

00361  
15  
rej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**SELECCION DE CONCHA EN EL CANGREJO  
ERMITAÑO (Coenobita compressus)  
EN ISLA ISABEL, NAYARIT.**

**MEXICO**

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

**P R E S E N T A :**

**FEDRO CARLOS GUILLEN RODRIGUEZ**

**MEXICO, D. F.**

**1992**



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 está 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.

## RESUMEN

Los cangrejos ermitaños son crustáceos decápodos que ocupan conchas vacías de gasterópodos con fines de protección. El éxito reproductivo y la sobrevivencia del organismo depende en buena medida, de una elección adecuada de la concha por lo que las presiones de selección deben promover la evolución de mecanismos de elección de conchas. Dos variables pueden determinar la relación del beneficio y costo que ofrece cada concha: su peso y su volumen interno. El primero representa el importe energético del acarreo y el segundo las ventajas asociadas a la protección y a la retención de agua. La relación entre ambas variables puede variar en diferentes especies de conchas, lo que determina a su vez variaciones en las preferencias de los cangrejos, mismas que están moldeadas por la selección natural de acuerdo a las presiones ambientales propias de cada zona. En Isla Isabel, Nayarit, se registró el uso de la concha en 945 cangrejos ermitaños Coenobita compressus, el peso de los individuos, su sexo y el peso de las conchas usadas en la temporada de secas (enero) y lluvias (julio). La mayoría de los cangrejos ocuparon principalmente conchas de Nerita scabricosta (52%), Thais speciosa (25%) y Cerithium browni (6%). Al analizar el peso y volumen de las conchas y el peso de los individuos se encontró que: 1) en promedio, las conchas de N. scabricosta son las más ligeras (1.5 g; d.e. = 1.3) y poseen un volumen similar al de las dos especies restantes, 2) las correlaciones más altas entre peso y volumen de la concha ( $r^2 = 0.69$ ,  $p < 0.05$ ) y peso del individuo con peso de la concha ( $r^2 = 0.74$ ,  $p < 0.05$ ) ocurrieron en N. scabricosta y 3)

los pesos promedio de los individuos ocupando N. scabricosta y T. speciosa fueron iguales (1.6 g) mientras que los cangrejos en C. browni fueron más ligeros en promedio (1.1 g). En pruebas de laboratorio usando conchas de igual volumen, los cangrejos eligieron conchas de Nerita scabricosta con una frecuencia significativamente mayor. Al igualar artificialmente el peso de las conchas de esta especie con el de las conchas de T. speciosa los cangrejos no demostraron preferencia significativa por ninguna de las dos especies de conchas. En el campo, la abundancia de los cangrejos fue mayor en la época de lluvias y sólo en esa temporada se hallaron hembras ovígeras, mayoritariamente en conchas de N. scabricosta. La necesaria movilidad de C. compressus parece generar presiones de selección para el uso de conchas ligeras que ofrezcan un volumen similar al de las conchas más pesadas, como parece ser el caso de N. scabricosta en Isla Isabel, la cual es la especie más seleccionada por los cangrejos. Se registraron también datos de intercambio de conchas entre una población de 238 individuos en laboratorio, así como aspectos generales de los hábitos de esta especie.

1	RESUMEN INTRODUCCION	1
1.1	OPTIMIZACION	1
1.2	LOS CANGREJOS ERMITAÑOS	8
1.2.1	GENERALIDADES	8
1.2.2	SISTEMATICA	9
1.2.3	DISTRIBUCION	11
1.2.4	ASOCIACIONES	11
1.2.5	EL USO DE CONCHAS POR EL CANGREJO ERMITAÑO	12
1.3	LOS CANGREJOS ERMITAÑOS TERRESTRES ( <u>Coenobita</u> <u>compressus</u> )	18
1.3.1	BIOLOGIA	18
1.3.2	ELECCION DE CONCHA	21
1.4	ZONA DE ESTUDIO	24
2	OBJETIVOS Y PREDICCIONES	26
3	METODOS	29
3.1	TRABAJO DE CAMPO I (ENERO)	29
3.2	EXPERIMENTO I	31
3.3	EXPERIMENTO II	32
3.4	TRABAJO DE CAMPO II (JULIO)	32
4	RESULTADOS	35
4.1	TRABAJO DE CAMPO I (ENERO)	35
4.2	EXPERIMENTO I	39
4.3	EXPERIMENTO 2	39
4.4	TRABAJO DE CAMPO II (JULIO)	39
5	DISCUSION	46
6	CONCLUSIONES	51
7	LITERATURA CITADA	53
8	APENDICE	61

## 1 INTRODUCCION

### 1.1 OPTIMIZACION

El trabajo de Charles Darwin publicado en 1859 permitió entender los mecanismos por medio de los cuales los organismos evolucionan. La idea de Darwin es simple y tiene como sustento la variabilidad genética presente en los miembros de una especie. Es sobre esta variabilidad que la selección natural opera favoreciendo lo que conocemos como "sobrevivencia del más apto". Los organismos se enfrentan cotidianamente a problemas ambientales; necesitan crecer, alimentarse, reproducirse, evadir depredadores o ganar recursos a sus competidores. Muchas veces se ven enfrentados a tomar decisiones vitales: ¿qué pareja elegir?, ¿dónde comer?, ¿qué concha seleccionar?, etc. La calidad de la elección tendrá un efecto directo en la sobrevivencia del individuo y su representación genética en siguientes generaciones, es decir, en la adecuación. La selección natural debería promover aquellas "decisiones" fisiológicas, morfológicas o conductuales que contribuyan a la sobrevivencia y reproducción del individuo. En este contexto surge la idea de la optimización como un gran núcleo hipotético que permite estudiar la conducta analizando los costos y beneficios de cada acción bajo la suposición de que existen presiones de selección para que los organismos con recursos limitados, tomen las decisiones más adecuadas, es decir, las rutas óptimas.

Pese a objeciones filosóficas, el reduccionismo es una de las estrategias más útiles en lo que a investigación se refiere. Los modelos reduccionistas de conducta animal han empleado comun-

mente el concepto de adecuación como una especie de "moneda" o medida con la que se pueden evaluar las ventajas de una conducta determinada y su efecto evolutivo. Sin duda esta metodología ha permitido resolver preguntas trascendentales no sólo en el campo de la conducta sino en el de la fisiología y la anatomía. En los últimos veinte años ha surgido en Biología una tendencia creciente hacia la utilización de modelos matemáticos surgidos de campos como la Ingeniería o las Ciencias Económicas. El acceso a campos mensurables posibilita la generación de predicciones que pueden ser comprobadas a través de la experimentación utilizando, por ejemplo, variables de costo y beneficio implícitas en la decisión de un organismo.

La idea de medir costos y beneficios fué aplicada por primera vez por el investigador holandés Niko Tinbergen con gaviotas de cabeza negra. El encontró que estas aves empleaban algunos minutos en sacar del nido la cáscara del huevo de la cría recién nacida debido a que su color blanco delataba la presencia del nido. Sin embargo esta conducta no se realizaba inmediatamente después del nacimiento del pollo. Esta demora que pone en peligro la integridad del nido se explica debido a que el crío al nacer se ve húmedo y por lo tanto puede ser tragado fácilmente por otras aves. A medida que transcurre el tiempo, la película que cubre sus plumas se resquebraja y cae convirtiendo al pollo en una presa mucho más difícil de ingerir. En este ejemplo el beneficio obtenido al sacar el cascarón del nido está claramente limitado por el costo de abandonar el nido cuando el pollo es tan vulnerable. Cuando el balance entre los costos y los beneficios

varía con el tiempo, es de esperarse que la demora para sacar el cascarón varíe también. Este estudio de Tinbergen ilustra con claridad cómo los estudios experimentales de costos y beneficios pueden ser usados para estudiar adaptaciones conductuales (Krebs y Davies 1987).

El enfoque de los modelos de optimización permite generar predicciones cuantitativas; por ejemplo, el momento en que la gaviota debe sacar la cáscara del nido. Un modelo de optimización busca predecir la relación costos-beneficios que aporta el mayor beneficio neto al individuo. La conducta puede ser enfocada como un sistema en el que los organismos son diseñados por presiones de selección dentro de sus restricciones de diseño biológico, para maximizar su beneficio neto, que tarde o temprano se traducirá en adecuación (Krebs y Davies 1987).

Los modelos de optimización han enfocado tradicionalmente su atención en el comportamiento alimenticio de los individuos, analizando dónde y cuando se alimentan, así como el tiempo que invierten en esta actividad. Los costos y beneficios se traducen en términos de unidades energéticas como las calorías utilizadas por unidad de tiempo (Bailey 1986), o se analizan los riesgos de depredación en el momento de la alimentación (Sih 1980; Lima *et al.* 1985). Otros modelos analizan el efecto del nivel de motivación de un organismo en la eficiencia de aprovechamiento del alimento (Snyderman 1983; Bailey 1986).

La adquisición de la mayor cantidad de recursos no siempre se constituye como la mejor estrategia para un organismo. Por ejemplo el cangrejo litoral Carcinus maenas prefiere alimentarse de gasterópodos de un tamaño que le retribuya la máxima



cantidad de energía. Las presas mayores le toman al cangrejo mucho tiempo de manejo, por lo que tiene que invertir más energía en ellas. Las más pequeñas no retribuyen la energía invertida en manejarlas con su pobre contenido energético (Krebs y Davies 1987).

Todos los modelos de optimización contienen implícita o explícitamente consideraciones sobre las limitantes que contiene el sistema como la diversidad de fenotipos sobre los que la selección puede operar. Incluyen asimismo los criterios de beneficio (generalmente los más usados son el de adecuación individual y adecuación inclusiva) y finalmente los supuestos sobre la heredabilidad de la conducta, frecuentemente ignorados en los procesos de investigación (Maynard Smith 1978).

Recientemente, otros aspectos de la biología de los organismos han sido analizados en términos de optimización. La reproducción, la elección de hábitat y la crianza pueden ser enfocadas también con un análisis de costos y beneficios.

Los organismos constantemente reciben información del medio ambiente en muchas modalidades. Evidentemente, en la medida que sus capacidades fisiológicas o conductuales les permitan evaluar esta información, lograrán alcanzar una decisión adecuada. Los peces dorados Lepomis macrochirus eligen presas mayores a las que predeciría un modelo de optimización debido a su limitada resolución visual que les impone una restricción en su capacidad selectiva (Li et al. 1985). Las abejas (Bombus appositus) visitan plantas multiflorales y toman la decisión de abandonar cada planta cuando la cantidad de néctar obtenido en la primera flor

no excede a un volumen umbral (Hodges 1981); esto sugiere la posesión de un mecanismo de muestreo para determinar la reutilización. Los cangrejos ermitaños (Pagurus bernhardus) al encontrar una concha vacía, necesitan determinar si es o no adecuada para sus necesidades de protección, por lo que entran en una fase de exploración cuya duración estará directamente relacionada con la dificultad de la decisión (Elwood y Stewart 1985). Si la diferencia entre los costos y beneficios que un recurso presenta es mínima, el individuo necesitará obtener mayor información sobre ese recurso y puede comprometerse en una exploración más larga del mismo. Los cangrejos ermitaños podrían ser uno de los grupos animales más utilizados para poner a prueba supuestos de optimización. La concha que estos organismos acarrean es vital para su desarrollo, y de una buena elección dependerá su supervivencia y éxito reproductivo. Diversos experimentos que se analizarán más adelante han permitido entender cuales son los criterios más importantes en la elección de la concha, de acuerdo con las presiones de selección particulares a las que se enfrenta una población.

Los modelos de optimización han sido objeto de algunas críticas. La teoría de optimización descansa sobre el supuesto de que existen procesos de adaptación en respuesta a las presiones de selección. Pero esta suposición no incorpora otras vías de evolución como la variación selectivamente neutra o como los procesos de maladaptación (Maynard Smith 1978, Krebs y Davies 1987). Por ejemplo, Nelson en 1964 al trabajar con el alcatraz del Atlántico (Sula bassana) reportó que pese a que las hembras de esta especie ponen e incuban un sólo huevo, si se añade expe-

rimentalmente otra cría al nido, los padres son capaces de criar a las dos hasta el estado adulto sin dificultad aparente (Maynard Smith 1978). Esto sugiere que la estrategia natural de los alcatraces es subóptima. Sin embargo parece ser que la provisión de comida disponible para estos organismos aumentó notablemente en un lapso de tiempo corto debido a que los pescadores de la zona desechan pescado al mar y la selección natural no ha tenido el tiempo suficiente para actuar sobre la población (Krebs y Davies 1987). Una interpretación diferente del mismo fenómeno fué ofrecida por Ydenberg y Bertram (1989) quienes sugirieron que en realidad el criar a dos pollos en una temporada tiene efectos negativos sobre los padres a largo plazo y que una estrategia como la que siguen en realidad maximiza la adecuación de por vida de los individuos.

