654>.
- Perez-Miguel, M., Wehrtmann, I.S., Drake, P., Cuesta, J.A., 2020. Air-exposure behavior: a restricted or a common conduct among intertidal hermit crabs? *Nauplius* 28. <https://doi.org/10.1590/2358-2936e2020027>.
- Pimm, S.L., Rosenzweig, M.L., 1981. Competitors and habitat use. *Oikos* 37, 1. <https://doi.org/10.2307/3544067>.
- Rebach, S., 1981. Use of multiple cues in short-range migrations of Crustacea. *Am. Midl. Nat.* 105, 168–180.
- Reese, E.S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Am. Zool.* 9, 343–355. <https://doi.org/10.1093/icb/9.2.343>.
- Ricketts, E.F., Calvin, J., Hedgpeth, J.W., 1985. *Between pacific tides*. In: *American Midland Naturalist*, fifth ed. Stanford University Press, Stanford, California.
- Seebacher, F., Wilson, R.S., 2006. Fighting fit: thermal plasticity of metabolic function and fighting success in the crayfish *Cherax destructor*. *Funct. Ecol.* 20, 1045–1053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01194.x>.
- Stillman, J.H., Somero, G.N., 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiol. Biochem. Zool.* 73, 200–208. <https://doi.org/10.1086/316738>.
- Taylor, P.R., 1981. Hermit crab fitness: the effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 52, 205–218. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90037-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90037-X).
- Tomanek, L., Helmuth, B., 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integr. Comp. Biol.* 42, 771–775. <https://doi.org/10.1093/icb/42.4.771>.
- Torjman, B.Z., Iyengar, E.V., 2021. Increased potential for shell competition among hermit crabs (*Pagurus beringanus* and *Pagurus granosimanus*) in the rocky intertidal. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 101, 957–967. <https://doi.org/10.1017/S0025315421000837>.
- Tucker, E.K., Suski, C.D., 2019. Presence of conspecifics reduces between-individual variation and increases avoidance of multiple stressors in bluegill. *Anim. Behav.* 158, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.10.002>.
- Turra, A., Denadai, M.R., 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 63, 537–544. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000300020>.
- Vance, R.R., 1972. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology* 53, 1075–1083. <https://doi.org/10.2307/1935419>.
- Vinagre, C., Dias, M., Roma, J., Silva, A., Madeira, D., Diniz, M.S., 2013. Critical thermal maxima of common rocky intertidal fish and shrimps - a preliminary assessment. *J. Sea Res.* 81, 10–12. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.03.011>.
- Waltham, N.J., 2018. Acute thermal effects in an inland freshwater crab *Austrothelphusa transversa* (von Martens, 1868) occupying seasonal, tropical rivers. *J. Crustac. Biol.* 38, 497–503. <https://doi.org/10.1093/jcbl/rzy051>.
- Werner, E.E., Hall, D.J., 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology* 60, 256–264. <https://doi.org/10.2307/1937653>.
- Wernick, A.M., Silva Penteado, C.H., 1983. Oxygen consumption by the hermit crab, *Clibanarius vittatus* (Bosc, 1802) in declining oxygen tensions. *Comp. Biochem. Physiol. Mol. Integr. Physiol.* 74, 749–753.
- Yoshikawa, A., Goto, R., Yasuda, C.I., Asakura, A., 2020. Size and sex bias in air-exposure behavior during low tide of the intertidal hermit crab *Clibanarius virescens* (Krauss, 1843) (Decapoda: Anomura: Diogenidae). *J. Crustac. Biol.* 40, 152–155. <https://doi.org/10.1093/jcbl/ruz096>.
- Yoshino, K., Goshima, S., 2002. Sexual dominance in hermit crab shell fights: Asymmetries in owner-intruder status, crab size, and resource value between sexes. *J. Ethol.* 20, 63–69. <https://doi.org/10.1007/s10164-002-0055-x>.

Capítulo III. Diferencias en el ritmo circadiano entre dos especies simpátricas de cangrejos ermitaños como mecanismo para permitir la coexistencia

Introducción

La exclusión del hábitat, como resultado de las interacciones competitivas entre especies relacionadas ecológica o filogenéticamente, se describe más comúnmente en la literatura a diferencia de la exclusión temporal (Krell-Westerwalbesloh et al., 2004). Sin embargo, se ha demostrado a través de investigaciones realizadas en diversos grupos biológicos que los animales pueden modificar o ajustar su actividad de acuerdo con las condiciones bióticas predominantes (Chiang et al., 2012; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004), de tal forma que la segregación diaria en las especies subordinadas ha sido reconocida como un factor importante que determina la composición de las comunidades biológicas.

Los ritmos circadianos se plantean como una consecuencia de la evolución genética en la adecuación y adaptación de los animales (Mack et al., 2021; Young y Kay, 2001). La actividad circadiana en los organismos está controlada por una serie de genes específicos y sus componentes moleculares, que coinciden con la variación ambiental para producir cambios cíclicos en la fisiología y el comportamiento de los individuos como respuesta a los estímulos bióticos y abióticos durante diversos ciclos ambientales (Patke et al., 2020; Mack et al., 2021). Los ritmos endógenos de actividad de las especies subordinadas son resultado de la Selección Natural como un mecanismo para disminuir la probabilidad de incurrir en encuentros agonísticos que las coloquen en desventaja con la especie dominante, favoreciendo así su supervivencia y reproducción (Jaramillo et al., 2003). Adicionalmente, los ritmos circadianos controlados endógenamente exhiben plasticidad fenotípica, lo que permite a los animales responder con éxito a los estímulos ambientales que varían en escalas temporales cortas (ej. horas, días; Stamps, 2016) maximizando así su función adaptativa (Jaksic', 1983; Kronfeld-Schor et al., 2000). Por ejemplo, la capacidad visual de muchas especies está parcialmente regulada por los ritmos circadianos, pero la vista puede modularse plásticamente por las condiciones de luz/obscuridad y temperatura y, como consecuencia, pueden modificar algunos aspectos de su comportamiento, como la capacidad de lucha (Nguyen y Stahl Schmidt, 2019; Nicholson y Mayne, 2023). De manera similar, especies pertenecientes a diferentes grupos biológicos responden a competidores y depredadores superiores modificando sus

horas de actividad como un mecanismo para evitar o reducir la posibilidad de encuentro (Jaramillo et al., 2003; Ndoutoume-Ndong et al., 2006); por lo tanto, la mayoría de los sistemas circadianos actúan a través de respuestas plásticas fisiológicas y conductuales, siendo sensibles a las interacciones con otras especies (McPhee et al., 2010; Scheibler et al., 2013; Schoener, 1974). La partición de recursos en ciclos diarios como un mecanismo que permite la coexistencia entre diferentes especies ecológicamente similares se ha descrito en diversos grupos animales como son los crustáceos (Jelassi et al., 2015), escarabajos (Caveney et al., 1996; Krell-Westerwalbesloh et al., 2004), peces (Lear et al., 2021), aves (Jaksic, 1983) y mamíferos (Şek et al., 2023).

Los cangrejos ermitaños tienen como principal característica el uso de conchas de moluscos gasterópodos como refugios portátiles los cuales son cruciales para determinar su rendimiento y adecuación (Reese, 1969). En las costas intermareales rocosas, las comunidades de cangrejos ermitaños se caracterizan por la coexistencia de especies que comparten el uso y la preferencia de conchas las cuales comúnmente son un recurso limitado (Vance, 1972; Scully, 1979). En particular, dos especies ecológicamente similares de cangrejos ermitaños coexisten en las costas rocosas intermareales del Océano Pacífico mexicano: *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898 y *Clibanarius albidigitus* Nobili, 1901. Estas especies de cangrejos ermitaños coexisten compartiendo nichos ecológicos similares (Alcaraz et al., 2020a; Kruesi et al., 2022). Diversos pares de especies pertenecientes a *Calcinus* y *Clibanarius* coexisten a lo largo de las costas intermareales del Pacífico Oriental (García-Cardenas et al., 2024). En la mayoría de estos pares de especies, las especies de *Calcinus* han sido descritas como competidores agonistas más fuertes con respecto de las especies de *Clibanarius* (Kruesi et al., 2022, para resumen). En el caso particular de las especies que habitan en el intermareal rocoso de México, la presencia del competidor más fuerte, *Cal. californiensis* parece excluir a *Cli. albidigitus* hacia la parte superior del gradiente vertical, donde las condiciones abióticas son más desafiantes (Tomanek y Helmuth, 2002); el desplazamiento a zonas más desafiantes implica que existe una exclusión competitiva de las especies subordinadas a escala de microhábitat, como lo sugieren García-Cárdenas et al. (2023). En este estudio, se determinó y comparó el ritmo de actividad endógena de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus*. Prediciendo que tanto *Cli. albidigitus* como *Cal. californiensis* tendrán una actividad circadiana. En particular, predécimos que *Cli. albidigitus* podría exhibir adaptaciones en su actividad circadiana para disminuir la presión competitiva, en tal caso, *Cli. albidigitus* tendrá una mayor actividad cuando su

competidor superior (*Cal. californiensis*) tenga una menor actividad, disminuyendo así la probabilidad de incurrir en encuentros agonísticos interespecíficos.

Métodos

Obtención de organismos

Se recolectaron de forma manual durante el periodo de marea baja cangrejos ermitaños de *Clibanarius albidigitus* y *Calcinus californiensis* en las pozas de marea de la zona intermareal de Troncones, Guerrero, México. En enero del 2023, se recolectaron 20 individuos de *Cli. albidigitus* y 20 de *Cal. californiensis* para evaluar el ritmo de actividad circadiana de las dos especies de cangrejo ermitaño. Posteriormente, en julio del 2023, se recolectaron 40 individuos de *Cli. albidigitus* y 20 de *Cal. californiensis* para probar el patrón de actividad de la especie focal (*Cli. albidigitus*) en la presencia química y visual de su competidor dominante *Cal. californiensis*. Se recolectaron únicamente cangrejos ermitaños que utilizaban conchas de *Nerita funiculata* Menke, 1850; debido al uso y preferencia de ambas especies por las conchas de esta especie en la zona de coexistencia (Alcaraz y Kruesi, 2019). Los individuos recolectados ocupaban conchas con un ancho de entre 7 y 10mm debido a que este es el rango de tamaño de concha más utilizado por ambas especies de ermitaños (Kruesi et al., 2022). Todos los cangrejos ermitaños recolectados tenían todos sus apéndices, las conchas intactas, y estaban libres de aparentes epibiontes.