Otra de las críticas se centra en el hecho de que frecuentemente los modelos de optimización no utilizan argumentos que ponderen los mecanismos genéticos que deberían favorecer la optimización. La selección natural sólo puede optimizar sobre caracteres que tienen variabilidad genética en la población. Se supone que existe variabilidad genética por evidencias como la de la selección natural que actúa sobre ese sistema variable promovido por la acción de los genes. Sin embargo se presentan problemas con genes pleiotrópicos cuyos efectos sobre varias características pueden obscurecer el análisis. Por otro lado un fenotipo óptimo puede ser producto de heterocigosis, lo que llevaría a serias dificultades si se trata de utilizar métodos de optimización para explicar la estructura genética de una pobla-

ción. Aún hay más complicaciones ya que una población evolutivamente estable, es decir con una estrategia que no puede ser desplazada por estrategias alternativas, puede ser fenotípicamente variable (Maynard Smith 1978). En suma, es difícil modelar con precisión la naturaleza estocástica de muchos de los mecanismos genéticos que regulan la acción de los organismos, lo que ha determinado que los modelos biológicos, al no incorporar el análisis genético sean limitados.

Lewontin realizó una crítica a la estructura de los modelos de optimización argumentando que cuando una predicción no es resuelta satisfactoriamente por los datos, la desviación existente tiende a explicarse por medio de la inclusión de variables adicionales al modelo y que convierte este programa adaptacionista en un postulado metafísico que no puede ser refutado (Maynard Smith 1987).

La respuesta a estas críticas no es simple. Sin embargo parece razonable pensar que en Biología de Poblaciones se necesitan usar además modelos simples que produzcan consideraciones cualitativas. Ningún modelo puede incluir todas las variables incluidas en un sistema. Es necesario incorporar métodos comparativos en los estudios de optimización. Si los resultados de un experimento u observación no se ajustan al modelo, la decisión de abandonarlo o incorporar nuevas explicaciones, sólo debe ser producto de cuán persuasivas sean las tendencias de resultados.

## 1.2 CANGREJOS ERMITAÑOS

### 1.2.1 GENERALIDADES

Los cangrejos ermitaños son crustáceos decápodos pertenecientes al infraorden Anomura. Se distribuyen ampliamente en las costas de clima templado y tropical en todos los continentes. Un hábito característico en este grupo de organismos es el de proteger su abdomen utilizando conchas vacías de gasterópodos. La estrecha relación entre los cangrejos y las conchas ha promovido la modificación de su estructura abdominal para poder introducirse en la cámara espiral de las conchas. El cangrejo nunca mata al ocupante original, sólo ocupa conchas vacías (Barnes 1986).

La concha es retenida de diversos modos. Los urópodos están modificados y el izquierdo, que es más grande, se utiliza para engancharse a la columbela de la concha. La contracción de los músculos abdominales longitudinales aprieta la superficie del abdomen contra las paredes inferiores de la concha y los dos últimos pares de patas se aprietan también contra la abertura de la concha. Las superficies de contacto de las patas y los urópodos, están cubiertas por diminutos tubérculos que proporcionan tracción para sujetar la concha. Uno o ambos quelípodos están adaptados para bloquear la entrada de la concha cuando el cangrejo se mete en ella. Probablemente la modificación del quinto par de patas de los Paguroideos obedezca a esta necesidad de sujetar la concha (Barnes 1986).

La etapa glaucotoe es un periodo larvario en el ciclo de vida de un cangrejo ermitaño. Es precisamente en esta etapa

cuando los organismos exploran y utilizan por primera vez una concha. Hazlett y Provenzano (1965) observaron el comportamiento de larvas glaucotocoe colocándolas por primera vez frente a una concha de gasterópodo. En todas las especies que estudiaron pertenecientes a las tres familias de ermitaños las reacciones iniciales en presencia de la concha fueron variables. Algunos individuos entraron a la concha perfectamente por primera vez, la mayoría cometió algunos errores de coordinación. Estos errores fueron enmendados prontamente, observaciones que sugieren la importancia de la experiencia en el desarrollo de la conducta de selección de la concha.

El uso de conchas en el cangrejo ermitaño, tiene probablemente su origen en formas que utilizaban hendiduras y agujeros como mecanismo de protección. De hecho, entre los Pylochelidae simétricos, e inclusive entre los Paguridae más especializados, hay especies que siguen utilizando dichos resquicios o alternativamente viven en bambú o en raíces huecas de mangle (Kellogg 1977).

La mayoría de los cangrejos ermitaños son detritívoros y pueden alimentarse de restos de organismos muertos o de materia orgánica. En especies simpátricas hay poca división en los nichos alimenticios, lo que sugiere que el alimento rara vez es un factor limitante. Su reproducción es estacional (Barnes 1986).

### 1.2.2 SISTEMÁTICA

Los cangrejos ermitaños pertenecen al orden Decápoda que incluye a los camarones, langostinos de río, langostas y cangrejos. Es asimismo el orden que posee mayor número de especies

dentro de los crustáceos. La mayor parte de los decápodos son marinos, pero el langostino de río, algunos anomuros y cierto número de cangrejos han invadido el agua dulce.

La superfamilia Paguroidea es la más grande dentro del infraorden de los anomuros, contando con cerca de 650 especies. Sus miembros más representativos son los cangrejos ermitaños. Todos los paguroideos presentan un abdomen asimétrico y los primeros pereiópodos son quelados. Esta característica se explica por la adaptación de estos organismos para vivir en conchas de gasterópodos. El último pleópodo del lado izquierdo se convierte en un gancho cuya función es asir la columela de la concha, el abdomen presenta una forma espiral. Presumiblemente debido a la protección que brinda la concha, el exoesqueleto abdominal es blando. Todos los pleópodos del lado derecho han desaparecido en ambos sexos, mientras que los primeros cinco pleópodos han desaparecido o reducido su tamaño en el macho, aunque las hembras los retienen para almacenar óvulos (Meglitsch 1972).

El infraorden Anomura es un grupo de formas muy diversas, algunas de las cuales son del tipo cangrejo. Sin embargo el abdomen no está reducido como en los braquiuros y suelen presentar urópodos. Todos los anomuros son similares en el hecho de que tienen reducido el quinto par de patas, mismo que se localiza debajo de los costados o se dirige al dorso del carapacho. Es probable que los Anomura sean un grupo artificial y que la reducción de la quinta pata haya ocurrido independientemente dentro de las diferentes líneas de anomuros en los que tiene un grado variable de importancia adaptativa (Barnes 1986).

Dentro del grupo de los cangrejos ermitaños encontramos tres

familias: Paguridae y Diogenidae de hábitos marinos y la familia de cangrejos ermitaños terrestres Coenobitidae (Barnes 1986).

### 1.2.3 DISTRIBUCION

La zona litoral se caracteriza por su constante variación biótica y abiótica en tiempo y espacio (Reese 1969; Hazlett 1988). Los cangrejos ermitaños se han adaptado exitosamente a estas condiciones y se encuentran prácticamente en todos los ambientes marinos. Existen entre 40 y 50 géneros y 800 especies de cangrejos que acarrean conchas, encontrándose la gran mayoría dentro de las familias Diogenidae y Paguridae. La familia Coenobitidae contiene cangrejos ermitaños terrestres del género Coenobita (Reese 1969; Hazlett 1981b). En América podemos encontrar ejemplares de las tres familias y constituyen uno de los grupos de organismos litorales más conspicuos que habitan una porción importante de las playas tropicales. Son muy abundantes en las playas del Caribe. Sus patrones de distribución son variables. Existen por ejemplo especies simpátricas que coexisten en zonas litorales. Otras especies se encuentran en la zona infralitoral y se agrupan durante la subida del agua debajo de las rocas, probablemente en respuesta a los riesgos de depredación. Diversas expediciones oceanográficas han descrito las especies que habitan los litorales del Pacífico, encontrándose más de 60 especies (Haig et al 1970; Ball y Haig 1974)

### 1.2.4 ASOCIACIONES

Algunos organismos se han asociado con los cangrejos ermitaños y sus conchas, viviendo en su interior (gusanos y



anfípodos) sin que los efectos de estas asociaciones hayan sido documentados. Por otro lado existe epifauna asociada con la parte externa de la concha, ya que en algunas áreas marinas, este es el único substrato sólido (Hazlett 1981a) por lo que la abundancia de cangrejos ermitaños determina directamente las densidades de otros miembros de la comunidad. Algunas de las relaciones pueden ser perjudiciales y otras benéficas para las cangrejos, por lo que resulta razonable suponer que el tipo de epibionte en la concha tendrá efectos en la selección de ésta. Se ha determinado que organismos asociados a las conchas pueden substituir partes faltantes de éstas y hacerlas así habitables (Monteforte y Leija-Tristan 1990); pueden proteger a los cangrejos de la deprecación (Conover 1976); aumentar su capacidades de cripsis (Reese 1969; Dunham y Tierney 1983; Hazlett 1984a) o incrementar excesivamente el peso de la concha (Conover 1976).

#### 1.2.5 EL USO DE CONCHAS POR EL CANGREJO ERMITAÑO

Existe amplia evidencia acerca de las ventajas asociadas con el uso de conchas por parte de los cangrejos ermitaños. La continua búsqueda de conchas es la actividad más frecuente y conspicua en la vida de los cangrejos y se ha convertido en motivo de atención de numerosos investigadores que han estudiado prácticamente todas las implicaciones ecológicas de las interacciones entre los cangrejos y las conchas que eligen.

Las conchas vacías de gasterópodos son frecuentemente un recurso limitado y limitante. Su disponibilidad depende de la abundancia relativa de gasterópodos, las tasas de mortalidad de estos, el estado en que quedan sus conchas después de su muerte y

finalmente de su arquitectura tipo y tamaño (Bertness 1980). Es notable la constante mención en la literatura de la escasez de conchas vacías en el campo. (Reese 1969; Hazlett 1970; Vance 1972a; Bach et al 1976; Abrams 1978).

La ocupación de conchas inadecuadas (por su color, peso, volumen, etc.) tiene un efecto negativo en la fecundidad, el crecimiento y la competencia por conchas (Hazlett 1983). Los cangrejos utilizan mecanismos visuales (Hazlett 1975) y táctiles (Hazlett 1970a) para el reconocimiento y elección de las conchas.

La arquitectura de una concha puede determinar un incremento en la adecuación del cangrejo en diversas formas. Algunas conchas suponen una ventaja como defensa contra depredadores diversos (Reese 1969; Vance 1972a), ya que los crustáceos decápodos son fuente de alimentación de peces y aves litorales (Recher 1966). Los cangrejos del género Calappa poseen estructuras especializadas para romper conchas y alimentarse del ocupante ya sea cangrejo o caracol. Se ha reportado que pulpos y otros cangrejos como Eriphia sebana rompen conchas de Turbo argyrostomus para alimentarse de individuos de Coenobita perlatus (Shoup 1968). La depredación del cangrejo Cancer gracilis sobre Pagurus granosimanus se relaciona fuertemente con la concha elegida (Vance 1972b).

Se ha demostrado también que las conchas permiten al organismo tolerar las difíciles y variables condiciones físicas de la zona litoral (Reese 1969) y se sabe que protegen a los huevos de la hembra antes de que éstos se transformen en larvas (Fotheringham 1976). La especie de concha elegida y su arquitectura también puede influir negativamente en el número de cópulas

de un individuo al disminuir la capacidad de sujeción de las hembras por parte de los machos (Hazlett 1988).

Los animales pueden invertir tiempo y energía con el fin de obtener información sobre su medio ambiente. El término "avalúo" podría ser usado para describir este proceso. Jackson y Elwood (1989a) examinaron los procesos a través de los cuales el cangrejo ermitaño Pagurus bernhardus adquiere información acerca de la calidad de las conchas, y cómo esta información determina un cambio en su estado motivacional. La decisión de abandonar una concha por otra no es trivial ya que le impone al individuo un riesgo de depredación y probablemente de pérdida de la concha por parte de competidores (Jackson y Elwood 1989a).

Una investigación completa de la concha puede ser entendida como una serie de actos conductuales diseñados para determinar la calidad de ésta, lo que implicaría: 1) investigar el exterior, 2) voltear la concha, 3) investigar el interior, 4) entrar en la nueva concha, 5) investigar la vieja concha, y probablemente, 6) desplazarse de regreso hacia ésta. Después de completar esta serie de pasos el cangrejo decide si pasa a la siguiente etapa de la investigación o si rechaza la concha. Se podría esperar que el tiempo utilizado por un cangrejo para tomar una decisión, fuera una medida del grado de dificultad que esta decisión entraña. Una decisión difícil sería aquella en que la ganancia o la pérdida fuera muy pequeña, lo que dificultaría la evaluación por parte del cangrejo. Un cangrejo basará su decisión en la información proveniente de dos fuentes: la concha disponible y la concha que él posee. Estas dos fuentes son probablemente las que determinan

el nivel de motivación para adquirir una nueva concha. La información de la concha que posee permanece constante durante todo el proceso, mientras que en la concha que es investigada la información varía a medida que ésta es obtenida. Es claro que la calidad de la concha que el individuo posee determinará el nivel inicial de motivación (Jackson y Elwood 1989a, 1989b).