Los cangrejos ermitaños recolectados se colocaron en contenedores cilíndricos plásticos individuales (0.05 L) provistos de una malla plástica en ambos extremos para evitar las interacciones entre los individuos. Los animales fueron transportados al laboratorio de campo en recipientes plásticos (5 L), con agua de mar natural (35 PSU, $28\pm 1^\circ\text{C}$). En el laboratorio de campo, los cangrejos ermitaños se mantuvieron en los contenedores individuales (0.05 L) sumergidos en dos tanques de mantenimiento (20 L; un tanque para cada especie). Los tanques de mantenimiento se llenaron con agua de mar natural (35 PSU, $28\pm 1^\circ\text{C}$) en recirculación y un fotoperiodo natural. Los cangrejos ermitaños fueron alimentados con pellets comerciales (New Life Spectrum®, 3 mm, 0.2g), se otorgó un pellet por individuo. Los restos de comida y heces se eliminaron con un sifón tres horas después de la alimentación. Después de 48 h, los cangrejos ermitaños fueron transportados al laboratorio de Ecofisiología Animal, Facultad de Ciencias-UNAM, en la Ciudad de México. En el laboratorio, los animales se mantuvieron en los contenedores individuales (0.05 L) sumergidos en tanques de mantenimiento de 20 L (un

tanque para cada especie), con recirculación de agua de mar artificial, temperatura regulada (35 PSU, $28\pm 1^\circ\text{C}$, respectivamente), y un fotoperiodo de 12 h luz/12 h oscuridad (LD 12:12). Los animales fueron alimentados de forma aleatoria para evitar que el alimento actuara como un sincronizador de los periodos de actividad; este procedimiento aseguró que los periodos de luz/oscuridad (LD) operaran como el único estímulo que influyera en los ritmos de actividad de los cangrejos ermitaños (Mistlberger, 1994).

Evaluaciones preliminares

Tres días antes de iniciar los experimentos, los cangrejos ermitaños se colocaron en contenedores individuales (0.5 L) con 30 conchas vacías de *Nerita funiculata* de diferentes tamaños. A los animales se les permitió elegir libremente una concha durante 24 horas; la concha ocupada después de este período fue considerada como la preferida y, en consecuencia, como la concha adecuada para cada individuo (Arce y Córdoba-Aguilar, 2018). Esta evaluación se realizó para evitar que la talla de la concha utilizada por los organismos recolectados en el campo influyera en los experimentos de actividad. El procedimiento experimental de esta investigación fue aprobado por la Comisión de Ética y Responsabilidad Científica de la Universidad Nacional Autónoma de México (CEARC/Bioética/T_28_06_23_Garcia).

Evaluación de la actividad locomotriz

La actividad endógena de los cangrejos ermitaños *Cli. albidigitus* y *Cal. californiensis* se estimó en un conjunto de 6 cámaras (50 x 50 x 50 cm) equipadas cada una con un sistema de registro videográfico (OMINALVA®). La luz en las cámaras se generó a través de dos luces LED correspondientes a luz blanca (1900 lux; 5 W) y luz roja (1900 lux; 5 W) fijadas en la parte superior de las paredes laterales de la cámara experimental las cuales encendían y apagaban de forma automática (luz blanca: 07:00-19:00 y luz roja: 19:00-07:00; Figura 1). Se utilizó la luz roja para simular las condiciones de oscuridad debido a que este color de luz no interfiere con la conducta nocturna de los crustáceos, ya que no perciben esta longitud de onda (p. ej. Ball, 1968; Turra y Denadai, 2003; Jelassi y Nasri-Ammar, 2013; Ayari et al., 2018). En cada cámara experimental se colocaron cuatro acuarios (0.6 L c/u) sumergidos en un tanque principal de vidrio (10 L). La base de los acuarios (0.6 L) se recubrió con una capa de arena limpia obtenida del sitio de recolección, la cual se adhirió con adhesivo de silicona. En cada tanque principal (10 L) se colocaron paredes de plástico opaco para evitar la comunicación visual entre los individuos

experimentales (Sinn y Moltschaniwskyj, 2005). En el experimento diseñado para determinar el patrón de actividad locomotriz de *Cli. albidigitus* en presencia del competidor dominante (*Cal. californiensis*), no se utilizaron barreras opacas. En todos los casos, las cámaras contaron con un sistema de recirculación para mantener constante la renovación y las condiciones del agua en los acuarios experimentales. El sistema de recirculación estuvo compuesto por un contenedor principal (50 L) equipado con un calentador eléctrico sumergible (Thermal PRO®) de 100W y una bomba de circulación de agua (Ecofund®, Modelo: 6004, 50/60Hz) que suministró agua a cada uno de los acuarios experimentales. La temperatura del agua se mantuvo controlada (35 PSU, $28\pm 1^{\circ}\text{C}$) con una tasa de calentamiento de $0.10^{\circ}\text{C}/\text{min}$. La concentración de oxígeno en los acuarios no alcanzó valores inferiores a $5\text{ mg O}_2/\text{L}$ (YSI modelo 5000, 0.01 mg/L);

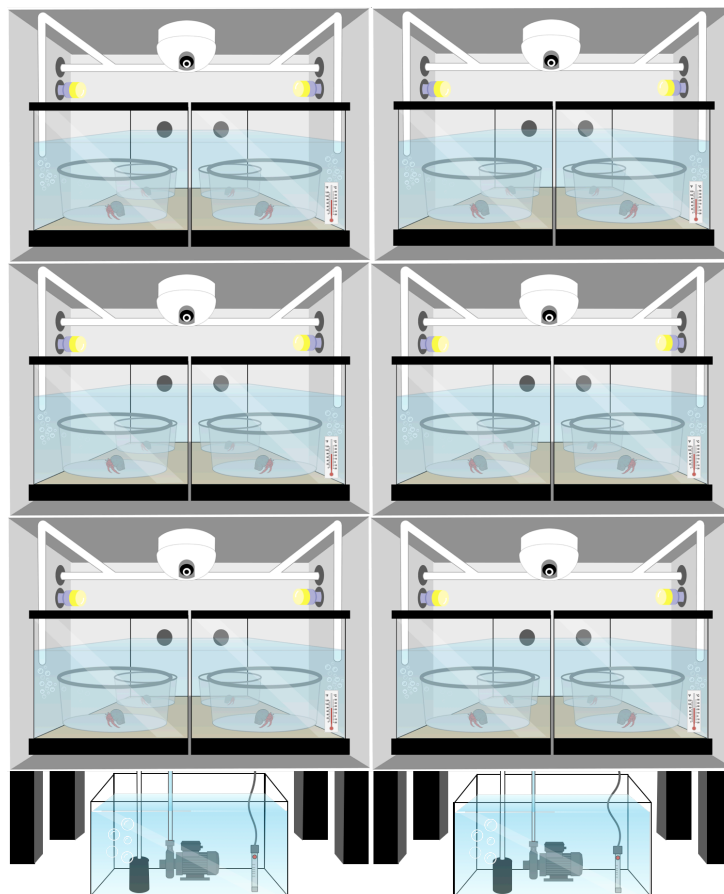


Figura 1. Sistema de evaluación de actividad compuesto por dos tanques para el almacenamiento de agua, 6 cámaras de actividad con sistema de iluminación, video y distribución de agua.

Evaluación del ritmo circadiano de actividad locomotriz

La evaluación del ritmo circadiano de las dos especies competidoras, se realizó exponiendo por separado a los animales durante veinte días a dos regímenes de fotoperíodo diferentes. Durante diez días, los animales se mantuvieron en un ciclo luz/oscuridad (LD 12:12). Posteriormente, para determinar si los animales mantenían un ritmo de actividad circadiana, los mismos animales fueron expuestos a oscuridad constante (DD) durante diez días. Durante la fase experimental variamos aleatoriamente las horas del día en las que se alimentaba a los animales para evitar la sincronización de la actividad por alimento. Durante la condición DD, los animales fueron alimentados manteniendo las condiciones de oscuridad. Los experimentos se realizaron en una sala insonorizada mantenida a una temperatura de $28\pm 1^{\circ}\text{C}$. Los datos de actividad locomotriz se obtuvieron cada 10 minutos y se almacenaban directamente en una computadora que registraba en tiempo real la actividad. Los datos sin procesar se mostraron como actogramas de doble plott, que muestran la actividad en intervalos de 60 minutos para las condiciones LD y DD, el procesamiento de datos se realizó con el programa MATLAB (ver. R2018b).

Plasticidad del ritmo de actividad en respuesta a un competidor interespecífico dominante

Los cangrejos ermitaños fueron aclimatados por 24 h a un fotoperíodo LD 12:12, posterior a ese periodo de tiempo, se evaluó la plasticidad del ritmo diario de la especie focal (*Cli. albidigitus*). En este experimento, se realizaron tres condiciones experimentales diferentes: *Cal. californiensis* solo (n = 20), *Cli. albidigitus* solo (n = 20), *Cl. albidigitus* (n = 20) en presencia visual y química, pero no en contacto físico con *Cal. californiensis*. Los 40 individuos de *Cli. albidigitus* utilizados en esta fase experimental fueron asignados aleatoriamente a cada uno de los dos grupos experimentales. Se eligió un como estímulo de *Cli. albidigitus* a un individuo de *Cal. californiensis* de tamaño similar basado en el tamaño de su concha (longitud) que su par focal. Los cangrejos ermitaños utilizados en los tres grupos experimentales se expusieron a un fotoperíodo LD 12:12 durante 24 horas. El sistema experimental y las condiciones de fotoperíodo fueron similares a los descritos para los experimentos de LD/DD. Los datos de actividad se obtuvieron cada 10 minutos y se recopilaron directamente en una computadora. Durante el experimento los animales no fueron alimentados. Las condiciones de temperatura,

salinidad y oxígeno del agua se mantuvieron como se describió en los experimentos previos.

Medidas y sexado de los cangrejos ermitaños

Al final de los experimentos, los cangrejos ermitaños fueron obligados a abandonar sus conchas calentando el ápice de la concha con una pistola de silicón (Burciaga y Alcaraz, 2023). La talla de los ermitaños se midió de la longitud del cefalotórax de cada individuo utilizando un vernier digital (TRUPER®; ± 0.01 mm). El peso de los cangrejos ermitaños se midió utilizando una balanza analítica de platos (OHAUS®; $\pm 0,01$ g). El largo y el ancho de las conchas fue medido de igual forma con el vernier digital, posteriormente las conchas se secaron y se pesaron con la balanza de analítica de plato. El sexo de los individuos se determinó a partir de la presencia de un par de gonoporos en la base del quinto par de pereopodos para los machos, y en la base del tercer par de pereopodos para las hembras (Mantelatto et al., 2009).

Estadística y análisis de datos

Los videos de actividad locomotriz de los cangrejos ermitaños fueron analizados con el programa estadístico MATLAB (ver. R2018b), utilizando códigos diseñados para identificar el movimiento de los organismos. El registro de actividad de cada uno de los cangrejos ermitaños se utilizó para crear actogramas de doble plott individuales en MATLAB (ver. R2018b). Se analizaron los resultados de actividad de cada uno de los cangrejos ermitaños ajustando los datos a un período de 24 h utilizando la aplicación web “COSINOR-Online” basada en el análisis de series de tiempo (COSINOR 6.3; Molcan, 2019). El sistema COSINOR es un modelo que permite la representación de la oscilación cronobiológica de una variable con comportamiento rítmico utilizando una función coseno calculada mediante una regresión lineal (Bingham et al., 1982). Se obtuvieron diversos parámetros cronométricos como: amplitud del ritmo (diferencia entre el nivel promedio y el valor más alto del ritmo), acrofase (valor más alto del ritmo), período (intervalo entre dos eventos idénticos), mesor (nivel de ritmo promedio), porcentaje de ritmo (PR %) y valores estadísticos (P).

Se realizó una prueba de amplitud nula para identificar qué tan bien se ajustaba el patrón circadiano a los datos analizados en COSINOR (Corneliseen y Werner, 2014). El porcentaje del ritmo (PR) es un parámetro cronométrico que representa el porcentaje de comportamiento cíclico explicado por el modelo (fuerza del ritmo). Este parámetro se

calculó con el programa estadístico R (ver. 2023.06.1) utilizando las paqueterías *cosinor* (ver. 1.2.3) y *cosinor 2* (ver. 0.2.1).

En primer lugar, se determinó la periodicidad de la actividad de cada una de las dos especies de cangrejo ermitaño por separado. La actividad total de las dos especies durante los diez días que permanecen en un fotoperíodo LD 12:12 se comparó mediante una prueba de Wilcoxon. La actividad máxima durante las horas del día en que las dos especies de cangrejos ermitaños permanecieron activas durante el ciclo LD 12:12 se comparó mediante un análisis de varianza. Se utilizaron los datos de los últimos tres días de experimentación (días 8, 9 y 10) porque, después de este período, alcanzaron estabilidad (ritmo similar). Las diferencias significativas se establecieron mediante el solapamiento de los intervalos de confianza (95%). El efecto de la presencia de un competidor interespecífico en el ritmo diario de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* se probó comparando la actividad cuando estaban solos *versus* en presencia de sus competidores mediante un análisis de varianza. Las diferencias significativas para todos los análisis fueron comparadas utilizando una prueba posthoc de Dunn.

Resultados

Ritmo endógeno de las dos especies de cangrejos ermitaños

La actividad locomotriz de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* se muestran en los actogramas de la figura 2, estos resultados al ser analizados con COSINOR, demostraron que el ritmo de actividad de ambas especies muestra un ritmo circadiano, puesto que, tanto en condiciones de fotoperíodo LD 12:12 como en la condición DD, mostraron una *p* significativa, a pesar de tener un porcentaje del ritmo bajo (Tabla 1). En particular, *Cli. albidigitus* demostró una mayor actividad durante la condición LD 12:12 (Wilcoxon, $W = 93391$, $p = 0.0000001519$). Se analizó el ritmo en la actividad locomotriz de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* para dos periodos de tiempo, 24 h y 12 h (Tabla 1). El análisis del periodo de 24 h en condiciones LD 12:12 y en DD fueron significativos para ambas especies ($p = 0.00001$), indicando que ambas especies tienen una actividad circadiana. El análisis de 12 h determinó un ritmo bimodal para *Cli. albidigitus* bajo ambas condiciones experimentales ($p = 0.00001$), mientras que para *Cal. californiensis* el ritmo bimodal no se mantiene en condiciones DD ($p = 0.05464$).

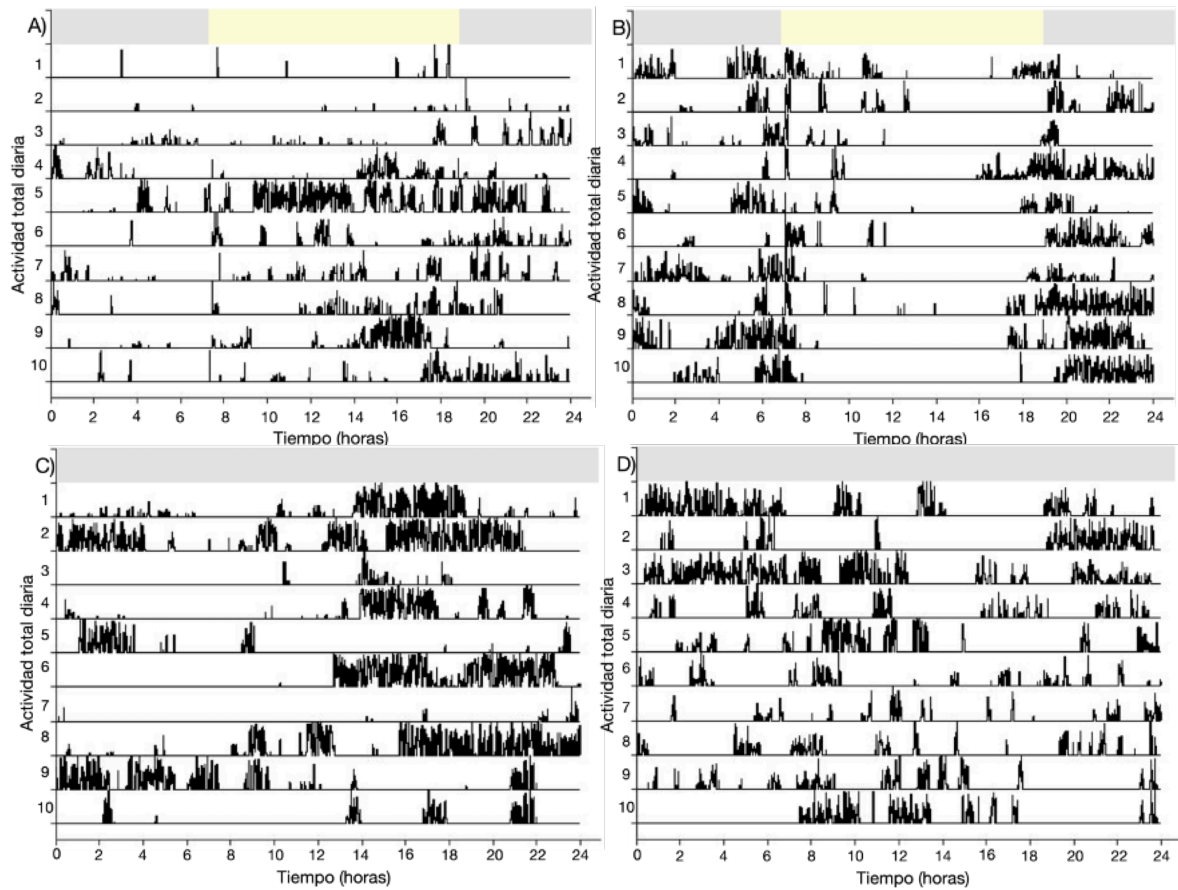


Figura 2. Actogramas de doble plott del ritmo de actividad locomotriz de un individuo representativo de *Cal. californiensis* (A) y *Cli. albidigitus* (B) en fotoperiodo LD 12:12 y en DD (C, D, respectivamente). Los números del 1 al 10 representan la duración de cada condición. Las barras superiores en color gris corresponden a la escotofase, el área amarilla representa la fotofase. Las barras negras representan la actividad total del individuo para cada hora.

Tabla 1. Resultados de COSINOR para *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* bajo un fotoperiodo LD 12:12 y DD.

Condición	Periodo (h)	Mesor (h)	Amplitud (h)	Acrofase (h)	PR (%)	P
<i>Clibanarius</i> LD 12:12	24	10.207	5.439	22.792	0.0711	<0.00001
	12	10.207	3.201	6.533	0.0246	<0.00001
<i>Clibanarius</i> DD	24	10.630	3.090	22.429	0.0233	<0.00001
	12	10.630	1.481	6.378	0.0053	<0.00001
Condición	Periodo (h)	Mesor (h)	Amplitud (h)	Acrofase (h)	PR (%)	P
<i>Calcinus</i> LD 12:12	24	10.307	5.1137	18.353	0.0610	<0.00001
	12	10.307	1.428	7.190	0.004	<0.00001
<i>Calcinus</i> DD	24	8.567	3.347	20.190	0.030	<0.00001
	12	8.567	0.663	2.883	0.0012	0.5646

La actividad durante las horas del día de las dos especies de cangrejo ermitaño mantenidas en un fotoperiodo LD 12:12 muestra que dentro del ritmo bimodal de actividad de *Cli. albidigitus* y el ritmo unimodal de *Cal. californiensis*, existen diversos periodos de tiempo donde la actividad máxima de las dos especies difiere. Durante la escotofase (0-8 am) *Cli. albidigitus* muestra una mayor de actividad que coincide con los periodos de menor actividad de *Cal. californiensis*. Por el contrario, el mayor periodo de actividad de *Cal. californiensis* ocurre entre las 10 y las 13 h, este periodo de máxima actividad coincide con los periodos de menor actividad circadiana de su competidor subordinado (*Cli. albidigitus*; Fig. 3). Durante el fotoperiodo DD el mayor periodo de actividad de *Cli. albidigitus* mantuvo su máxima actividad durante la escotofase (4-8 am) coincidiendo con los periodos de más baja actividad de *Cal. californiensis* (Fig. 4).

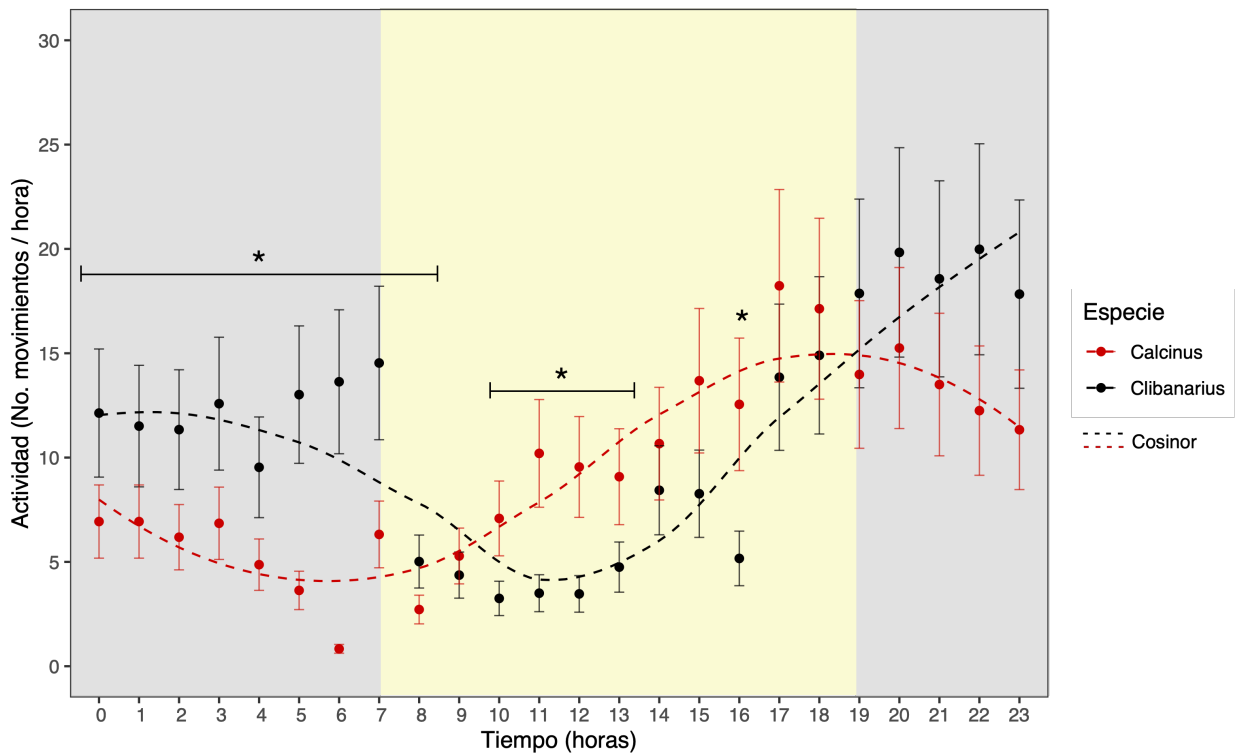


Figura 3. Ritmo de actividad de las dos especies de cangrejos ermitaños mantenidas en una condición LD 12:12. Los valores de actividad de *Cal. californiensis* se muestran en rojo y los de *Cli. albidigitus* están en negro. Se muestran los intervalos al 95% de confianza. Los datos representan el promedio ± D.E (línea continua). La línea punteada corresponde a los valores de actividad de los datos que se obtuvieron del ajuste de Cosinor. Los valores de actividad con diferencia significativa entre las dos especies, por punto temporal, están identificados con *. La zona gris corresponde a la escotofase y la amarilla a la fotofase.