El tamaño de la concha con relación al tamaño del cangrejo es evidentemente un elemento central en la elección (Childress 1972). Grant (1963) demostró que Pagurus acadianus eligió entre las conchas disponibles, las de Buccinum undatum, que eran las que ofrecían máximo volumen interno con relación al peso. Por otro lado, se ha demostrado la importancia del peso como la variable que más influye en la elección (Hazlett 1970a). Existe sin embargo, evidencia en cangrejos armitaños terrestres Coenobita scaevola que indica que el volumen es el parámetro clave en la elección de la concha (Hazlett 1970a). Un análisis de la conducta de individuos Pagurus bernhardus que pelean por conchas indicó que los organismos en combate pueden ser divididos en dos clases: aquellos que necesitan una concha mayor, en cuyo caso parece ser el volumen la variable que estimula la conducta de pelea, y aquellos que necesitan una concha más pequeña, en los cuales el peso parece ser la variable que estimula la conducta de pelea. El incremento artificial de peso manteniendo un volumen constante incrementa significativamente la probabilidad de desencadenar una conducta de pelea en el ermitaño Clibanarius vittatus (Hazlett 1970a). Géneros de conchas como Cantharus sp. y Nerita sp. presentan una alta correlación entre el peso y el volumen interno mientras que otros como Cerithium sp. mantienen

una correlación baja (Hazlett 1987a). Esto es importante ya que en procesos de elección de concha, el peso podría ser un elemento para predecir el volumen interno.

Se ha demostrado que las conchas más pesadas confieren resistencia a la depredación, pero pueden reducir el tamaño de puesta y tener efectos negativos sobre el crecimiento (Bertness 1982). Los cangrejos Clibanarius albidigitus y Calcinus obscurus viven en habitats donde están frecuentemente expuestos a presiones por cambios térmicos y seleccionan conchas (Cerithium stercusmuscarum) que los protegen de temperaturas extremas. Una tercera especie coexistente Pagurus sp. vive en en las zonas litorales bajas donde la probabilidad de hallar depredadores capaces de romper conchas es mayor y prefiere un tipo de concha (Anachis fluctuata) que maximiza su protección contra la depredación (Bertnes 1982). Las conchas de Nerita aparentemente ofrecen poca protección contra la depredación y las presiones térmicas debido a su bajo peso y poca espiral incapaz de retener grandes cantidades de agua (Bertness 1982). Algunas especies presentan cambios ontogénéticos en sus preferencias de conchas debido básicamente a procesos de crecimiento (Hazlett 1987a; 1988).

La competencia por conchas ha sido uno de los aspectos de la conducta más estudiados en ermitaños. Alle y Douglis (1945) encontraron patrones de dominancia en la utilización de conchas disponibles en individuos de Pagurus longicarpus. Los cangrejos pueden luchar con otro cangrejo por la posesión de una concha (Calcinus tibicen; Pagurus bernhardus; Hazlett 1980; Elwood y

Glass 1981; Dowds y Elwood 1985); elegir entre dos especies de conchas (*P. bernhardus*; Elwood et al 1979), o intercambiarlas con otros cangrejos (*Clibanarius tricolor*; *Clibanarius antillensis*; *C. tibicen*; Hazlett 1983, 1987b, 1989a).

Los cangrejos ermitaños pueden competir por conchas de dos maneras: 1) por explotación competitiva tomando una concha disponible que de otra manera sería elegida por otro individuo o 2) por interferencia competitiva a través de la lucha, un conjunto de conductas ritualizadas por medio de las cuales un cangrejo aparentemente fuerza a otro a salir de su concha (Bach et al 1976; Abrams 1980; Bertness 1981b).

Se ha demostrado que en la medida que la dotación de recursos de una zona disminuye, la competencia pasa de un nivel de explotación a otro de interferencia. Los machos de diversas especies tienen capacidades competitivas superiores que las hembras no-ovígeras, y éstas a su vez superan a las hembras ovígeras, lo que sugiere que el impacto de los machos en la dotación de conchas totales es mayor que el de las hembras (Bertness 1981c).

En respuesta a la competencia los cangrejos pueden usar diferentes tamaños de concha (Childress 1972; Bertness 1981a), diferentes especies (Kellog 1977) ó diferentes zonas del litoral (Abrams 1980). Existen dos modelos que explican el intercambio de conchas en el cangrejo ermitaños, el de agresión (Hazlett 1966a; Hazlett 1970b; Elwood y Glass 1981), y el de negociación (Hazlett 1983, 1984b, 1987a, 1987b, 1990).

### 1.3 LOS CANGREJOS ERMITAÑOS TERRESTRES (Coenobita compressus)

#### 1.3.1 BIOLOGIA

La familia Coenobitidae es la menos numerosa dentro del grupo de los cangrejos ermitaños. Pertenecen a ella dos géneros de cangrejos ermitaños terrestres, el género monoespecífico Birgus y el género Coenobita (Reese 1969). Los cangrejos ermitaños terrestres Coenobita compressus (Fig. 1) constituyen una de las especies más conspicuas de organismos supra-litorales en el Este del Pacífico ocupando la región tropical (Abrams 1978).

El color del dorso en esta especie es variable, los organismos jóvenes presentan una coloración uniforme que varía desde el azul verdoso hasta el gris-café. Los adultos varían desde el gris pálido hasta el negro y los machos pueden crecer considerablemente más que las hembras (Ball 1972).

Los cangrejos del género Coenobita migran desde la zona terrestre hasta los límites del océano para liberar a sus larvas. Esta migración puede tomar varias semanas, en que los cangrejos pueden recorrer varios kilómetros (Hazlett 1981b). En algunas especies los machos y las hembras participan juntos en la migración. El apareamiento tiene lugar cuando la hembra regresa a tierra. Qué tan lejos tienen que viajar los cangrejos, puede variar de acuerdo a la disponibilidad de agua que los cangrejos mantienen en la concha y al estado de las mismas. Animales en conchas dañadas que no permiten la retención de agua, no se alejan tanto del mar como aquellos en conchas intactas. Fisiológicamente los cangrejos ermitaños terrestres siguen siendo organismos marinos y sólo gracias a la concha que acarrean es que han podido invadir el medio terrestre.

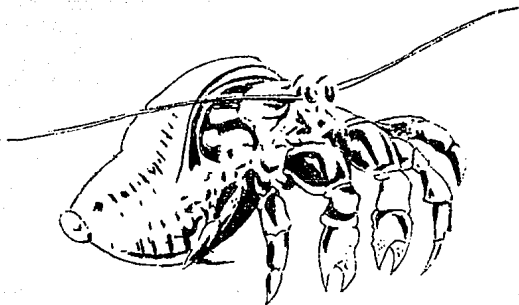


Fig. 1 Ejemplar de Coenobita compressus ocupando una concha de Nerita scabricosta.



Se tiene un registro de longevidad para el cangrejo ermitaño terrestre Coenobita clypeatus. Un ejemplar macho de esta especie mantenido en un terrario de 20 litros y alimentándose de una dieta vegetariana vivió durante 11 años (Chace 1972).

Análisis de los contenidos estomacales y observaciones directas, establecieron que Coenobita compressus se alimenta de: fragmentos de madera, huevos de crustáceos y peces, raíces, copra y heces fecales. Su consumo de algunas especies con valor económico como el cacao, el plátano y el arroz, parece tener efectos importantes en la producción de estos productos (Ball 1972).

Las hembras en estado ovígero han sido observadas en todas las épocas del año en Panamá, pero son raras en la temporada de secas (diciembre-abril; Abrams 1978).

Se les ha observado dirigirse hacia las olas, probablemente para reaprovisionarse de agua (Ball 1972). En general C. compressus es más activo durante la noche. Este patrón se acentúa en zonas áridas. La actividad generalmente se inicia poco antes del atardecer. Cuando amanece, los cangrejos buscan refugio y pueden ser encontrados durante el día en agregaciones debajo de las rocas o enterrados en la arena. En áreas húmedas pueden permanecer activos durante el día. Aparentemente los ejemplares más pequeños son más sensibles a la desecación (Ball 1972, Reese 1969). Observaciones similares se hicieron en Coenobita clypeatus especie habitante del Caribe, de hábitos nocturnos (Hazlett 1966b).

Frecuentemente Coenobita ocupa playas arenosas en las que las conchas son muy escasas, y aparentemente la disponibilidad de éstas es un factor que limita a las poblaciones en ciertas áreas

(Vance 1972; Abrams 1978). Es probable que una concha se mantenga en la población siendo utilizada por varias generaciones de individuos. Las conchas utilizadas por individuos de esta especie generalmente han perdido la columbela, probablemente por un efecto químico y por abrasión mecánica generada por el apéndice abdominal (Ball 1972; Abrams 1978).

Las especies de conchas seleccionadas varían de acuerdo a la zona. Merita scabricosta, Turbo saxosus y Thais biserialis son las especies más frecuentemente elegidas dentro de un grupo de más de 30 especies (Ball 1972). Abrams (1978) reportó resultados similares en sus estudios de elección de concha. Una descripción de las especies usadas por C. compressus en ambos estudios se presentan en la Tabla 1.

Un análisis de la relación peso volumen en algunas especies de conchas utilizadas por C. compressus (Turbo saxosus, T. fluctuosus, Thais biserialis, Thais melones, Acanthina sp.) no reflejó diferencias interespecíficas entre las relaciones de ambas variables (Ball 1972).

### 1.3.2 ELECCION DE CONCHAS

Abrams (1978) analizó los patrones de elección de conchas de Coenobita compressus. Se examinaron tres variables relacionadas con las conchas: tamaño, especie y condición de la concha. Encontró que la especie de concha más comunmente utilizada por los cangrejos era Merita scabricosta, usada con una frecuencia tres veces mayor que la especie que le seguía. Esta especie es también la más frecuentemente ocupada en estudios con cangrejos ermitaños marinos (Clibanarius albidigitus y Calcinus obscurus). Entre el

Tabla 1. Especies de conchas utilizadas por Coenobita compressus

ESPECIE	Ball 1972 Panamá, Costa Rica	Abrams 1978 Costa Pacifico desde Ecuador hasta Baja California
<u>Nerita scabricosta</u>	*	*
<u>Nerita funiculata</u>	*	*
<u>Turbo saxosus</u>	*	*
<u>Polinices sp.</u>	*	*
<u>Thais melones</u>	*	*
<u>Thais biserialis</u>	*	*
<u>Leucozonia cerata</u>	*	
<u>Planaxis planicostatus</u>	*	
<u>Muricanthus sp.</u>	*	
<u>Latirus mediamericus</u>	*	
<u>Cantharus ringens</u>	*	
<u>Bursa sp.</u>	*	
<u>Natica sp.</u>	*	*
<u>Solenosteira fusiformis</u>	*	
<u>Bulla punctuculata</u>	*	
<u>Nassarius versicolor</u>	*	
<u>Cerithidea valida</u>	*	
<u>Modulus catenulatus</u>	*	
<u>Littorina zebra</u>	*	*
<u>Cerithium stercusmuscar</u>	*	
<u>Opeatostoma pseudodon</u>	*	*
<u>Purpura sp.</u>	*	
<u>Neritina sp.</u>	*	
<u>Murex sp.</u>	*	
<u>Cerithium adustum</u>	*	
<u>Astraea sp.</u>	*	
<u>Acanthina brevidentata</u>	*	
<u>Strombus gracilior</u>	*	
<u>Turbo fluctuosus</u>		*
<u>Littorina sp.</u>		*
<u>Acanthina sp.</u>		*
<u>Bulla sp.</u>		*
<u>Purpura patula</u>		*
<u>Harpa crenata</u>		*
<u>Malea ringens</u>		*
<u>Thais kiosquiformis</u>		*
<u>Thais speciosa</u>		*
<u>Cantharus sp.</u>		*
<u>Latirus sp.</u>		*
<u>Cerithium sp.</u>		*
<u>Cymatium parthenopeum</u>		*
<u>Muricid sp.</u>		*
	28	23 Total 42

1% y el 2% de las conchas elegidas presentaron perforaciones y algunas de ellas contenían en su interior algas verdes que no parecían afectar la calidad de la concha. La mayoría de las conchas utilizadas por C. compressus mostraron algún tipo de modificación; de hecho, el peso de las conchas usadas era en promedio menor que el de las no usadas. Muchas de las conchas de Nerita scabricosta ocupadas por cangrejos en una de las localidades de estudio fueron significativamente mayores que cualquiera de las existentes en la misma área, lo que sugiere una permanencia de varios años.