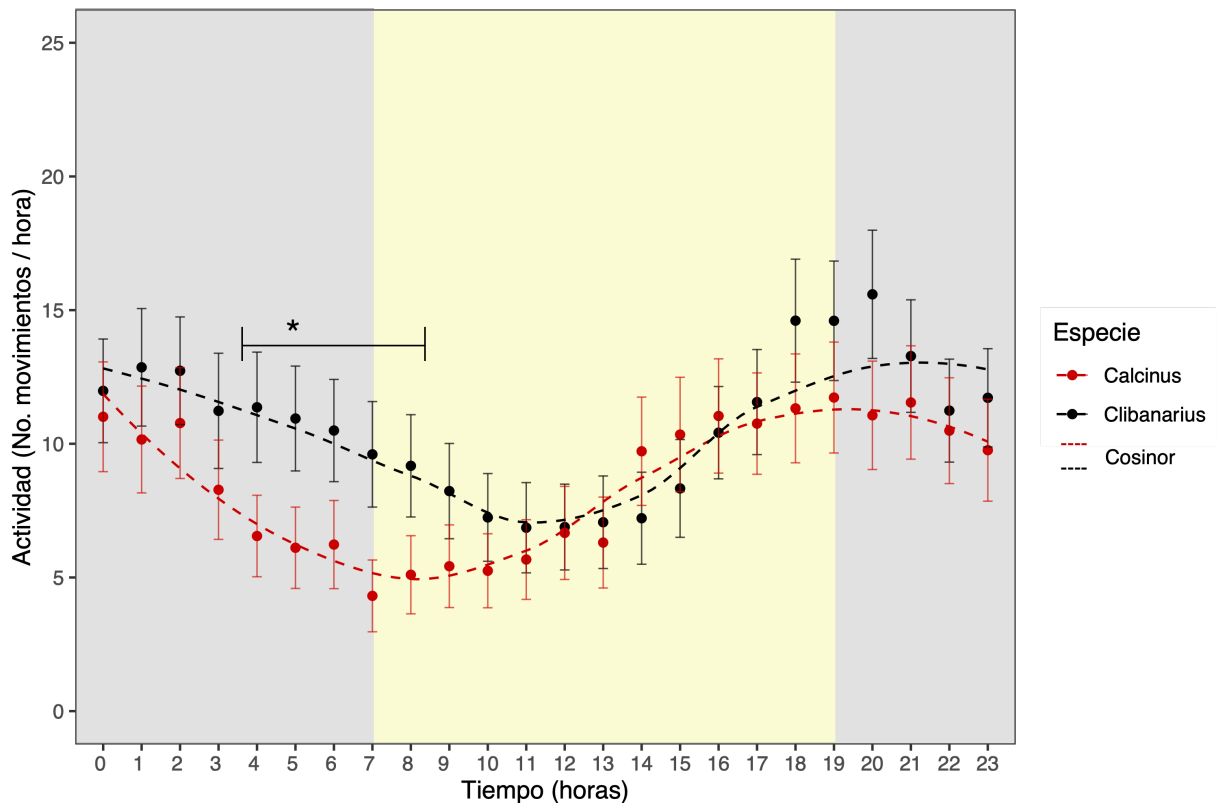


Figura 4. Ritmo de actividad de las dos especies de cangrejos ermitaños mantenidas en una condición DD. Los valores de actividad de *Cal. californiensis* se muestran en rojo y los de *Cli. albidigitus* están en negro. Se muestran los intervalos al 95% de confianza. Los datos representan el promedio \pm D.E (línea continua). La línea punteada corresponde a los valores de actividad de los datos que se obtuvieron del ajuste de Cosinor. Los valores de actividad con diferencia significativa entre las dos especies, por punto temporal, están identificados con *. La zona gris corresponde a la escotofase y la amarilla a la fotofase.

Ritmo de actividad de las dos especies de cangrejo ermitaño en presencia de un competidor

El ritmo de la actividad de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* bajo dos condiciones experimentales (solo e interespecífica) se analizó con COSINOR para los periodos de tiempo de 24 h y 12 h (Tabla 2). El análisis del periodo de 24 h para las condiciones solo e interespecífica fue significativo para ambas especies ($p = 0.00001$), confirmando la consistencia del ritmo circadiano en su actividad independientemente de la condición experimental. El análisis de la actividad para 12h de *Cli. albidigitus* en ambas condiciones demuestra una condición bimodal (ritmo ultradiano o tidal; $p = 0.00001$) aun en presencia de un competidor superior (*Cal. californiensis*). En tanto que la actividad de *Cal. californiensis* para las 12 h en ambas condiciones se mantuvo como unimodal ($p = 0.358$ y $p = 0.0872$).

La actividad máxima de *Cli. albidigitus* en condición solo e interespecífica muestra que el ritmo bimodal de esta especie no presenta diferencias en sus acrofases (20.303 y 20.594), únicamente se presenta un periodo (12 a 13 h) en donde la actividad máxima de *Cli. albidigitus* en la condición solo, difiere de la condición interespecífica (Fig. 5). La actividad máxima de *Cal. californiensis* de igual forma no mostró diferencias en sus acrofases entre los tratamientos, únicamente existen unos periodos de tiempo durante la escotofase en donde la actividad máxima difiere (Fig. 6).

Tabla 2. Resultados de Cosinor de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* en LD 12:12 en las dos condiciones experimentales.

Condición	Periodo (h)	Mesor (h)	Amplitud (h)	Acrofase (h)	PR (%)	P
<i>Clibanarius</i> solo	24	12.358	5.298	20.303	0.0701	<0.00001
	12	12.358	7.276	6.127	0.1323	<0.0001
<i>Clibanarius</i> inter	24	11.902	8.092	20.594	0.149	<0.00001
	12	11.902	9.038	7.595	0.186	<0.00001
Condición	Periodo (h)	Mesor (h)	Amplitud (h)	Acrofase (h)	PR (%)	P
<i>Calcinus</i> solo	24	7.606	4.724	19.177	0.094	<0.00001
	12	7.606	1.008	5.154	0.004	0.35823
<i>Calcinus</i> inter	24	11.745	10.337	22.501	0.271	<0.00001
	12	11.745	2.0015	7.0057	0.0101	0.0872

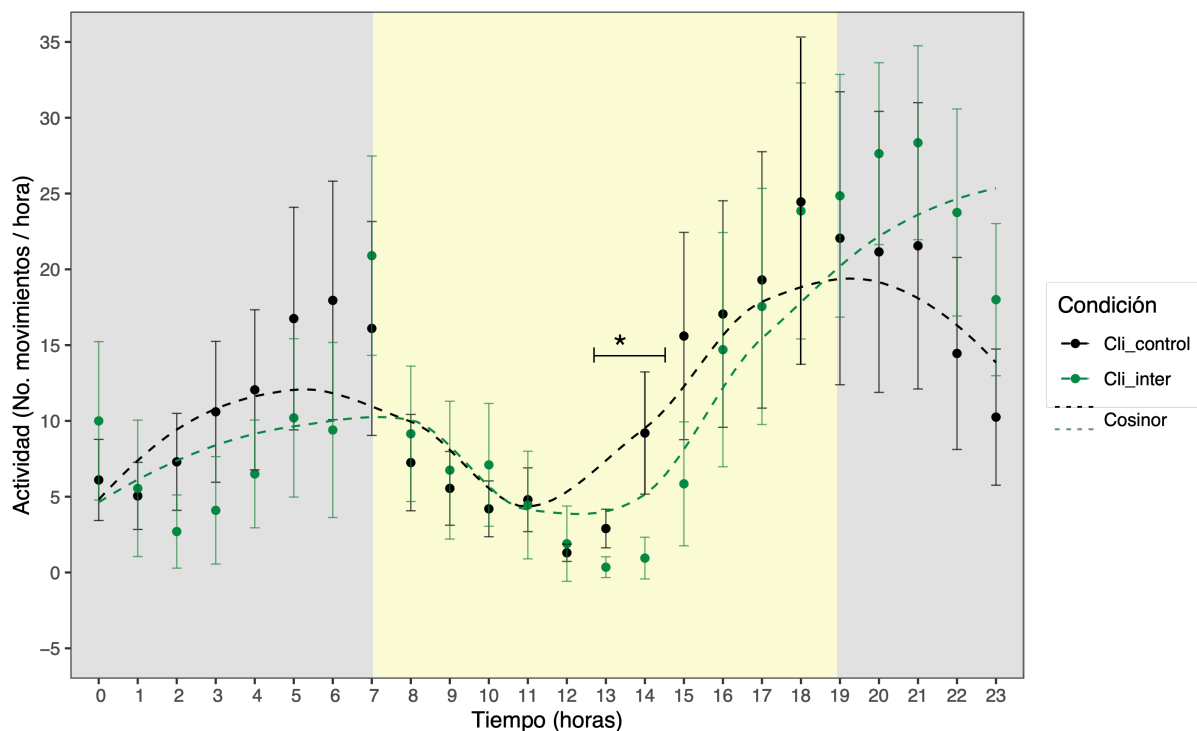


Figura 5. Ritmo de actividad locomotriz de las dos especies de cangrejos ermitaños mantenidas en una condición LD 12:12. Los datos representan el promedio \pm DE. Los valores de actividad de *Cli. albidigitus* se muestran en negro y los de *Cli. albidigitus* en presencia de *Cal. californiensis* están en verde. Se muestran los intervalos de confianza al 95%. Los valores de actividad significativos están identificados con *. Las líneas punteadas corresponden a los valores de ajuste por Cosinor, en verde se muestra a *Cli. albidigitus* en presencia de *Cal. californiensis* y en negro a *Cli. albidigitus* solo. La zona gris corresponde a la escotofase y la amarilla a la fotofase.

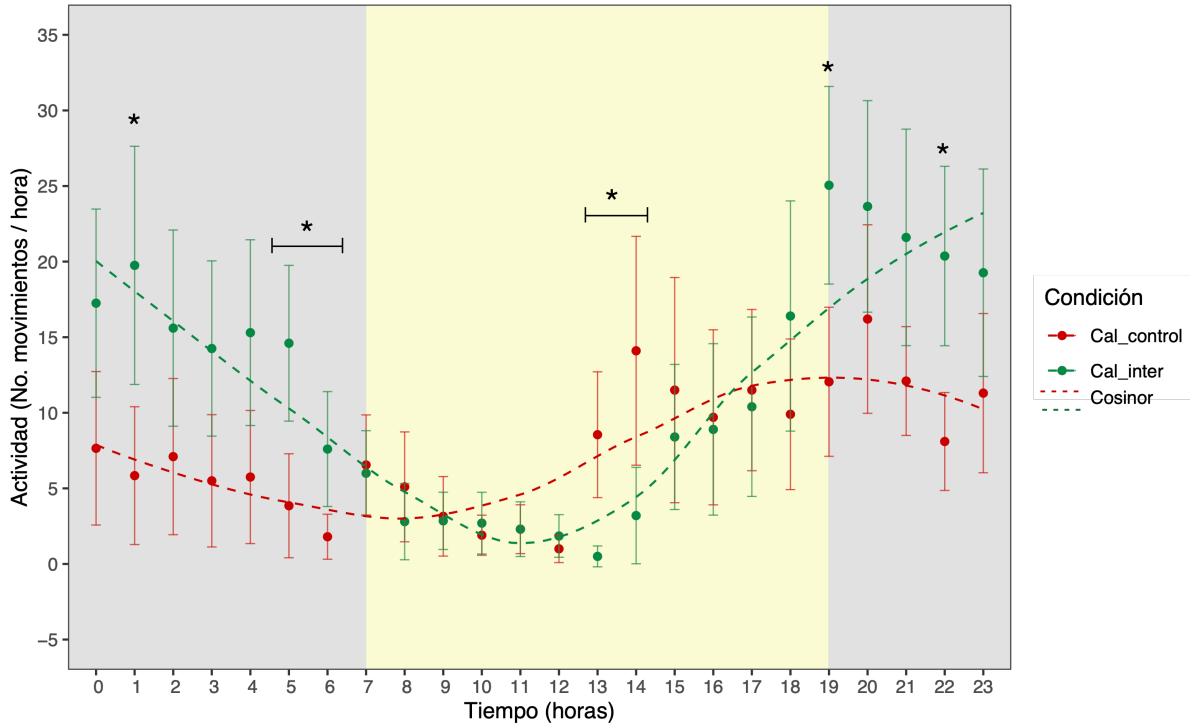


Figura 6. Ritmo de actividad locomotriz de las dos especies de cangrejos ermitaños mantenidas en una condición LD 12:12. Los datos son el promedio \pm DE. Los valores medios de actividad de *Cal. californiensis* solo se muestran en rojo y los de *Cal. californiensis* en presencia de *Cli. albidigitus* están en verde. Se muestran los intervalos de confianza al 95%. Los valores de actividad significativos están identificados con *. La línea punteada corresponde a los valores de ajuste por Cosinor, en rojo se muestra a *Cal. californiensis* en presencia de *Cli. albidigitus* y en verde a *Cal. californiensis* solo. La zona gris corresponde a la escotofase y la amarilla a la fotofase.

Discusión

Los cangrejos ermitaños *Calcinus californiensis* y *Clibanarius albidigitus* muestran un patrón claro en su distribución y coexistencia en el ambiente intermareal (Alcaraz y Kruesi, 2019; Kruesi et al., 2022). En este estudio se demostró que además de la exclusión espacial donde *Cal. californiensis* induce el desplazamiento de *Cli. albidigitus* a zonas intermareales demandantes (García-Cardenas et al., 2023), la exclusión temporal por

efecto de la competencia también está presente. Durante los experimentos para determinar el ritmo endógeno, *Cli. albidigitus* mostró ser una especie más activa que *Cal. californiensis*. Sin embargo, la presencia química y visual de *Cal. californiensis* modificó no solo el ritmo de actividad de *Cli. albidigitus*, sino que también su nivel de actividad en el ciclo de 24 horas.

La movilidad de los cangrejos ermitaños es reconocida como una respuesta adaptativa. La movilidad, en términos de la distancia desplazada por unidad de tiempo, no favorece únicamente a los cangrejos ermitaños para encontrar más y mejores conchas (Benvenuto et al., 2003), sino que la actividad también favorece su estado de condición general. Un estudio reciente demostró que los individuos de *Cal. californiensis* con mayor movilidad en la zona rocosa intermareal obtienen una mayor cantidad de alimento y con una mayor calidad nutricional (Alcaraz y García Cabello, 2017). Las ventajas de la movilidad en términos de la obtención de alimento no sólo se aplican en los cangrejos ermitaños, sino a muchos grupos biológicos (Huey y Pianka, 1981). Nuestros resultados muestran que la sola presencia de *Cal. californiensis*, incluso en ausencia de interacciones agonísticas, disminuye la adecuación de *Cli. albidigitus*. Este fenómeno en el que la presencia de un competidor o depredador induce costos en la adecuación de un organismo, no directamente asociados al combate o a la mortalidad (respectivamente) se conocen como efectos indirectos (Abrams, 1987; Gomez-Llano et al., 2023; Wilson y Knollenberg, 1987).

La disminución en la actividad locomotriz de *Cli. albidigitus* en respuesta a la presencia de *Cal. californiensis* también puede disminuir su probabilidad de éxito como competidor por explotación. En la literatura se destaca que las especies del género *Clibanarius*, aunque subordinadas agonísticamente a *Calcinus* (p. ej. Bertness, 1981a, b; Turra y Leite, 2000; Alcaraz y Kruesi, 2019; Alcaraz et al., 2020a, b), son mejores explotadores de conchas que *Calcinus*, por ejemplo: *Cli. tricolor* (Hazlett, 1966), *Cli. viriscens* (Abrams, 1981) y *Cli. erythropus* (Gherardi, 1990). La mayor capacidad de explotación de conchas vacías de gasterópodos de *Clibanarius* respecto a *Calcinus* también se observa en las especies que estudiamos en esta investigación (Alcaraz, et al., 2020a).

Por otro lado, los resultados de este trabajo mostraron que los mecanismos que gobiernan el reloj biológico, del cual dependen los ritmos endógenos, son plásticos en los cangrejos ermitaños. La presencia del competidor más fuerte modificó tanto el nivel de actividad, cómo las horas de actividad máxima y mínima en la especie subordinada.

Nuestros resultados son similares a los descritos para otras especies de diferentes grupos biológicos como son los geckos *Lepidodactylus lugubris* quienes modifican su distribución y reducen su actividad en presencia de su competidor dominante *Hemidactylus frenatus* (Hanley et al., 1998), de igual forma, los sapos juveniles *Bufo marinus*, cuyos hábitos son nocturnos modifican su actividad a periodos de mayor temperatura e iluminación para reducir la posibilidad de encuentro con los machos dominantes y de hábitos caníbales (Pizzato et al., 2008). La diferencia en el ritmo endógeno de *Cli. albidigitus* y *Cal. californiensis* resultó extremadamente interesante, ya que los ritmos de actividad de las dos especies difirieron no solo en las horas de actividad, sino también en el tipo de curvas que describen. Mientras que *Cal. californiensis* muestra un comportamiento diurno de tipo unimodal que podría estar asociado a su distribución en el intermareal inferior que lo expone principalmente a las variaciones en el fotoperiodo (Chabot et al., 2016), *Cli. albidigitus* mostró una curva de actividad bimodal la cual puede estar asociada a su presencia en el intermareal superior. Se ha demostrado que las especies que habitan en las zonas superiores o expuestas del intermareal generalmente expresan dos episodios de actividad diaria asociada al aumento y la disminución en el nivel de la marea (Chabot et al., 2008., Naylor y Atkinson, 1972).

Resultados similares en el patrón de actividad han sido descritos para otra especie de cangrejos ermitaños como lo es *Clibanarius sclopetarius* cuya actividad circadiana se caracteriza por dos marcados picos de inactividad que corresponden a las primeras horas del día (amanecer) y por la tarde, lo que se ha explicado como una asociación intrínseca con los ciclos de mareas semilunares (Turra y Denadai, 2003). Por el contrario, algunas especies de cangrejos ermitaños no muestran períodos claros de actividad durante el día (p. ej., *Pagurus brevidactylus* y *Pagurus criniticornis*; da Silva et al., 2023). Es importante destacar que, en la curva bimodal, los niveles máximos de actividad de *Cli. albidigitus* se presentan en las horas en las que *Cal. californiensis* muestra menor actividad. Este resultado sugiere que el ritmo endógeno de la especie subordinada disminuye la probabilidad de encuentros con su competidor más fuerte, lo cual disminuye los costos asociados a los encuentros agonísticos (Briffa y Elwood, 2001, 2002). La literatura refiere algunas especies competidoras en las que sus ritmos endógenos de actividad difieren (p.ej. Vandermeer y Perfecto, 2020); sin embargo, hasta donde sabemos, este es el primer estudio que muestra diferencias en el tipo de ritmo que presentan especies ecológicamente similares, coexistentes (uni y bimodal).

Los ritmos endógenos, siendo plásticos, también tienen un fuerte componente genético. Existen evidencias de que los ritmos endógenos resultan de la evolución de las especies, favoreciendo la respuesta de los animales de manera adaptativa (Mack et al., 2021; Young y Kay, 2001). Aunque los resultados obtenidos en nuestro estudio no nos permiten asegurar el componente adaptativo de los ritmos biológicos en estas especies de cangrejos ermitaños, en especial para *Cli. albidigitus*, sería deseable que se plantearan más estudios sobre este aspecto, en otras especies de estos géneros de cangrejos ermitaños. En especial porque *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* no son las únicas especies de estos géneros que coexisten en zonas intermareales. Al menos en el Pacífico Mexicano los nichos ecológicos de siete pares de especies de estos géneros se traslapan (García-Cardenas et al., 2024). El estudio de los ritmos endógenos de otras especies de cangrejos ermitaños y su respuesta plástica a la competencia interespecífica podría brindar información muy importante sobre el papel adaptativo del control biológico de los ritmos de actividad y su plasticidad, en respuesta a la competencia en términos adaptativos y evolutivos. A este respecto es importante destacar que existe muy poca información que fundamente la importancia de los ritmos biológicos en la coincidencia y diversidad de las especies.