En experimentos de elección de concha, Abrams (1978) demostró que la preferencia por Nerita sp. es independiente de la concha ocupada previamente, y que la preferencia por una especie es más fuerte que la elección de un tamaño. Experimentos presentando conchas nuevas y usadas demostraron que existe una fuerte selección que opera en contra de que los individuos elijan conchas sin uso previo. La aparente ventaja de la modificación de la concha se centra en la generación de más espacio para el ocupante por la abrasión generada por los ocupantes anteriores.

Los estudios arriba citados son los únicos que analizan la elección de concha en el género Coenobita. Ninguno aclara las razones por las que los individuos eligen una concha en particular dentro de un espectro de especies. Esta pregunta permite sondear los patrones de optimización que se supone, operan sobre los seres vivos.

#### 1.4 ZONA DE ESTUDIO

La Isla Isabel se encuentra frente a las costas de Nayarit a los 21° 52' 30" de latitud Norte y a los 105° 54' de longitud Oeste. Se encuentra a 28 kilómetros del continente en línea recta, y a 72.5 Km de San Blas, el más importante de los puertos cercanos. Su forma es irregular con su eje principal orientado hacia el NW-SE que mide 1807 m. Su anchura en la parte media es de 696 m y su superficie se estima en 983,436 m<sup>2</sup> (Gaviño y Uribe 1978).

La isla es volcánica y surgió como producto de fracturas producidas por movimientos tectónicos. Su origen se remonta al cuaternario (Ruiz 1977). Su clima es similar al de la costa vecina, que corresponde según la clasificación de Koppen modificada por García al tipo AW (cálido húmedo con lluvias en verano) presentándose precipitaciones entre los meses de junio y septiembre (Gaviño y Uribe 1978). Destaca dentro del relieve de la isla la presencia de un profundo cráter central hacia la mitad sur de la isla, en el cual se ha formado una laguna de agua alcalina producto del escurrimiento del agua de lluvia. Tiene una profundidad de 20 metros, una salinidad de 54‰ y fondo fangoso (Gaviño y Uribe 1978).

La isla cuenta con cuatro playas arenosas: "Bahía Tiburoneiros" de 125 metros de largo, situada al Sur, "Playa Iguanas" de 25 m, al SSE, "Playa del Ocaso" de 120 m al SW, y "Playa de las Monas" de 325 m al Este (Canela 1991).

El bosque caducifolio cubre el 70 % de la isla y el ruache (Crataeva tapia) es el árbol dominante. Se observan pequeños manchones de papelillo (Euphorbia schlechtendalii) y algunas

especies de gramíneas que cubren la porción restante de la isla distribuyéndose en depresiones y a lo largo de la periferia. Se han introducido algunas plantas como caña de azúcar, plátano, piña, papaya y limón que en su totalidad cubren una proporción minoritaria de la superficie de la isla (Canela 1991).

En la isla habitan 9 especies de aves que pertenecen a 5 familias; 4 son residentes y 5 migratorias. En la isla viven 6 especies de reptiles y una de anfibios, más 2 especies de mamíferos que han sido introducidos (Canela 1991).

No existen trabajos en los que se reporte de manera sistemática la presencia del abundante número de invertebrados terrestres que habitan la isla. Gaviño y Ruiz (1978), dentro de sus recomendaciones para investigaciones biológicas, sugirieron la realización de un inventario de invertebrados terrestres, argumentando que estos son de interés fundamental para el conocimiento ecológico de la isla.

## 2 OBJETIVOS Y PREDICCIONES

El marco hipotético de este trabajo se basa en el supuesto de que los cangrejos ermitaños eligen la concha que utilizan de manera óptima como resultado de las presiones de selección propias del sistema que habitan y que esta elección tiene un efecto en su éxito reproductivo.

Diversas investigaciones han demostrado, de manera independiente, la importancia del peso y el volumen de las conchas seleccionadas con relación al tamaño del individuo que realiza la elección. Sorprendentemente se ha ignorado la relación entre ambas variables en comparaciones interespecíficas de cangrejos. Si una especie de concha ofrece ventajas al individuo que la usa en términos de peso y volumen, podríamos esperar que la selección natural impusiera la evolución de una conducta de elección de dicha especie dentro de un espectro de posibles alternativas subóptimas.

Resulta intuitivamente clara la ventaja que representa la elección de conchas con un volumen interno que le permita al organismo, protección contra la desecación y la depredación. Si el volumen se mantiene constante el peso de la concha se convierte en una variable de gran importancia. Los individuos invierten energía en el acarreo de las conchas y éste es uno de los costos más obvios que resultan de su comportamiento de elección de concha. Evidentemente, el gasto de energía será una función directa de la masa que transportan. Si modelamos de manera muy simple la relación óptima entre el volumen y el peso, ésta debe orientarse hacia una minimización del peso dado un volumen cons-

tante de la concha (Fig. 2). Esto implicaría que el cociente resultante de la división del peso entre el volumen de cada concha (al que en adelante llamaré índice de relación ó IR), debería tender a un valor mínimo en conchas óptimas.

El objetivo de este trabajo es determinar si el cangrejo ermitaño Coenobita compressus elige, dentro de una serie de opciones, la especie de concha que le brinda un beneficio máximo en términos de peso y volumen de acuerdo a las presiones de selección a las que se enfrenta en Isla Isabel. Además se describen los hábitos, distribución y ciclos reproductivos de C. compressus durante las estaciones de secas (febrero) y de lluvias (julio) en isla Isabel, Nayarit.

En ese marco y suponiendo que las conchas representan un recurso limitado para la población de cangrejos, las predicciones que se desprenden son las siguientes:

- a) En condiciones de campo los cangrejos ermitaños ocuparán con mayor frecuencia las especies de concha con el menor índice de relación (IR)
- b) En pruebas de libre acceso en el laboratorio, la selección de conchas repetirá el patrón de los resultados de campo.
- c) Al alterar el peso de la especie con menor IR, se modificará la preferencia de los cangrejos en pruebas de libre acceso bajo condiciones de laboratorio.



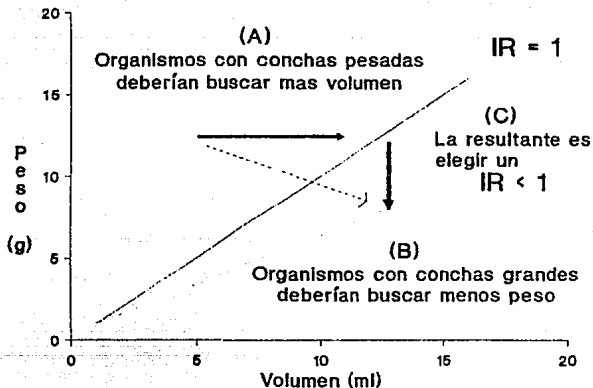


Fig. 2 Decisiones para elegir concha en el cangrejo ermitaño Coenobita compressus en función del peso y volumen. En la zona A, los organismos se benefician si obtienen un mayor volumen. En la zona B los organismos se benefician si obtienen un menor peso. La resultante C indica una concha con valores de IR menores a 1 (los valores son hipotéticos).

### 3 METODOS

#### 3.1 TRABAJO DE CAMPO I (ENERO)

Durante el período comprendido entre el 28 y el 31 de enero de 1991 en Isla Isabel, Nayarit se registró el uso de la concha en 297 individuos de Coenobita compressus. Para cada individuo se midieron las siguientes variables: peso individual ( $w_i$ ), sexo ( $se$ ), especie de la concha ocupada ( $sp$ ), peso de la concha ( $wc$ ) y volumen de la concha ( $vc$ ).

Los individuos fueron colectados sin ningún criterio de selección en la Playa de las "Monas" al NE de la isla. Esta playa durante el período de estudio tenía una longitud de 165 metros y una anchura de 29 metros desde el punto de marea alta hasta los límites de la vegetación (Fig. 3). Los individuos y las conchas, fueron pesados con una balanza electrónica Ohaus ( $\pm 0.05g$ ) y se sexaron de acuerdo a la posición de los poros genitales. Las diferentes especies de conchas disponibles en la isla fueron identificadas en el Laboratorio de Malacología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. El volumen de la concha se determinó por desplazamiento volumétrico de agua utilizando pipetas de vidrio graduadas (precisión  $\pm 0.05ml$  y  $\pm 0.5ml$ ). Las colectas se realizaron diariamente a partir de las 18:00 horas. Los organismos fueron liberados a la mañana siguiente después de ser medidos. Para extraerlos de su concha, los cangrejos fueron tomados del primer par de apéndices y jalados suavemente.

Se realizaron observaciones ad libitum de la actividad de los cangrejos a lo largo del día y se recorrió la playa de las Monas en toda su extensión el día 30 de enero a las doce del día

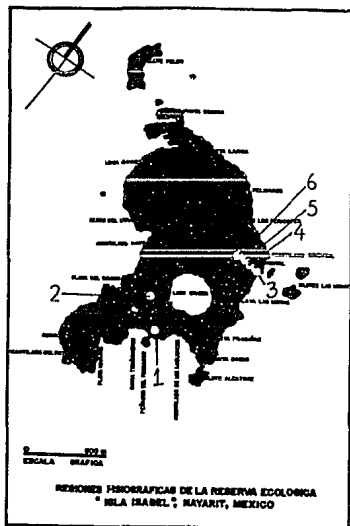


Fig. 3. Isla Isabel, Nayarit. Playa de los pescadores (1); platanar (2); playa de las Monas (3); transecto 1 (4); transecto 2 (5); transecto 3 (6).

para realizar un registro de la abundancia de conchas vacías disponibles.

### 3.2. EXPERIMENTO I

Para poner a prueba las preferencias de los cangrejos enfrentados a las tres especies de concha más utilizadas, se colectaron, en la misma época y localidad, 241 cangrejos. En el laboratorio, los cangrejos fueron mantenidos en una pecera de vidrio (100 cm de largo, 58 cm de alto y 24 cm de ancho) con una capa de arena de 12 cm de alto, y fueron alimentados con fruta de semanalmente. La humedad se mantuvo agregando semanalmente agua de mar en la pecera. Cada individuo experimental fue sacado de su concha, sexado y pesado. Para este procedimiento se utilizó una balanza analítica Sartorius ( $\pm 0.005$  g). Solamente los pesos registrados en esta balanza se utilizaron para medir el IR. Se utilizó una marca adherible numerada e inocua, diseñada para trabajos con abejas, para identificar las conchas y los individuos.

Para las pruebas de libre acceso se utilizaron cajas de plástico opaco (20.5 cm de largo, 9 cm de alto y 14 cm de ancho) con una capa de arena de 2 cm, para colocar 3 conchas alterando el acomodo en cada prueba para evitar efectos de orden: una de Nerita scabricosta, otra de Thais spacirosa y otra de Cerithium browni. El volumen de las conchas fué igual o lo más parecido posible al de la concha ocupada originalmente por el individuo puesto a prueba (ver apéndice). La concha original del individuo no se incluyó en el experimento.

A las 18:00 horas se colocó a cada individuo desnudo (sin

concha) dentro de la caja en un punto equidistante a las tres conchas (Fig 4). Se tapó la caja y 24 horas después se registró la especie de concha seleccionada por el cangrejo depositándolo posteriormente en una pecera aislada. Cada individuo participó en sólo un experimento. Se realizaron 51 réplicas de esta prueba en cinco sesiones.

### 3.2 EXPERIMENTO II

Para poner a prueba la predicción de que los cangrejos seleccionan su concha a partir de la relación entre peso y volumen se aumentó el peso de N. scabricosta hasta hacerlo igual al de T. speciosa por medio de plastilina epoxica. En cada caja experimental se colocaron dos conchas; una de N. scabricosta y otra de T. speciosa (C. browni se descartó con base en los resultados del experimento I). La plastilina se aplicó procurando seguir la arquitectura de la concha. Se repitió la metodología del experimento I y después de 24 horas se registró la concha seleccionada. Se realizaron 50 réplicas de esta prueba en 7 sesiones, utilizando individuos que no tenían experiencia en la prueba.

### 3.3 TRABAJO DE CAMPO II (JULIO)

Durante el período comprendido entre el 22 y el 25 de julio de 1991 se registró el sexo y el peso de los individuos y el peso y volumen de las conchas en 407 individuos de Coenobita compressus, además de la condición ovígera (Ho) de las hembras en esta época del año.

Para el muestreo se definieron 6 zonas de la isla en función de la abundancia de cangrejos: (1) La Bahía de los pescadores al



Fig. 4 Montaje del experimento I. Las conchas pertenecen de izquierda a derecha a: Thais speciosa , Cerithium browni y Nerita scabricosta.