Referencias

- Abrams, P. A., 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia*, 73:272–281 doi.org/10.1007/BF00377518
- Alcaraz, G. y K. N. García-Cabello, 2017. Feeding and metabolic compensations in response to different foraging costs. *Hydrobiologia*, 787:217–227. doi.org/10.1007/s10750-016-2965-6
- Alcaraz, G. y K. Kruesi, 2019. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99:135–142. doi:10.1017/S0025315417001850
- Alcaraz, G., K. Kruesi y L. M. Burciaga, 2020a. The exploitation strategy determines the resource partitioning in hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 523. doi.org/10.1016/j.jembe.2019.151272.
- Alcaraz, G., B. Toledo y L. M. Burciaga, 2020b. The energetic costs of living in the surf and impacts on zonation of shells occupied by hermit crabs. *Journal of Experimental Biology*, 223. doi.org/10.1242/jeb.222703.
- Arce, E. y A. Córdoba-Aguilar, 2018. The right choice: predation pressure drives shell selection decisions in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 96:454–459. doi.org/10.1139/cjz-2017-0023
- Ayari, A., R. Jelassi, C. Ghemari y K. Nasri-Ammar, 2018. Field and laboratory experiments on the locomotor activity patterns in juvenile and adult individuals of the desert isopod *Hemilepistus reaumurii*. *Biological Rhythm Research*, 49:896–907. doi.org/10.1080/09291016.2018.1429550
- Ball Jr, E. E., 1968. Activity patterns and retinal pigment migration in *Pagurus* (Decapoda, Paguridea). *Crustaceana*, 302–306. www.jstor.org/stable/20102956
- Beiroz, W., L. Vieira, y J. Louzada, 2019. Ecological similarity promotes coexistence between taxonomically related dung beetle's species. *Acta Oecologica*, 96:29–34. doi.org/10.1016/j.actao.2019.03.002
- Benvenuto, C., G. Sartoni, F. Gherardi, 2003. Foraging behavior of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83:457–461. doi:10.1017/S0025315403007331h
- Bertness, M. D., 1981a. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40:197–205. doi.org/10.1163/156854081X00598

- Bertness, M. D., 1981b. Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *The American Naturalist*, 118:432–437.
doi.org/10.1086/283835
- Bingham, C., B. Arbogast, G. C. Guillaume, J. K. Lee, y F. Halberg, 1982. Inferential statistical methods for estimating and comparing cosinor parameters. *Chronobiologia*, 9:397–439.
- Briffa, M. y R. W. Elwood, 2001. Decision rules, energy metabolism and vigor of hermit-crab fights. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268:1841–1848. doi.org/10.1098/rspb.2001.1752
- Briffa, M. y R. W. Elwood, 2002. Power of shell-rapping signals influences physiological costs and subsequent decisions during hermit crab fights. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269:2331–2336. doi.org/10.1098/rspb.2002.2158
- Caveney, S., C. H. Scholtz y P. McIntyre, 1995, Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini), *Oecologia*, 103:444–452.
doi.org/10.1007/BF00328682
- Chabot, C. C. y W. H. Watson, 2014. Daily and Tidal Rhythms in Intertidal Marine Invertebrates. *In: Numata, H., B. Helm (eds) Annual, Lunar, and Tidal Clocks*. Springer, Tokyo. doi.org/10.1007/978-4-431-55261-1_3
- Chabot, C. C., N. C. Ramberg-Pihl y W. H. Watson III, 2016. Circalunidian clocks control tidal rhythms of locomotion in the American horseshoe crab, *Limulus polyphemus*, *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, 49:75–91. doi: 10.1080/10236244.2015.1127679.
- Chiang, P. J., K. Jai-Chyi Pei, M. Vaughan y C. F. Li, 2012. Niche relationships of carnivores in a subtropical primary forest in southern Taiwan. *Zoological Studies*, 51:500–511.
- Cornelissen, J. P. y M. D. Werner, 2014. Putting framing in perspective: A review of framing and frame analysis across the management and organizational literature. *Academy of Management Annals*, 8:181–235.
doi.org/10.5465/19416520.2014.875669.
- da Silva, A. R., R.A.P. Santos y G.F.B. Rodrigues, 2023. Coexistence of two sympatric hermit crab species from South Brazil: the effect of the shell adequacy index and circadian movement patterns. *Aquatic Ecology*, 57:459–469.
doi.org/10.1007/s10452-023-10022-0

- Denny, M. W. 2007. *In: Encyclopedia of tidepools and rocky shores* (No. 1). Denny, M. W., & Gaines, S. D. (Eds) University of California Press.
- Garcia-Cardenas, E. E., L. M. Burciaga, y G. Alcaraz, 2023. Thermal threshold and interspecific competition help explain intertidal hermit crab assemblages. *Journal of Thermal Biology*, 118:103728. doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103728.
- Garcia-Cardenas, E. E., Angeles-Gonzalez, L. E. y G. Alcaraz, 2024. Hermit crabs of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* show no evidence of competitive exclusion at a geographic scale. *Hydrobiologia*, 1–13. doi.org/10.1007/s10750-024-05501-w
- Gherardi, F., 1990. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 143:221–238. doi.org/10.1016/0022-0981(90)90072-K
- Gómez-Llano, M., W. A. Boys, T. Ping, S. P. Tye y A. M. Siepielski, 2023. Interactions between fitness components across the life cycle constrain competitor coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 92:2297–2308. doi.org/10.1111/1365-2656.13927
- Hayward, M. W. y R. Slotow, 2009. Temporal partitioning of activity in large African carnivores: tests of multiple hypotheses. *South African Journal of Wildlife Research*, 39:109–125. hdl.handle.net/10520/EJC117325.
- Hazlett, B. A., 1966. Social behavior of the *Paguridae* and *Diogenidae* of Curacao. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 23:1–143.
- Hanley, K., K. Petren y T. Case, 1998. An experimental investigation of the competitive displacement of a native gecko by an invading gecko: no role for parasites. *Oecologia*, 115:196–205. doi.org/10.1007/s004420050508
- Huey, R. B., y E. R. Pianka, 1981. Ecological Consequences of Foraging Mode. *Ecology*, 62:991–999. doi.org/10.2307/1936998.
- Jaksic', F. M., 1983, The trophic structure of sympatric assemblages of diurnal and nocturnal birds of prey, *American Midland Naturalist*, 109:152–162. doi.org/10.2307/2425525
- Jaramillo, E., H. Contreras, C. Duarte, M. Avellanal, 2003. Locomotor activity and zonation of upper shore arthropods in a sandy beach of north central Chile.

- Estuarine, Coastal and Shelf Science, 58:177–197. doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00049-0
- Jelassi, R., y K. Nasri-Ammar, 2013. Seasonal variation of locomotor activity rhythm of *Orchestia montagui* in the supralittoral zone of Bizerte lagoon (North of Tunisia). *Biological Rhythm Research*, 44:718–729. doi.org/10.1080/09291016.2012.739929.
- Jelassi, R., D. Bohli-Abderrazak, A. Ayari, y K. Nasri-Ammar, 2015. Endogenous activity rhythm in *Talitrus saltator*, *Britorchestia brito* (Crustacea, Amphipoda) and *Tylos europaeus* (Crustacea, Isopoda) from Barkoukech Beach (Tabarka, Tunisia). *Biological Rhythm Research*, 46:873–886. doi.org/10.1080/09291016.2015.1060678
- Krell-Westerwalbesloh, S., F. T. Krell, y E. K. Linsenmair, 2004. Diel separation of Afrotropical dung beetle guilds—avoiding competition and neglecting resources (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 38:2225–2249. doi.org/10.1080/00222930310001618921
- Kronfeld-Schor, N., A. Haim, T. Dayan, N. Zisapel, M. Klingenspor, y G. Heldmaier, 2000. Seasonal thermogenic acclimation of diurnally and nocturnally active desert spiny mice. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73:37–44. doi.org/30161332
- Lear, K. O., N. M. Whitney, J. J. Morris y A. C. Gleiss, 2021. Temporal niche partitioning as a novel mechanism promoting co-existence of sympatric predators in marine systems. *Proceedings of the Royal Society B*, 288:20210816. doi.org/10.1098/rspb.2021.0816
- Mack, K. L., J. B. Jaggard, J. L. Persons, E. Y. Roback, C. N. Passow, B. A. Stanhope, E. Ferrufino, D. Tsuchiya, S. E. Smith y B. D. Slaughter, 2021. Repeated evolution of circadian clock dysregulation in cavefish populations. *PLoS genetics*, 17: e1009642. doi.org/10.1371/journal.pgen.1009642
- Mantelatto, F., M. Scelzo, Tudge, C., 2009. Morphological and morphometric appraisal of the spermatophore of the southern hermit crab *Isocheles sawayai* (Anomura: Diogenidae), with comments on gonopores in both sexes. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 248:1–8. doi.org/10.1016/j.jcz.2008.06.002

- McPhee, M. E., A. Segal, y R. E. Johnston, 2010. Hamsters use predator odors as indirect cues of predation risk. *Ethology*, 116:517–523. doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01766.x
- Metcalfe, N. B., N. H. C. Fraser y M. D. Burns, 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology*, 68:371–381. doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00289.x.
- Mistlberger, R. E., 1994. Circadian food-anticipatory activity: Formal models and physiological mechanisms. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 18:171–195. doi.org/10.1016/0149-7634(94)90023-X.
- Molcan, L., 2019. Time distributed data analysis by cosinor. Online application. *BioRxiv*, 805960. doi.org/10.1101/805960
- Naylor, E. y R. J. A. Atkinson, 1972. Pressure and the rhythmic behavior of inshore animals. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 26:395–415.
- Ndoutoume-Ndong, A., D. Rojas-Rousse y R. Allemand, 2006. Locomotor activity rhythms in two sympatric parasitoid insects: *Eupelmus orientalis* and *Eupelmus vuilleti* (hymenoptera, eupelmidae). *Comptes Rendus Biologies*, 329:476–482. doi.org/10.1016/j.crv.2006.01.011
- Nguyen, K. y Z. Stahlschmidt, 2019. When to fight? Disentangling temperature and circadian effects on aggression and agonistic contests. *Animal Behavior*, 148:1–8. doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.11.014
- Nicholson, A. E. y N. J. Mayne, 2023. A biotic habitable zone: Impacts of adaptation in biotic temperature regulation. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*, 521: 5139–5151. doi.org/10.1093/mnras/stad848
- Patke, A., M. W. Young y S. Axelrod, 2020. Molecular mechanisms and physiological importance of circadian rhythms. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 21:67–84. doi.org/10.1038/s41580-019-0179-2
- Pizzatto, L., T. Child, y R. Shine, 2008. Why be diurnal? Shifts in activity time enable young cane toads to evade cannibalistic conspecifics. *Behavioral Ecology*, 19:990–997. doi.org/10.1093/beheco/arn060
- Reese, E. S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Integrative Comparative Biology*, 9:343–355.
- Scheibler, E., F. Wollnik, D. Brodbeck, E. Hummel, S. Yuan, F. Zhang, X. Zhang, H. Fu y X. Wu, 2013. Species composition and interspecific behavior affects