SW de la isla, 2 metros arriba del punto más alto de marea; (2) El Platanar, un claro rodeado de plantas de plátano que se encuentra aproximadamente a 200 metros del lago cráter; (3) la playa de Las Monas al NE, a 25 metros arriba del nivel más alto de marea, punto desde el que se trazó un transecto en dirección NW con 3 estaciones, con una distancia de 25 metros entre cada una de ellas (4,5,6; Fig. 3).

En cada zona se colocó un cebo de harina de trigo en un cuadrado de 30 cm por lado para atraer a los cangrejos. Los cebos fueron colocados a las 17:00. A las 19:00 se recolectaron todos los individuos presentes en un radio de 2 metros del cebo. Los individuos se liberaron al siguiente día a las 14:00 después de tomar los datos pertinentes.

#### 4 RESULTADOS

##### 4.1 TRABAJO DE CAMPO I (ENERO)

ELECCION DE LA CONCHA.- Los 538 cangrejos analizados fueron hallados ocupando 11 especies diferentes de conchas, 7 de ellas no descritas en trabajos previos de esta especie (Abrams 1978, Ball 1982; Tabla 2). La especie de concha usada con más frecuencia por Coenobita compressus fue Nerita scabricosta, ocupada por el 42% de los individuos analizados. Thais speciosa (29%) y Cerithium browni (9%) contribuyeron con otro 38%. El resto de las especies de conchas se distribuyeron el 22 % restante. Machos y hembras mostraron preferencias similares ( $X^2 = 14.2$ ; g.l.= 10;  $p > 0.05$ ). Los individuos que seleccionaron N. scabricosta y T. speciosa presentaron el mismo promedio de peso. Los cangrejos que ocuparon C. browni fueron más ligeros que los que usaron N. scabricosta y T. speciosa (Tabla 3).

VARIABLES DE LAS CONCHAS.- Los individuos que ocuparon conchas de N. scabricosta presentaron el mayor coeficiente de correlación entre su peso individual y el peso de la concha. En promedio, las conchas de N. scabricosta fueron dos tercios más ligeras que las de T. speciosa, aunque el volumen promedio fue similar en las tres especies. Las regresiones lineales entre el peso y el volumen de las conchas por especie, indicaron que N. scabricosta tuvo el coeficiente de correlación más alto; en consecuencia ésta especie presentó en promedio el menor IR (Tabla 3; Fig. 5).

INFORMACION DESCRIPTIVA.- Los cangrejos habitualmente, permanecieron escondidos entre las rocas y los troncos o enterrados en



Tabla 2. Especies de conchas utilizadas (frecuencia absoluta y %) por Coenobita compressus en Isla Isabel, Nayarit en la época de secas (febrero) y de lluvias (julio) (N=945).

ESPECIE	ENERO		JULIO		(*)
	FREC.	%	FREC.	%	
<u>Nerita scabricosta</u>	229	42.5	267	65.6	
<u>Thais speciosa</u>	151	28.0	81	19.9	
<u>Cerithium browni</u>	52	9.5	5	1.0	*
<u>Cerithium stercusmuscarum</u>	25	4.6	5	1.0	
<u>Cantharus sanguinolentum</u>	23	4.2	2	0.04	*
<u>Polinices uber</u>	18	3.3	12	2.9	*
<u>Murex recurvirostris</u>	16	2.9	15	3.6	*
<u>Cantharus berryi</u>	13	2.4	3	0.07	*
<u>Solenonosteira gatesi</u>	5	0.09	2	0.04	*
<u>Bursa nana</u>	3	0.05	5	1.0	*
<u>Thais biserialis</u>	3	0.05	10	2.4	
TOTAL	538	100	407	100	

(\*) Especie no descrita en trabajos previos de uso de conchas en Coenobita compressus.

Tabla 3. Peso promedio de las conchas (wc); volumen medio de las conchas (vc); coeficiente de correlación de la regresión entre peso y volumen de la concha; cociente del peso y el volumen (wc/vc); peso promedio de los individuos; y coeficiente de correlación de la regresión entre peso individual y volumen de la concha para individuos de Coenobita compressus ocupando tres especies de gasterópodos.

ESPECIE	(wc) (g)	(vc) (ml)	r <sup>2</sup> wc vs vc	(wc/vc)	N	(wi) (g)	r <sup>2</sup> wi vs vc	N̄
<u>N. scabricosta</u>	1.5	1.2	0.69*	1.3#	158	1.6	0.74*	117
(d.e.)	1.3	1.1		0.72		1.1		
<u>T. speciosa</u>	3.6	1.2	0.16	3.3#	97	1.6	0.04	79
(d.e.)	2.1	0.60		1.8		0.7		
<u>C. browni</u>	2.8	0.84	0.25	4.2#	48	1.1	0.28	34
(d.e.)	2.5	0.53		2.8		0.3		

N̄ Los valores de (wi) y (wi) vs (wc), se obtuvieron con datos registrados en febrero de 1991.

\* p < 0.05 (Parsons)

# Diferencias significativas (Anova dos vías, p < 0.05), entre todas las especies.

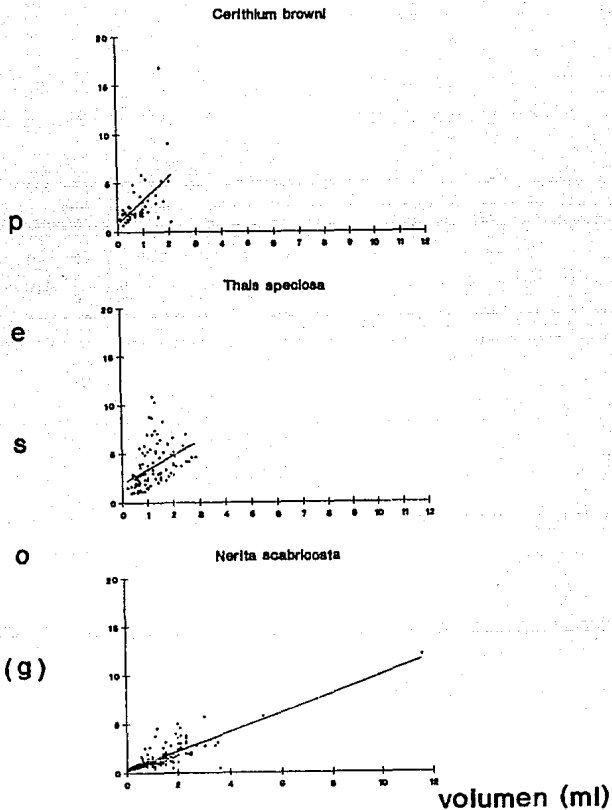


Fig. 5 Relación entre el volumen interno y el peso de la concha en *Cerithium browni*, *Thais speciosa* y *Nerita scabricosta*. Nótese que la pendiente que corresponde a un IR menor se encuentra en *N. scabricosta*.

la arena durante prácticamente todo el día, y alrededor de las 18:00 horas salían de sus refugios en busca de alimento.

Respecto a la disponibilidad de conchas vacías, durante un recorrido en la playa de las Monas, se encontraron únicamente 5 conchas vacías. Tres de ellas estaban obstruidas por fragmentos de roca y las dos restantes con partes faltantes en la columnela.

#### 4.2 EXPERIMENTO I

En la prueba de oferta de conchas, los cangrejos eligieron principalmente conchas de N. scabricosta la especie más frecuentemente usada. T. speciosa y C. browni fueron significativamente menos preferidas ( $X^2 = 50.2$ ; g.l. = 2;  $p < 0.001$ ; Tabla 4).

#### 4.3 EXPERIMENTO II

Al igualar la relación de peso-volumen de N. scabricosta y T. speciosa, los cangrejos no mostraron preferencias por N. scabricosta como en el experimento I. La frecuencia de elección de ambas especies no difirió significativamente ( $X^2 = 2$ ; g.l. = 1;  $p > 0.1$ ; Tabla 4).

De 136 cangrejos mantenidos durante un periodo de 60 días en la pecera original, 66 cambiaron de concha, 11 de ellos sin que se pudiera conocer la identidad de las conchas por haberse perdido las marcas (Tabla 5). La población en cautiverio fue experimentando reducciones en su tamaño a lo largo del tiempo ya que los individuos experimentales fueron extraídos de esa pecera.

#### 4.4 TRABAJO DE CAMPO II (JULIO)

Durante el trabajo de campo y para cada cangrejo, se registraron el sexo y peso individuales, la especie de concha usada,

Tabla 4. Número de conchas elegidas en experimentos de libre acceso.

E X P E R I M E N T O I		E X P E R I M E N T O II	
ESPECIE	ELECCION	ELECCION	
<u>N. scabricosta</u>	40	20	
<u>T. speciosa</u>	11	30	
<u>C. browni</u>	0	--	
TOTAL	51	50	

Tabla 5. Intercambio de conchas en condiciones de laboratorio por Coenobita compressus.

CAMBIO A:	ESPECIE ELEGIDA	N	TOTAL
≠/≠ ESPECIE CON < PESO	N. <u>scabricosta</u>	3	
	T. <u>speciosa</u>	10	
	C. <u>browni</u>	1	
	Otras	5	19
≠/≠ ESPECIE CON > PESO	N. <u>scabricosta</u>	9	
	T. <u>speciosa</u>	2	
	C. <u>browni</u>	3	16
	Otras	2	
== ESPECIE CON < PESO		8	8
== ESPECIE CON > PESO		14	14
NO IDENTIFICADOS		11	11
TOTAL			68

su volumen y la condición ovígera de las hembras en 407 individuos que ocupaban 6 zonas de la isla, 167 machos y 241 hembras, de las cuales 119 (49.3%) se encontraron en estado ovígero (Tabla 6). Nuevamente la especie de concha ocupada con mayor frecuencia fue N. scabricosta, (267 individuos, 65.6%); 81 individuos (19.9%) ocuparon T. speciosa y únicamente 5 (0.01%) utilizaron C. browni (Tabla 2).

En el transecto, desde la playa de las Monas hasta la Estación 3, se encontró que la máxima abundancia de individuos se presentó en la segunda estación, a 50 metros del mar, observándose una tendencia no cuantificada a la disminución del número de individuos colectados con relación al aumento de la distancia a la playa (Tabla 6). Hubo variación en el peso de los individuos y en el peso y el volumen de las conchas usadas en la zona de platanar. Allí los individuos fueron mayores que en el resto de las zonas y la mayoría (87%) fueron hembras ovígeras. En la medida que los individuos se encontraron más lejos de un cuerpo acuático, aumentó la cantidad de hembras ovígeras en la muestra (Tabla 7). La proporción de hembras ovígeras fue mayor en individuos ocupando conchas de N. scabricosta (0.60) que la encontrada en los ocupantes de T. speciosa (0.18;  $\chi^2=25.6$ ; g.l. = 1;  $p < 0.001$ ; Tabla 7).

Se encontraron 15 individuos ocupando conchas de Murex recurvirostris, 8 de ellos hembras, de las cuales 7 (87.5 %) se encontraban en condición ovígera. Destaca el hecho de que éstas conchas albergaron a los individuos más grandes de la muestra con un peso individual promedio de 16.9 g (d.e. = 7.9). Las conchas pesaron en promedio 19.1 g (d.e.=10.9) con un volumen promedio

Tabla 6. Frecuencia de machos (M), hembras (H), hembras ovígeras (Ho), peso promedio individual (wi), peso promedio de la concha (wc), volumen medio de la concha (vc), y proporción de hembras ovígeras (Ho/H) en 6 zonas de isla Isabel, Nayarit.

	MONAS	Z O N A			PLATANAR	BAHIA	TOTAL
		1	2	3			
(N)	58	157	37	6	57	92	407
(M)	36	59	12	0	7	52	166
(H)	22	98	25	6	50	40	241
(Ho)	5	43	19	6	43	3	119
(Ho/H)	0.23	0.44	0.76	1	0.86	0.075	0.49
wi $\bar{X}$	5.6	5.0	5.0	5.3	11.5	3.9	5.7
d.e.	(4.1)	(3.8)	(2.8)	(2.6)	(5.1)	(3.5)	(4.7)
wc $\bar{X}$	3.6	4.8	4.4	3.8	9.1	3.0	4.8
d.e.	(2.1)	(4.3)	(2.5)	(2.1)	(5.4)	(2.2)	(4.3)
vc $\bar{X}$	2.8	3.2	3.3	3.8	7.4	2.2	3.5
d.e.	(1.9)	(2.3)	(1.7)	(1.4)	(3.6)	(2.0)	(3.2)



Tabla 7. Datos comparativos de frecuencia (n), número de hembras (H), hembras ovígeras (Ho), proporción de hembras ovígeras (Ho/H), peso promedio individual (wi), peso promedio de la concha (wc), y volumen medio de la concha (vc) en 6 zonas de Isla Isabel Nayarit para individuos ocupando conchas de:

Nerita scabricosta

					wi	wc	vc
	(n)	H	Ho	Ho/H	$\bar{X}$	$\bar{X}$	$\bar{X}$
MONAS (d.e.)	45	17	5	.29	5.6 (3.9)	3.3 (1.6)	2.9 (1.8)
TRANSECTO1 (d.e.)	93	59	35	.59	6.0 (4.0)	4.2 (2.5)	3.5 (2.2)
TRANSECTO2 (d.e.)	23	16	14	.87	5.2 (3.0)	3.5 (1.9)	3.3 (1.4)
TRANSECTO3 (d.e.)	5	5	5	1	5.8 (2.7)	4.0 (2.2)	4.1 (1.3)
PLATANAR (d.e.)	44	39	34	.87	9.6 (3.3)	7.2 (2.8)	5.9 (2.4)
BAHIA (d.e.)	57	23	3	.13	4.3 (4.0)	2.9 (2.3)	2.5 (2.3)
TOTAL (d.e.)	267	159	96	.60	6.1 (4.1)	4.2 (2.7)	3.6 (2.4)

Thais speciosa

MONAS (d.e.)	5	2	0	0	4.4 (2.2)	5.0 (1.0)	2.1 (0.6)
TRANSECTO1 (d.e.)	42	27	4	.14	2.8 (1.4)	4.7 (2.0)	2.1 (0.9)
TRANSECTO2 (d.e.)	9	7	4	.57	4.1 (1.4)	6.1 (1.9)	2.7 (0.7)
TRANSECTO3 (d.e.)	0	0	0	---	---	---	---
PLATANAR (d.e.)	3	3	1	.33	4.0 (0.8)	4.6 (1.2)	2.7 (0.7)
BAHIA (d.e.)	22	11	0	0	2.9 (1.5)	3.2 (1.6)	1.6 (0.7)
TOTAL (d.e.)	81	50	9	.18	3.1 (1.6)	4.5 (2.0)	2.0 (0.9)

de 13.5 ml (d.e.= 7.5), cifras muy por arriba de las registradas en las especies restantes.

En promedio, los individuos en N. scabricosta fueron más pesados que los que ocuparon T. speciosa y las conchas de N. scabricosta fueron ligeramente menos pesadas que las de T. speciosa, pero presentaron un volumen mayor (Tabla 7).

Se observó un número mayor de individuos comparados con la temporada de secas y se encontraron hembras ovígeras en contraste con la temporada de secas, en la cual ni una sola de las hembras registradas (N=295) acarrea huevos.

## 5 DISCUSION

Sorprendentemente y a pesar de la cantidad de estudios sobre elección de concha que se han realizado, los investigadores frecuentemente han ignorado las relaciones entre variables como el peso y volumen a nivel interespecífico. Se ha demostrado que en algunos casos el volumen de una especie de concha determina la elección (Grant 1963, Hazlett 1970a). Por otro lado hay investigaciones que sugieren que es el peso la variable que define la elección (Reese 1962). Hazlett (1970a) sugirió una posición negociada al afirmar que aquellos cangrejos que necesitan una concha mayor orientan su decisión de acuerdo al volumen de ésta y que los que necesitan una concha más pequeña deciden con base en el peso.

El peso y el volumen podrían ser variables cruciales en la relación costo-beneficio de un cangrejo ermitaño. No es difícil imaginar que el volumen, al determinar la capacidad de la concha para albergar un cangrejo y proveerle de un medio húmedo, sea de relevancia incuestionable. Por otro lado, el peso de la concha, determinado por el grosor de las paredes, podría ser fundamental en la protección contra la abrasión y la depredación. Por ello, un volumen o un peso diferentes al necesario podrían representar costos adicionales relevantes. En tal situación, es de esperar que la selección natural favorezca la capacidad de respuesta del cangrejo a la relación más redituable entre ambas variables como ocurre en C. compressus y su preferencia por N. scabricosta en la Isla Isabel. Podríamos predecir en condiciones de poca depredación y alta movilidad una preferencia por aquellas conchas que representen los menores valores en su relación peso-volumen.

Se ha reportado que los individuos del género Coenobita se mantienen en zonas alejadas del mar y pueden viajar varios kilómetros con el fin de aparearse y liberar sus larvas en el mar (Hazlett 1981). Consistentes con este reporte, los resultados de este trabajo indicaron que la cantidad de hembras ovígeras aumentó con la distancia al mar, y que la proporción de hembras ovígeras fue mayor en individuos ocupando conchas de N. scabricosta (Tabla 7). La alta movilidad de estos cangrejos podría imponer costos energéticos importantes sobre aquellos individuos que acarreen un peso mayor. Evidentemente en, en condiciones que requieren de alta movilidad, si dos conchas tienen el mismo volumen y una pesa menos que la otra, la última debería ser elegida. Si bien no se midieron los costos del peso excesivo, existe evidencia que indica que el aumento de peso en las conchas puede tener efectos negativos en el tamaño de puesta y el crecimiento de los cangrejos ermitaños (Bertness 1982).

De acuerdo con lo predicho, C. compressus fue hallado ocupando primariamente conchas de N. scabricosta (Tabla 2). Los resultados indicaron que esta especie es la que ofrece en promedio el menor peso para un volumen constante, este último similar al de las 2 especies elegidas en segundo y tercer lugar de frecuencia. Esto implica que el IR es menor en promedio en N. scabricosta que en las dos especies restantes (Fig 2; Tabla 3). Los individuos que eligieron esta especie no difirieron en tamaño de los que eligieron T. speciosa, indicando que los individuos que eligen N. scabricosta obtuvieron un volumen similar al de aquellos que eligen T. speciosa a un menor costo en el peso

(Tabla 3).

En apoyo a los resultados anteriores, el análisis de las correlaciones entre peso individual y peso de la concha, y entre peso de la concha y volumen por especie, mostraron relaciones significativas sólo en el caso de N. scabricosta (Tabla 3; Fig. 5). Como se demostró, C. compressus respondió a la relación peso-volumen, y una alta correlación entre ambas variables es consistente con este hallazgo. La relación peso-volumen en Merita scabricosta corresponde a la predicción cualitativa de la Fig. 2.

Los resultados de las pruebas de libre acceso confirmaron que existe un patrón consistente de elección sobre ejemplares de N. scabricosta (Tabla 4) más allá de la abundancia de esta especie y que la relación peso-volumen de la concha determinó de manera importante los procesos de elección en C. compressus. La modificación de la relación peso-volumen trajo como resultado cambios en los patrones de elección (Tabla 4). El hecho de que ningún individuo haya elegido ejemplares de C. browni en condiciones de libre acceso parece sugerir que ésta especie es elegida en el campo solo cuando la limitada abundancia de N. scabricosta obliga a los cangrejos a una elección subóptima.

El uso de conchas pesadas podría brindar protección contra organismos que rompen las conchas para depredar a los cangrejos (Abrams 1978). Sin embargo, en Isla Isabel aparentemente las presiones de depredación son bajas para los cangrejos. Un grupo de investigación de aves marinas ha realizado estancias promedio de 4 personas por tres meses al año durante 11 años y no ha registrado nunca un evento de depredación sobre los ermitaños.

Aparentemente los factores que podrían limitar la abundancia de ermitaños en Isla Isabel son la humedad ambiental y la cantidad de conchas disponibles en el sistema, más que la presencia de diversos depredadores. El hecho de que la proporción de hembras ovígeras que eligen N. scabricosta fuera mayor que en hembras eligiendo otras especies de conchas sugiere que las diversas especies de concha proveen diferentes ventajas reproductivas. Sin embargo no se sabe si esta asimetría se debe a la capacidad de N. scabricosta para retener humedad, a su relación peso-volumen o a alguna otra variable que promueva la fecundidad. Murex recurvirostris mantuvo el mayor número proporcional de hembras ovígeras. Sin embargo su abundancia es aparentemente muy pobre y su tamaño sólo permite que pueda ser usada por los individuos más grandes de la población.

Abrams (1978) demostró que en C. compressus la elección de N. scabricosta es independiente de la especie de concha ocupada previamente, y que existe una fuerte presión de selección para tomar conchas con uso previo aparentemente debido a la modificación del volumen por efecto del roce de los cangrejos. Una de las conclusiones centrales de Abrams (1978) es que en C. compressus la elección de una especie es más fuerte que la elección por un tamaño definido. Sin embargo, especie y tamaño no tienen que separarse necesariamente ya que podemos encontrar (como en el caso de este estudio), diferencias interespecíficas de tamaño en las conchas que determinarán que la elección de un tamaño particular redunde invariablemente en la elección de una especie diferente.

Nerita sp. no siempre es la especie seleccionada por sobre otras opciones, e inclusive se han demostrado desventajas asociadas a su uso. En pruebas de elección se ha demostrado que las especies de ermitaños Calcinus obscurus, Clibanarius albidigitus y Pagurus sp. eligen como última opción conchas de Nerita sp. dentro de un grupo de 6 especies de conchas (Bertness 1980).

Se ha demostrado que los cangrejos generalistas (Clibanarius zebra) de mayor talla, disminuyen su éxito reproductivo al usar conchas de Nerita sp. Paradójicamente son los individuos con mayor potencial de fertilización los que sufren esta pérdida ya que ocupan esta especie debido a que no existe otra opción más adecuada. Aparentemente el mecanismo involucrado en esta desventaja es una limitante en la capacidad de los individuos que ocupan Nerita sp. para ejecutar pautas precopulatorias debido a la arquitectura de la concha. En contraste, el cangrejo especialista Calcinus seurati utiliza casi exclusivamente conchas de Nerita sp., y no tiene ningún problema para ejecutar exitosamente los movimientos precopulatorios necesarios para estimular a las hembras (Hazlett 1988; 1989).

Los resultados en los experimentos de intercambio sugieren de manera cualitativa una frecuencia considerable de cambios de concha por parte de los cangrejos. Sin embargo el hecho de que el tamaño de la población no se mantuviera constante en condiciones de cautiverio permite interpretar solo de manera limitada estos resultados.

Lo mismo que en otras localidades (Ball 1972) los cangrejos presentaron actividad nocturna, posiblemente como un mecanismo para evitar desecación por altas temperaturas.

## 6 CONCLUSIONES

Nerita scabricosta fué la especie de concha:

- 1) más frecuentemente usada por Coenobita compressus.
- 2) con menor peso promedio para un volumen dado.
- 3) que mejor correlaciona su peso con el peso de los cangrejos.
- 4) con mayor correlación entre peso y volumen.
- 5) más frecuentemente elegida en pruebas de libre acceso (la modificación en su relación peso-volumen trajo como consecuencia un cambio en los patrones de elección).
- 6) Usada por un mayor número (y proporción) de hembras ovígeras.

Esta línea de resultados sugiere que Coenobita compressus elige preferentemente conchas de N. scabricosta no sólo por su abundancia (ver Bertnes 1980), sino porque posiblemente es la especie que le brinda en su contexto ecológico un beneficio máximo, lo que explicaría la evolución de mecanismos de elección en esta especie. El índice IR es sólo una herramienta a través de la cual se pueden generar predicciones. Sin embargo es necesario fijar cuantitativamente los límites dentro de los cuales se ubica una decisión óptima y determinar así los costos y beneficios. Conchas con valores muy pequeños de IR podrían no ser tan adecuadas debido a su fragilidad cuando la abrasión y la depredación por individuos que rompen conchas es alta.

Es menester en consecuencia modelar las relaciones y generar un mayor número de manipulaciones experimentales que permitan determinar procesos de optimización en estos cangrejos. Es necesario en trabajos futuros determinar de manera sistemática la posible depredación sobre C. compressus así como la disponibilidad de conchas, con el fin de complementar la información



sobre esta especie.

7 LITERATURA CITADA

- Abrams, P. (1978). Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab Coenobita compressus (H. Milne Edwards). *Oecologia* (Berlin). 34: 239-253.
- Abrams, P. (1980). Resource partitioning and interespecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* (Berlin). 46: 365-379.
- Alle, W. and Douglis, M. (1945). A dominance order in the hermit crab Pagurus longicarpus say. *Ecology*. 26 (4): 411-412.
- Bach, C.; Hazlett, B. and Rittschof, D. (1976). Effects of inter-specific competition on fitness of the hermit crab Clibanarius tricolor. *Ecology*. 57 (3): 579-586.
- Ball, E. (1972). Observations on the biology of the hermit crab, Coenobita compressus H. Milne Edwards (Decapoda; Anomura) on the west coast of the Americas. *Rev. Biol. Trop.* 20 (2): 265-273.
- Ball, E. and Haig, J. (1974). Hermit crabs from the tropical eastern Pacific. 1. Distribution, Color, and natural history of some common shallow-water species. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.* 73 (2): 95-104.
- Barnes, R.D. (1986). *Zoología de los Invertebrados*. Ed. Interamericana, México.
- Bailey, P. (1986). The feeding behaviour of a sit-and wait-predator, Ranatra dispar (Heteroptera:Nepidae): optimal foraging and feeding dynamics. *Oecologia*. 68: 291-297.