- activity pattern of free-living desert hamsters in the Alashan Desert. *Journal of Mammalogy*, 94:448–458. doi.org/10.1644/12-MAMM-A-115.1
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27–39. doi.org/10.1126/science.185.4145.27
- Scully, E. P., 1979. The effects of gastropod shell availability and habitat characteristics on shell utilization by the intertidal hermit crab *Pagurus longicarpus* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37:139–152. doi.org/10.1016/0022-0981(79)90091-1
- Sek, O., R. Al Belbeisi, y L. Rychlik, 2023. Differentiation of activity rhythms and space use between two competing water shrew species in a laboratory experiment. *Mammal Research*, 68:427–435. doi.org/10.1007/s13364-023-00675-5
- Sinn, D. L. y N. A. Moltschaniwskyj, 2005. Personality traits in dumpling squid (*Euprymna tasmanica*): context-specific traits and their correlation with biological characteristics. *Journal of Comparative Psychology*, 119:99–110. doi.org/10.1037/0735-7036.119.1.99
- Stamps, J. A., 2016. Individual differences in behavioral plasticities. *Biological Reviews*, 91:534–567. doi.org/10.1111/brv.12186
- Tomanek, L. y B. Helmuth, 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology*, 42:771–775. doi.org/10.1093/icb/42.4.771.
- Turra, A. y F. P. P. Leite, 2000. Population biology and growth of three sympatric species of intertidal hermit crabs in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80:1061–1069. doi:10.1017/S002531540000312X
- Turra, A. y M. R. Denadai, 2003. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63:537–544. /doi.org/10.1590/S1519-69842003000300020.
- Vance, R. R., 1972. Competition and mechanism of coexistence in three sympatric of intertidal hermit crabs. *Ecology*, 53:1062–1074. doi.org/10.2307/1935418.
- Vandermeer, J. y I. Perfecto, 2020. Endogenous spatial pattern formation from two intersecting ecological mechanisms: the dynamic coexistence of two noxious invasive ant species in Puerto Rico, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287: 20202214. dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.2214

- Wilson, D. S., W.G. Knollenberg, 1987. Adaptive indirect effects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites. *Evolutionary Ecology*, 139–159. doi.org/10.1007/BF02067397
- Young, M. y S. Kay, 2001. Time zones: comparative genetics of circadian clocks. *Nature Reviewers Genetics*, 2:702–715. doi.org/10.1038/35088576

Discusión General

La coexistencia de especies similares que habitan bajo condiciones de recursos limitados ha captado el interés de una gran cantidad de investigadores. A partir de los planteamientos ecológicos hechos por Hutchinson (1957) y Gause (1934) que exploran la competencia entre especies en un mismo hábitat, las investigaciones y teorías que intentan explicar la coexistencia entre especies se ha desarrollado de manera acelerada. La idea de Hutchinson propuesta en 1957, plantea que las especies tienen nichos ecológicos multidimensionales, que se definen a través de la interacción de factores complejos categorizados en tres dimensiones: a) el hábitat (espacio físico), b) las condiciones abióticas (temperatura, salinidad, etc.) y c) las condiciones bióticas (competencia, depredación, etc.). La idea central de este modelo es que dos especies ecológicamente similares no pueden ocupar el mismo nicho ecológico en espacio y tiempo como resultado de la competencia entre ellas. Por su parte, Gause (1934) plantea el Principio de Exclusión Competitiva. Esta idea se comparte con la propuesta de Hutchinson sobre el precepto de que dos especies con requerimientos similares no pueden coexistir y en donde una de ellas es mejor competidora que la otra; en este caso la especie dominante en la obtención del recurso eventualmente dominará y excluirá a la subordinada, eliminándola del hábitat. Estos dos modelos que plantean como puntos centrales el nicho multidimensional de las especies y la exclusión competitiva en nichos similares establecen el preámbulo de la polémica e investigación que se ha desarrollado en los últimos años.

De manera general, la coexistencia de las especies se ha centrado en explicar la coexistencia a través de aspectos como la diferenciación del nicho a través de la partición de recursos, de los mecanismos estabilizadores que permiten la coexistencia entre especies similares, la influencia de los procesos bióticos en la dinámica de las comunidades a largo plazo, así como de la variabilidad abiótica y biótica en el espacio y en el tiempo que puede propiciar la coexistencia a través de estrategias especializadas para la obtención de recursos y la adaptación a diferentes condiciones ambientales (Martin y Ghalambor, 2023; Owens et al., 2013; Radosavljevic y Anderson, 2014; Soberón y Nakamura, 2009). En este último aspecto se centra este trabajo de investigación que intenta contribuir al entendimiento de la coexistencia de especies similares utilizando como modelo de estudio a cangrejos ermitaños que coexisten en un mismo espacio y que

compiten interespecíficamente por un recurso limitado para su adaptación: conchas de gasterópodos que utilizan como refugio (Bertness, 1981; Reese, 1969).

Escala espacial

Una de las herramientas que ha contribuido fuertemente a la investigación relacionada con la diversidad y la coexistencia de especies es la macroecología. La macroecología es un área multidisciplinaria que fundamenta sus alcances en la caracterización descriptiva de patrones ecológicos de distribución y diversidad de especies a gran escala (regional y geográfica) utilizando técnicas que van desde la recopilación de información de grandes áreas geográficas hasta el uso de modelos matemáticos y técnicas de detección satelital (Connolly et al., 2017). En este trabajo, a través del uso de Modelos de Nicho Ecológico (ENM, por sus siglas en inglés) evaluamos la distribución regional de las especies de cangrejos ermitaños de los géneros *Calcinus* y *Clibanarius* que habitan en el Pacífico Oriental. Encontramos que en esta región del Océano Pacífico coexisten y se sobrelapan en su distribución siete pares de especies pertenecientes a estos géneros (García-Cardenas et al., 2024). Sin embargo, en esta parte de la investigación no observamos exclusión competitiva a escala regional; es decir, las especies de ermitaños demostraron tener nichos ecológicos similares. En este aspecto es importante señalar la polémica actual acerca de la escala a la cual la exclusión competitiva ocurre; mientras que algunos autores señalan que la exclusión de especies es posible a escalas locales y regionales (geográficas; Soberón y Nakamura, 2009; Wisz et al., 2013; Scaramuzzi et al., 2023), otros señalan que la exclusión competitiva solo es posible a pequeñas escalas de distribución (Pavlek y Mammola, 2021; Ulrich et al., 2016;).

Los ENM indicaron que la distancia a la costa es el principal factor que determina la distribución de las especies de ermitaños de *Calcinus* y *Clibanarius*. Aunque la distancia a la costa no describe un único factor ambiental, sino la combinación de muchos de ellos, la distancia a la costa fue el factor más relevante para explicar la diversidad de las especies de estos géneros a escala regional. Los principales factores que se modifican con la cercanía a la costa son la profundidad del agua y con ello, el grado de exposición al efecto de las olas, la salinidad, el oxígeno disuelto y la temperatura del agua. Este último factor, la temperatura, fue el que explicó en segundo lugar la distribución de los géneros de cangrejos ermitaños en el intermareal (García-Cardenas et al., 2024).

Nuestros resultados de la distribución local de los géneros de cangrejos ermitaños sugieren que es justamente en las zonas cercanas a la costa, donde las diferencias en la

temperatura son más evidentes, es en esa zona donde es posible que la exclusión competitiva de las especies pueda ocurrir. Es probable que las condiciones cercanas a la costa resulten más benéficas para ambos géneros de cangrejos ermitaños debido a que las condiciones en la profundidad del agua son más estables (Webb, 2008), por lo que la abundancia de animales en el intermareal cercano a la costa sería mayor y con esto la competencia intra e interespecífica. Es decir, es probable que, en las zonas más profundas, con características más estables y con una menor temperatura, la densidad de organismos de las dos especies (de los distintos géneros) sea menor y con ello se reduzca la competencia interespecífica (Frank y Leggett, 1994; Grossman y Simon, 2019; Vandermeer y Goldberg, 2013) y la posibilidad de exclusión espacial.

De esta manera, la competencia interespecífica más intensa podría ocurrir en las zonas superior y media del gradiente vertical intermareal. Es justo en esa zona, donde la literatura describe un patrón similar en la distribución de cangrejos ermitaños de *Calcinus* y *Clibanarius*. En este patrón general de distribución las especies de *Clibanarius* son más abundantes en el intermareal superior y medio en donde deben hacer frente a la desecación, las altas temperaturas, la baja salinidad y los bajos niveles de oxígeno (Young, 1978; Stillman, 2002; Tomanek y Helmuth, 2002), mientras que, las especies de *Calcinus* suelen habitar en los estratos medios e inferiores en donde hay una mayor influencia de las fuerzas hidrodinámicas producidas por las olas (Hahn, 1998), y en donde la temperatura, la salinidad y los niveles de oxígeno disuelto son relativamente estables (Ricketts et al., 1985; Tomanek y Helmuth, 2002). Algunos ejemplos de este patrón de distribución los podemos encontrar en diversas especies de ambos géneros: *Cli. albidigitus*-*Cal. obscurus* (Abrams, 1980), *Cli. tricolor*-*Cal. tibicen* (Hazlett, 1966) y *Cli. antillensis*-*Cal. tibicen* (Floeter et al., 2000). Este patrón de distribución también se reporta para *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* quienes coexisten en el intermareal alto y medio en donde las dos especies exhiben tamaños corporales similares y utilizan conchas de especies similares (Alcaraz y Kruesi, 2019).

La información recabada en la literatura sobre la distribución intermareal de las especies de *Calcinus* y *Clibanarius*, los resultados que nuestro grupo de trabajo ha obtenido sobre estas especies del Pacífico Mexicano, y la importancia de la distancia a la costa y la temperatura que señalan los ENM que generamos, sugieren una exclusión competitiva local de las especies competidoras. Es por esto que, a través de experimentos controlados, se evaluó el desplazamiento vertical de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus*,

en respuesta al incremento de temperatura y a la presencia del competidor agonístico superior (*Cal. californiensis*) en un gradiente térmico simulado.

Los resultados de los experimentos de desplazamiento térmico y la presencia del competidor dominante indicaron la posibilidad de una exclusión competitiva de la especie subordinada. De esta manera, *Cli. albidigitus* parece ser excluido a regiones térmicas del intermareal más demandantes (intermareal superior); mientras que *Cal. californiensis*, como competidor superior, ocuparía las regiones más adecuadas del intermareal. El escape de *Cal. californiensis* a temperaturas menores que las de *Cli. albidigitus* indica que esta última especie es más tolerante que la especie dominante. A este respecto Křivan y Sirot (2002), plantean que entre dos especies competidoras, la especie que es el competidor más fuerte probablemente dominara los microhábitats que favorecen su aptitud, mientras que la especie más débil se dispersara hacia microhábitats menos óptimos. De manera similar, a nivel local y geográfico Martin y Ghalambor (2023), proponen que las especies dominantes suelen ocupar regiones más estables y menos demandantes del intermareal, pero que la coexistencia es posible debido a que las especies subordinadas son más tolerantes a condiciones abióticas demandantes. Es probable que la estrategia energética de las especies dominantes sea invertir en las características que le proporcionen mayores capacidades competitivas; mientras que las especies subordinadas destinarán gran parte de su inversión energética a las características que le faciliten la tolerancia a condiciones más adversas. Sin embargo, este supuesto requiere ser demostrado.