Bertness, M. (1980). Shell preference and utilization patterns in litoral hermit crabs of the bay of Panama. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 48: 1-16.

Bertness, M. (1981a). Conflicting advantages in resource utilization: the hermit crab housing dilemma. *American Naturalist.* 118: 432-437.

Bertness, M. (1981b). Competitive dynamics of a tropical hermit crab assemblage. *Ecology.* 62 (3): 751-761.

Bertness, M. (1981c). Interference, exploitation and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 49: 189-202.

Bertness, M. (1982). Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 64: 159-187.

Canela, J. (1991). Bases para el manejo de isla Isabel, Nayarit, México como un área natural protegida. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

Conover, M. (1976). The influence of some symbionts on the shell-selection behaviour of the hermit crabs, Pagurus pollicarpus and Pagurus pollicarpus. *Animal Behavior.* 24: 191-194.

Chace, F. (1972). Longevity of the western indian terrestrial hermit crab, Coenobita clypeatus (Herbst, 1791) (Decapoda Anomura). *Crustaceana.* 22 (3).

Childress, J. (1972). Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab. *Ecology*. 53 (5): 960-964.

Dowds, B. M. and Elwood, R. W. (1985). Shell wars II: the influence of relative size on decision made during hermit crabs shell fights. *Animal Behaviour*. 33: 649-656.

Dunham, D. and Tierney, A. (1983). The communicative cost of crypsis in a hermit crab Pagurus marshi. *Animal Behaviour*. 31: 783-787.

Elwood, R. W.; McClean, A. and Webb, L. (1979). The development of shell preferences by the hermit crab Pagurus bernhardus. *Animal Behaviour*. 27: 940-946.

Elwood, R. W. and Glass, C. W. (1981). Negotiation or aggression during shell fights of the hermit crab Pagurus bernardus. *Animal Behaviour*. 29: 1239-1244.

Elwood, R. W. and Stewart, A. (1985). The timing of decisions during shell investigation by the hermit crab, Pagurus bernardus. *Animal Behaviour*. 33: 620-627.

Fotheringham, N. (1976). Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*. 57: 570-578.

Gaviño, G. y Uribe, Z. (1978). Algunas observaciones ecológicas en la isla Isabel Nayarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM.

- Grant, W. (1963). Notes on the ecology and behavior of the hermit crab Pagurus acadianus. Ecology. 44 (4): 767-771.
- Haig, J.; Hopkins, T. and Scanland, T. (1970). The shallow water anomuran crab fauna of southwestern Baja California, México. Transactions of the San Diego Society of Natural History. 16 (2).
- Hazlett, B. (1966a). Factors affecting the aggressive behavior of the hermit crab Calcinus tibicen. Zeitschrift für Tierpsychologie. 6: 655-671.
- Hazlett, B. (1966b). Observations on the social behavior of the land hermit crab, Coenobita clypeatus (Herbst). Ecology. 47 (2): 316-317.
- Hazlett, B. (1970a). Tactile stimuli in the social behavior of Pagurus bernhardus (Decapoda, Paguridae). Behaviour. 36: 20-48.
- Hazlett, B. (1970b). The effect of shell size and weight on the agonistic behavior of a hermit crab. Zeitschrift für Tierpsychologie. 27 (3), 369-374.
- Hazlett, B. (1975). Orientation to shell movement by Clibanarius tricolor (Gibbes) (Decapoda, Anomura, Diogenidae). Crustaceana. 28 (3): 271-274.
- Hazlett, B. (1980). Patterns of information flow in the hermit crab Calcinus tibicen. Animal Behaviour. 28: 1024-1032.
- Hazlett, B. (1981a). Daily movements of the hermit crab Clibanarius vittatus. Bulletin of Marine Science. 31 (1): 177-183.

Hazlett, B. (1981b). The Behavioral ecology of hermit crabs. Ann Rev. Ecol. Syst. 12: 1-22.

Hazlett, B. (1983). Inter-specific negotiations: mutual gain in exchanges of a limiting resource. Animal Behaviour. 31: 160-163.

Hazlett, B. (1984a). Epibionts and shell utilization in two sympatric hermit crabs. Mar. Behav. Physiol. 11: 131-138.

Hazlett, B. (1984b). Variations in the pattern of shell exchange among hermit crabs. Animal Behaviour. 32-3: 934-935.

Hazlett, B. (1987a). Information transfer during shell exchange in the hermit crab Clibanarius antillensis. Animal Behaviour. 35: 218-226.

Hazlett, B. (1987b). Hermit crab shell exchange as a model system. Bulletin of Marine Science. 41: 99-107.

Hazlett, B. (1988). Behavioural plasticity as an adaptation to a variable environment. Behavioural adaptation to intertidal life. Behavioral Adaptation to Intertidal Life. Plenum Publishing Co.

Hazlett, B. (1989a). Shell exchanges in the hermit crab Calcinus tibicen. Animal Behaviour. 37: 104-111.

Hazlett, B. (1989b). Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. Behavioral Ecology and Sociobiology. 25: 119-128.

Hazlett, B. (1990). Shell exchange in Hawaiian hermit crabs. Pacific Science. 44 (4): 401-406.

Hazlett, B. y Provenzano, A. (1965). Development of behavior in laboratory reared hermit crabs. Bulletin of Marine Science. 15: 616-633.

Hodges, C. (1981). Optimal foraging in bumblebees: hunting by expectation. Animal Behaviour. 29: 1166-1171.

Jackson, N. W. and Elwood, R. W. (1989a). How animals make assessments: information gathering by the hermit crab Pagurus bernhardus. Animal Behaviour. 38: 951-957.

Jackson, N. W. and Elwood, R. D. (1989b). Memory of information gained during shell investigation by the hermit crab, Pagurus bernhardus. Animal Behaviour. 37: 529-534.

Kellog, C.W. (1977). Coexistence in hermit crab species ensemble. Biological Bulletin. 153: 133-144.

Krebs, J. and Davies N. (1987). An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications, England.

Li, K., Wettewep, J, and Hairston, N. (1985). Fish size, visual resolution and prey selectivity. Ecology. 65 (6): 1729-1735.

Lima, S., Valone, T., and Caraco, T. (1985). Foraging efficiency predation risk tradeoff in grey squirrels. Animal Behaviour. 33: 155-165.

Maynard Smith, J. (1978). Optimization theory in evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 31-56.

Meglitsch, P. A. (1972). Invertebrate Zoology. Oxford University Press, New York.

Monteforte, M. y Leija-Tristan, A. (1990). Asociaciones entre cangrejos ermitaños y conchas de moluscos gasterópodos en el Pacífico de Sudcalifornia. Revista de Biología Tropical. 38: 283-288.

Recher, H. (1966). Some aspects of the ecology of migrant shore-birds. Ecology. 47: 393-407.

Reese, E. S. (1963). The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. Behaviour. 21: 78-126.

Reese, E. (1969). Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. American Zoologist. 9 (2): 343-355

Ruiz, A. (1977). Algunos aspectos ecológicos de la isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM.

Shoup, J. (1968). Shell opening by crabs of the genus Calappa. Science. 160: 887-888.

Sih, A. (1980). Optimal Behavior: Can foragers balance two conflicting demands?. Science. 210: 1041-1042.

Snyderman, M. (1983). Optimal prey selection: the effects of food deprivation. Behaviour Analysis Letters. 3: 359-369.

Vance, R. (1972a). Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. Ecology. 53 (6): 1062-1074.



Vance, R. (1972b). The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology*. 53 (6): 1075-1083.

Ydenberg, R. y Bertram, D. (1989). Lack's clutch size hypothesis and brood enlargement studies on colonial sea birds. *Colonial Waterbirds*. 13: 134-137.

Apéndice . Datos del experimento de libre acceso. Sexo: 1 = macho,  
2 = hembra.

12 MARZO 1991

EXPERIMENTO I (1)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Cerithium</u>		<u>Nerita</u>		<u>Thais</u>		SELECC
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Thais</u>	2	1.70	3.13	1.1	5.38	1.1	1.54	1.6	5.47	1.1	<u>Nerita</u>
2	<u>Nerita</u>	2	1.05	1.16	1.0	5.81	1.0	.90	1.0	5.0	1.0	<u>Nerita</u>
3	<u>Nerita</u>	1	.54	.59	.65	1.99	0.4	1.11	.65	1.81	.65	<u>Nerita</u>
4	<u>Thais</u>	2	2.84	5.17	2.0	9.03	2.0	4.50	2.1	4.74	2.05	<u>Nerita</u>
5	<u>Nerita</u>	1	.62	.63	.5	1.85	.5	.95	.65	1.69	.55	<u>Nerita</u>
6	<u>Cerit</u>	1	.87	2.08	.75	4.12	.7	.74	.7	3.87	.75	<u>Nerita</u>
7	<u>Nerita</u>	1	1.93	1.97	1.7	1.49	1.3	1.69	1.8	3.33	1.7	<u>Nerita</u>
8	<u>Thais</u>	2	1.49	1.46	1.0	3.02	1.0	.78	.8	1.40	.95	<u>Thais</u>
9	<u>Thais</u>	1	.87	2.62	.9	2.21	.8	1.16	1.0	1.38	.9	<u>Nerita</u>
10	<u>Thais</u>	1	1.77	3.77	1.9	3.14	1.8	4.17	1.9	2.98	1.9	<u>Thais</u>

Nerita = 8

Thais = 2

15 MARZO 1991

## EXPERIMENTO I (2)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Cerithium</u>	<u>Nerita</u>	<u>Thais</u>	SELECC			
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO VOL	PESO VOL	PESO VOL	PESO VOL	PESO VOL	PESO VOL	
1	<u>Nerita</u>	1	1.74	1.30	1.7	1.49	1.6	1.79	1.6	3.3	1.7	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	2	1.48	1.28	1.5	3.23	1.2	.78	1.5	6.41	1.5	<u>Nerita</u>
3	<u>Thais</u>	1	3.50	7.28	1.9	3.14	1.8	1.02	1.8	2.98	1.9	<u>Thais</u>
4	<u>Nerita</u>	2	1.55	1.29	1.4	2.63	1.1	1.25	1.4	7.07	1.4	<u>Nerita</u>
5	<u>Nerita</u>	2	1.99	2.90	1.74	5.81	1.3	1.47	1.7	4.70	1.65	<u>Thais</u>
6	<u>Nerita</u>	2	.59	.7	.7	4.8	.6	1.11	.7	1.81	.6	<u>Nerita</u>
7	<u>Thais</u>	2	1.47	2.13	1.2	5.38	1.1	1.05	1.1	5.47	1.1	<u>Nerita</u>
8	<u>Thais</u>	2	1.87	4.93	1.6	1.67	1.7	1.66	1.3	2.23	1.7	<u>Nerita</u>
9	<u>Thais</u>	2	2.48	5.99	1.9	9.03	2.0	4.59	2.1	4.74	2.05	<u>Thais</u>
10	<u>Cantha</u>	1	.63	1.82	.5	1.85	.5	.95	.65	1.69	.55	<u>Nerita</u>
11	<u>Thais</u>	1	.41	.69	.3	.96	.3	.51	.35	1.62	.35	<u>Nerita</u>
12	<u>Cerit</u>	2	1.33	3.45	1.1	3.09	1.0	.90	1.0	8.80	1.1	<u>Nerita</u>

Nerita = 8      Thais = 4

18 MARZO 1991

## EXPERIMENTO I (3)

SUJETO EXPERIMENTAL						Cerithium		Nerita		Thais		SELECC
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Nerita</u>	2	2.85	2.49	1.7	5.81	1.3	1.47	1.7	4.70	1.65	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	1	.93	1.14	1.0	3.09	1.0	.90	1.0	8.80	1.1	<u>Nerita</u>
3	<u>Thais</u>	1	3.12	3.71	1.7	1.49	1.6	1.79	1.6	3.3	1.7	<u>Nerita</u>
4	<u>Nerita</u>	2	1.97	3.04	1.7	1.67	1.7	1.66	1.3	2.23	1.7	<u>Nerita+</u>
5	<u>Nerita</u>	1	1.12	1.48	1.3	5.38	1.1	1.05	1.1	5.47	1.1	<u>Nerita</u>
6	<u>Thais</u>	2	2.0	4.18	1.5	2.63	1.1	1.25	1.4	7.07	1.4	<u>Nerita</u>
7	<u>Thais</u>	1	1.85	10.45	1.7	3.14	1.8	1.02	1.8	2.98	1.9	<u>Thais</u>
8	<u>Nerita</u>	2	1.57	1.34	1.7	5.24	2.0	1.35	1.6	2.77	1.65	<u>Nerita</u>
9	<u>Nerita</u>	2	1.62	1.03	1.3	3.23	1.2	.78	1.5	6.41	1.5	<u>Nerita</u>
10	<u>Cerit</u>	2	.66	.52	.2	.96	.3	.51	.35	1.62	.35	<u>Thais</u>
11	<u>Solen</u>	1	.91	1.53	1.0	1.65	1.0	1.16	1.0	1.4	1.0	<u>Nerita</u>
12	<u>Thais</u>	2	1.45	2.25	1.3	3.61	.9	1.09	1.3	5.29	1.3	<u>Nerita</u>

Nerita = 9    Thais = 3

20 MARZO 1991

## EXPERIMENTO I (4)

SUJETO EXPERIMENTAL						Cerithium		Nerita		Thais		SELECC
CAJA	SP	SEXO (wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	PESO	VOL		
1	<u>Nerita</u>	1	2.41	1.86	1.8	3.14	1.8	1.02	1.8	2.98	1.9	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	2	1.58	.99	1.2	3.23	1.2	.78	1.5	6.41	1.5	<u>Nerita</u>
3	<u>Cerit s</u>	1	1.41	3.21	1.65	1.49	1.6	1.79	1.6	3.3	1.7	<u>Nerita</u>
4	<u>Thais</u>	2	.99	2.73	.95	2.30	1.0	.92	.9	1.51	.95	<u>Thais</u>
5	<u>Nerita</u>	2	.46	.67	.45	.96	.3	.51	.35	1.62	.35	<u>Nerita</u>
6	<u>Thais</u>	2	1.13	1.27	.90	2.10	.93	1.21	1.0	5.78	.9	<u>Nerita</u>
7	<u>Thais</u>	2	1.63	3.11	1.3	3.61	.90	1.09	1.3	5.29	1.3	<u>Nerita</u>
8	<u>Canth s</u>	2	1.0	1.02	.9	1.71	.9	1.15	1.0	5.11	.8	<u>Nerita</u>
9	<u>Nerita</u>	2	1.14	1.41	1.1	5.38	1.1	1.05	1.1	5.47	1.1	<u>Nerita</u>
10	<u>Nerita</u>	2	1.08	.96	.85	1.57	.7	1.07	.65	2.84	.8	<u>Nerita</u>
11	<u>Thais</u>	1	1.42	2.13	1.4	2.63	1.1	1.25	1.4	7.07	1.4	<u>Nerita</u>
12	<u>Nerita</u>	2	1.0	1.15	1.0	1.65	1.0	1.16	1.0	1.4	1.0	<u>Nerita</u>
13	<u>ThaisB</u>	1	1.69	1.20	1.0	3.09	1.0	.90	1.0	8.80	1.1	<u>Nerita</u>
14	<u>Nerita</u>	1	1.02	1.37	1.0	1.96	1.0	.65	1.0	3.75	1.0	<u>Nerita</u>

Nerita = 12      Thais = 2

21 MARZO 1991

## EXPERIMENTO I (5)

SUJETO EXPERIMENTAL						Cerithium		Nerita		Thais		SELECC
CAJA	SP	SEXO (wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	PESO	VOL		
1	<u>Thaisb</u>	1	2.48	2.79	1.4			.81	1.5	6.47	1.5	<u>Nerita</u>
2	<u>Nerita</u>	1	1.61	1.34	1.3			1.24	1.4	7.04	1.4	<u>Nerita</u>
3	<u>Nerita</u>	1	1.62	1.19	1.5			1.71	1.6	3.34	1.7	<u>Nerita</u>

Nerita = 3

26 MARZO 1991

## EXPERIMENTO II (1)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>		<u>Thais</u>	SELECCION	
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Thais</u>	2	2.88	2.93	1.9	1.07	1.8	3.08	1.9	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	1	1.82	1.56	1.7	1.71	1.6	3.34	1.7	<u>Nerita</u>
3	<u>Nerita</u>	1	.95	.64	1.0	.84	.9	1.44	1.95	<u>Thais</u>
4	<u>Nerita</u>	2	1.29	.81	1.3	1.09	1.35	5.32	1.3	<u>Thais</u>
5	<u>Thais</u>	1	1.71	2.47	1.3	1.24	1.4	7.04	1.4	<u>Thais</u>
6	<u>Nerita</u>	2	1.92	1.82	2.0	4.84	2.1	4.76	2.05	<u>Nerita</u>
7	<u>Bursa</u>	2	1.48	1.33	1.0	1.14	1.0	1.41	1.0	<u>Nerita</u>
8	<u>Nerita</u>	2	.85	1.06	2.0	.70	1.0	3.77	1.0	<u>Thais</u>

Nerita = 3    Thais = 5

1 ABRIL 1991

## EXPERIMENTO II (2)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>		<u>Thais</u>	SELECCION	
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Nerita</u>	1	1.95	1.86	1.4	1.24	1.4	7.04	1.4	<u>Thais</u>
2	<u>Thais</u>	2	1.05	1.63	.5	1.06	.65	2.86	.8	<u>Thais</u>
3	<u>Nerita</u>	2	1.07	1.06	.75	.79	.7	1.87	.6	<u>Nerita</u>
4	<u>Thais</u>	1	2.45	3.95	2.0	1.07	1.8	3.08	1.9	<u>Thais</u>
5	<u>Murex</u>	2	3.04	2.02	1.6	1.71	1.6	3.34	1.7	<u>Thais</u>
6	<u>Nerita</u>	2	1.45	3.79	1.1	1.05	1.1	5.55	1.1	<u>Nerita</u>
7	<u>Nerita</u>	2	1.42	4.54	1.2	.84	1.0	8.46	1.1	<u>Thais</u>

Nerita = 2    Thais = 5

2 ABRIL 1991

## EXPERIMENTO II (3)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>	<u>Thais</u>	SELECCION		
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Thais</u>	2	2.42	2.42	1.3	1.09	1.35	5.32	1.3	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	1	1.65	1.18	1.1	1.05	1.1	5.55	1.1	<u>Thais</u>
3	<u>Thais</u>	2	2.87	3.67	2.1	4.84	2.1	4.76	2.0	<u>Nerita</u>
4	<u>Thais</u>	1	.97	2.36	.6	.79	.7	1.87	.6	<u>Thais</u>
5	<u>Thais</u>	2	1.56	1.47	1.0	1.14	1.0	1.41	1.0	<u>Nerita</u>
6	<u>Nerita</u>	2	.49	.83	.5	.52	.35	.73	.35	<u>Nerita</u>
7	<u>Nerita</u>	2	.68	1.31	.8	.84	.9	1.44	.95	<u>Nerita</u>
8	<u>Thais</u>	1	1.83	2.65	1.8	1.07	1.8	3.08	1.9	<u>Thais</u>

Nerita = 4    Thais = 4

3 ABRIL 1991

## EXPERIMENTO II (4)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>	<u>Thais</u>	SELECCION		
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL	
1	<u>Nerita</u>	1	1.77	1.19	1.7	1.71	1.6	3.34	1.7	<u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	2	2.19	1.63	1.9	1.07	1.8	3.08	1.9	<u>Thais</u>
3	<u>Thais</u>	1	1.80	3.75	1.5	1.24	1.4	7.04	1.4	<u>Thais</u>
4	<u>Nerita</u>	2	2.41	2.56	2.1	4.84	2.1	4.76	2.0	<u>Nerita</u>

Nerita = 1    Thais = 3

8 ABRIL 1991

## EXPERIMENTO II (5)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>	<u>Thais</u>	SELECCION	
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL
1	<u>Thais</u>	2	1.23	2.0	.7	.79	.7	1.87	.6 <u>Thais</u>
2	<u>Nerita</u>	1	1.51	1.41	.85	.84	.9	1.44	.95 <u>Thais</u>
3	<u>Nerita</u>	1	.61	.78	.35	.52	.35	.73	.35 <u>Nerita</u>
4	<u>Thais b</u>	2	1.06	1.76	.6	1.06	.65	2.86	.8 <u>Nerita</u>
5	<u>Nerita</u>	2	1.86	1.91	1.8	1.07	1.8	3.08	1.9 <u>Thais</u>
6	<u>Nerita</u>	2	2.91	2.34	2.0	4.84	2.1	4.76	2.0 <u>Thais</u>
7	<u>Nerita</u>	1	1.63	1.99	1.5	.81	1.5	6.47	1.5 <u>Nerita</u>

Nerita = 3    Thais = 4

9 ABRIL 1991

## EXPERIMENTO II (6)

SUJETO EXPERIMENTAL						<u>Nerita</u>	<u>Thais</u>	SELECCION	
CAJA	SP	SEXO	(wi)	(wc)	(vc)	PESO	VOL	PESO	VOL
1	<u>Nerita</u>	2	2.84	3.93	1.9	4.84	2.1	4.76	2.05 <u>Nerita</u>
2	<u>Thais</u>	2	1.43	5.98	1.8	1.07	1.8	3.08	1.9 <u>Thais</u>
3	<u>Nerita</u>	2	.54	.59	.4	.52	.35	.73	.35 <u>Nerita</u>
4	<u>Thais</u>	1	.8	2.28	1.0	1.19	1.0	5.74	.9 <u>Thais</u>
5	<u>Nerita</u>	2	2.96	3.12	1.5	1.24	1.4	7.04	1.4 <u>Thais</u>
6	<u>Nerita</u>	2	1.23	1.19	.8	.84	.9	1.44	.95 <u>Thais</u>

Nerita = 2    Thais = 4



## AGRADECIMIENTOS

Estoy con mucho seguro, que los agradecimientos serán la parte más leída de este documento. Efectivamente solo los sinodales (que son una especie de mártires) y uno que otro despistado leerá por completo este trabajo. Por supuesto no hay amargura en mi comentario; es la descripción simple de un hecho real.

Este es el momento de agradecer y ello también implica riesgos ¿que tal si pasamos a alguien por alto? las consecuencias pueden ser funestas así que trataré de ser justo.

Este proyecto nació de una discusión con José Luis Osorno y originalmente formó parte de una serie de prácticas que diseñamos para un curso de conducta en la Facultad de Ciencias. José Luis aportó ideas constantes y novedosas, participó en la talacha experimental que era francamente tediosa y enriqueció la versión final del texto con comentarios muy agudos. El sabe que se lo agradezco mucho.

Constantino Macías realizó una revisión certera y británica de mi manuscrito. Se le ocurrió un modelo mejor que el mío y manifesté en todo momento una generosa comprensión en mis prisas por recibirme.

Mis sinodales se comportaron francamente a la altura de las circunstancias ¿que cuales circunstancias?. Revisar un trabajo de setenta cuartillas con esmero y pulcritud cosa que yo no hubiera hecho en condiciones similares. Ellos son: Miriam Benabib; Elva Escobar, Enriqueta Velarde, Irene Pisanty y Antonio García Cubas quien además identificó las especies de conchas utilizadas en la tesis. A todos ellos muchas gracias. Los alumnos de la materia Ecología de la Conducta en los semestres 91-1 y 91-2 realizaron

trabajo de colecta, marcaje y pesado su participación lo mismo que la de algunos "habitantes" de la isla como: Itzia Calixto, Leticia Durand y Cristina Rodríguez permitió que este trabajo terminara en este siglo.

La parte experimental del trabajo se realizó en el laboratorio de Conducta Animal del Centro de Ecología dirigido por Hugh Drummond. La Armada de México proveyó el transporte a la isla y SEDUE emitió los permisos correspondientes de visita, les agradezco mucho.

Mi amigo el maromero Aldi de Oyarzabal aceptó donosamente realizar el dibujo de la página 19, quedo en deuda con el y desde aquí me ofrezco como voluntario para participar en su trío de acrobatas, en correspondencia.

Finalmente ("last but not least") le voy a agradecer a mi familia. Como son muchos voy a tratar de ir en orden: mi esposa Georgina, que merece una especial mención por su extraordinaria capacidad para brindarme su apoyo; mis padres Estela y Fedro; mis hermanas Diana y Claudia y sus hijos (en consecuencia lógica mis sobrinos) Paola, Pamela y Fernando; mi cuñado Andrés que además me permitió imprimir en su máquina láser, mis suegros Virginia y Alejandro, los cuñados y sus cónyuges Virginia y Antonio, Alejandro y Lucía, Amelia y Sergio y; Alberto y Eduardo (que no son pareja como parecería sino mis cuñados solteros).

Tengo la enorme fortuna de tener muchos amigos desperdigados por aquí y por allá a todos ellos y a la familia que me faltó poner les digo, parafraseando al samurai de la canción... muy agradecido, muy agradecido y muy agradecido.