Escala temporal

La teoría ecológica contemporánea plantea que la coexistencia estable a largo plazo de dos o más especies con requerimientos similares es posible si sus nichos ecológicos difieren lo suficiente en al menos una de sus tres dimensiones: el tipo de alimento, el hábitat y el periodo de la actividad (Schoener 1974; Begon et al., 2006). Es decir, la coexistencia de una especie subordinada con una dominante es facilitada por el uso del mismo espacio en diferentes periodos de tiempos (Carothers y Jaksí'c, 1984; Şek et al., 2023). En esta fase de la investigación se encontró que el ritmo endógeno de *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus*, como carácter específico, difiere entre las especies favoreciendo su coexistencia. Asimismo, el ritmo de actividad circadiana de *Cli. albidigitus* se modifica ante la presión competitiva que ejerce la especie dominante *Cal. californiensis*.

Los resultados de nuestra investigación destacan que las curvas que describen el ritmo de actividad de las dos especies de ermitaños difieren, esto implica que los mecanismos moleculares y genéticos que gobiernan el reloj biológico, del cual dependen los ritmos endógenos favorecen la coexistencia de las especies de ermitaños. La curva de *Calcinus californiensis* muestra una actividad unimodal donde los valores de mayor actividad de la especie presentan un solo pico de actividad que ocurre entre las 10 y las 13 horas. Mientras que *Cli. albidigitus* presenta una curva bimodal, con valores máximos de actividad que tienen un primer pico de actividad entre las 5 y 7 horas y un segundo pico que ocurre durante el periodo de oscuridad entre las 19 y las 23 horas.

Es interesante que las horas de menor actividad de *Cal. californiensis* coincide con las horas de mayor actividad de *Cli. albidigitus*. Asimismo, *Cal. californiensis* tiene un ritmo infradiano (unimodal), mientras que *Cli. albidigitus* uno ultradiano (bimodal). Los resultados obtenidos apoyan las teorías acerca de que los ritmos endógenos responden a procesos selectivos que favorecen la adecuación de las especies (Mack et al., 2021; Young y Kay, 2001); mientras que, en términos de presiones bióticas los ritmos endógenos alivian la presión de competencia a la especie subordinada como lo han propuesto algunos autores (p. ej. Chiang et al., 2012; Hayward y Slotow, 2009; Metcalfe et al., 1999). Por otro lado, la plasticidad de los ritmos de actividad muestra responder de manera similar a los ritmos controlados por el reloj biológico endógeno, facilitando la coexistencia al disminuir la probabilidad de encuentro interespecífico con competidores superiores.

La coexistencia de múltiples especies en un mismo hábitat es una característica central de la biodiversidad. Los resultados generales de esta tesis destacan la importancia de evaluar las interacciones ecológicas desde una perspectiva que incorpore las respuestas en el espacio y en el tiempo. Solo desde una perspectiva integral que considere diferentes niveles de organización biológica, la condición y estabilidad de las comunidades en diferentes escalas espaciotemporales es posible entender cómo las especies comparten y utilizan los recursos disponibles en un hábitat. Asimismo, únicamente considerando diferentes escalas espaciales y temporales se pueden hacer predicciones del estado de las comunidades ante posibles cambios ambientales que potencialmente pueden afectar la distribución y abundancia de las especies que las componen. En resumen, este estudio contribuye a destacar la importancia de abordar los ejes de espacio-temporal en el estudio de la ecología y en particular en el ensamblaje de especies como un proceso dinámico.

Conclusiones generales

- Se identificó la exclusión competitiva a nivel de microhábitat en donde *Calcinus californiensis* obliga a *Clibanarius albidigitus* a ocupar zonas más demandantes dentro del intermareal rocoso.
- La temperatura demostró ser un aspecto importante para la exclusión a micro-escala, no se identificó que exista una exclusión competitiva a nivel regional entre *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* en función de la temperatura.
- Los ermitaños *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* presentaron diferentes patrones de actividad circadiana teniendo una respuesta infradiana (unimodal) y ultradiana (bimodal) respectivamente, demostrando que los estímulos abióticos a los que están expuestos determinan sus periodos de actividad.
- Se identificó que el ritmo endógeno es una respuesta plástica y que responde de forma adaptativa a los diferentes estímulos abióticos y bióticos a los que los organismos están expuestos
- Las diferencias en los ritmos endógenos entre especies simpátricas y que comparten la preferencia por recursos como son *Cal. californiensis* y *Cli. albidigitus* favorece la coexistencia.

Referencias

- Abrams, P., 1980. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Ecology*, 46:365–379. www.jstor.org/stable/4216182
- Alcaraz, G. y K. Kruesi, 2019. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99:135–142. doi:10.1017/S0025315417001850
- Begon, M., C. R. Townsend, J. L. Harper, 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Blackwell Publishing, Oxford
- Bertness, M. D., 1981. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology*, 62:411–425. doi.org/10.2307/1936715.
- Carothers, J. H. y F. M. Jaksić, 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, 42:403–406. doi.org/10.2307/3544413
- Chiang, P.-J., K. Jai-Chyi Pei, M. Vaughan y C.-F. Li, 2012. Niche relationships of carnivores in a subtropical primary forest in southern Taiwan. *Zoological Studies*, 51:500–511.
- Connolly, S. R., S. A. Keith, R. K. Colwell y C. Rahbek, 2017. Process, mechanism, and modeling in macroecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 32:835–844. doi.org/10.1016/j.tree.2017.08.011
- Frank, K. T. y W. C. Leggett, 1994. Fisheries ecology in the context of ecological and evolutionary theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:401–422. doi.org/10.1146/annur.ev.es.25.110194.002153
- Floeter, S. R., R. C. Nalesso, M. M. P. Rodrigues y A. Turra, 2000. Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80:1053–1059. doi:10.1017/S0025315400003118
- Garcia-Cardenas, E. E., Angeles-Gonzalez, L. E. y G. Alcaraz, 2024. Hermit crabs of the genera *Calcinus* and *Clibanarius* show no evidence of competitive exclusion at a geographic scale. *Hydrobiologia*, 1–13. doi.org/10.1007/s10750-024-05501-w
- Gause, G. F., 1934. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79:16–17. doi.org/10.1126/science.79.2036.16-a.

- Grossman, G. D. y T. N. Simon, 2020. Density-dependent effects on salmonid populations: A review. *Ecology of Freshwater Fish*, 29:400–418. doi.org/10.1111/eff.12523
- Hahn, D. R., 1998. Hermit crab shell use patterns: responses to previous shell experience and to water flow experience and to water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228:35–51. doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00002-1.
- Hayward, M. W. y R. Slotow, 2009. Temporal partitioning of activity in large African carnivores: tests of multiple hypotheses. *South African Journal of Wildlife Research*, 39:109–125. hdl.handle.net/10520/EJC117325.
- Hazlett, B. A., 1966. Social behavior of the *Paguridae* and *Diogenidae* of Curacao. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 23:1–143.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Symposium Quantic Biology*, 22:415–427. doi.org/10.1201/9781315366746.
- Křivan, V. y E. Sirot, 2002. Habitat selection by two competing species in a two-habitat environment. *The American Naturalist*, 160:214–234. doi.org/10.1086/341016
- Mack, K. L., J. B. Jaggard, J. L. Persons, E. Y. Roback, C. N. Passow, B. A. Stanhope, E. Ferrufino, D. Tsuchiya, S. E. Smith y B. D. Slaughter, 2021. Repeated evolution of circadian clock dysregulation in cavefish populations. *PLoS genetics*, 17: e1009642. doi.org/10.1371/journal.pgen.1009642
- Martin, P. R. y C. K. Ghalambor, 2023. A case for the “Competitive Exclusion Tolerance Rule” as a general cause of species turnover along the environmental gradients. *The American Naturalist*, 202:1–17. doi.org/10.1086/724683
- Metcalfé, N. B., Fraser, N. H. C. y M. D. Burns, 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology*, 68:371–381. doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00289.x.
- Owens, H. L., L. P. Campbell, L. L. Dornak, E. E. Saupe, N. Barve, J. Soberón, K. Ingenloff, A. Lira-Noriega, C. M. Hensz, C. E. Myers y A. T. Peterson, 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263:10–18. doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011
- Pavlek, M. y S. Mammola, 2021. Niche-based processes explaining the distributions of closely related subterranean spiders. *Journal of Biogeography*, 48:118–133. doi.org/10.1111/jbi.13987

- Radosavljevic, A. y R. P. Anderson, 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41:629–643. doi.org/10.1111/jbi.12227
- Reese, E. S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *Integrative Comparative Biology*, 9:343–355. doi.org/10.1093/icb/9.2.343
- Ricketts, E. F., J. Calvin y J. W. Hedgpeth, 1985. *Between Pacific Tides*, 5th ed. American Midland Naturalist. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Scaramuzzi, A., I. Freitas, N. Sillero y F. Martínez-Freiría, 2023. Meso-habitat distribution patterns and ecological requirements of two Mediterranean vipers depict weak competition in a contact zone. *Journal of Zoology*, 320:308–321. doi.org/10.1111/jzo.13087.
- Schoener, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27–39. doi: 10.1126/science.185.4145.27
- Sek, O., R. Al Belbeisi, y L. Rychlik, 2023. Differentiation of activity rhythms and space use between two competing water shrew species in a laboratory experiment. *Mammal Research*, 68:427–435. doi.org/10.1007/s13364-023-00675-5
- Soberón, J. y M. Nakamura, 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19644–19650. doi.org/10.1073/pnas.090163710
- Stillman, J. H., 2002. Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and Comparative Biology*, 42:790–796. doi.org/10.1093/icb/42.4.790.
- Tomanek, L. y B. Helmuth, 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology*, 42:771–775. doi.org/10.1093/icb/42.4.771.
- Ulrich, W., J. Jabot y N. J. Gotelli, 2016. Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Journal of Avian Biology*. 126:91–100. doi.org/10.1111/oik.03392.
- Vandermeer, J. y D. Goldberg, 2013. *Population ecology first principles* (2nd ed., pp. 288). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Webb, P., 2008. *Encyclopedia of Tidepools and Rocky Shores*, Choice Reviews Online. University of California Press. doi.org/10.5860/choice.45-4738

- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J. A. Grytnes, A. Guisan, R. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M. C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup y J. C. Svenning, 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88:15–30. doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x.
- Young, A. M., 1978. Desiccation tolerances for three hermit crab species *Clibanarius vittatus* (Bosc), *Pagurus pollicaris* Say and *P. longicarpus* Say (Decapoda, Anomura) in the North Inlet Estuary, South Carolina, U.S.A. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6:117–122. doi.org/ 10.1016/0302-3524(78)90047-6.
- Young, M. y S. Kay, 2001. Time zones: comparative genetics of circadian clocks. *Nature Reviews Genetics*, 2:702–715. doi.org/10.1038/35088576