



**SELECCIÓN DE CONCHAS Y SU RELACIÓN CON LA  
LOCOMOCIÓN EN EL CANGREJO ERMITAÑO**  
*Calcinus tibicen* (Herbst, 1791)

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**MAESTRA EN CIENCIAS**  
**(Biología Marina)**

P R E S E N T A

**Biol. Araceli Argüelles Ticó**

Director de Tesis: Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

Comité Tutorial: Dr. Fernando Álvarez Noguera  
Dr. Sergio Cházaro Olvera  
Dr. Ramiro Román Contreras  
Dr. Xavier Chiappa Carrara

México, 2007.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

*A mi esposo, mi alma gemela, por que su presencia es la motivación que me impulsa a seguir creciendo. Gracias por creer en mí, por los sueños y metas compartidos, por la magia que creamos juntos. Por que todo cobra sentido solo a tu lado.*

*A mi madre, a Eva y Ernesto con amor  
A mi familia y amigos*

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Guillermina Alcaraz por darme la oportunidad de integrarme a su equipo de trabajo y por aceptar la dirección de este proyecto. Por que en muchas ocasiones fue su fe constante, apoyo y guía lo que me impulso a continuar a pesar de las complicaciones. Gracias por las pláticas, ideas, risas, por hacer de los “torturiales” (junto con el resto del comité) una experiencia más divertida que traumática. Por ir más allá de lo académico, por que tu amistad que es una de las cosas más valiosas que me llevo de esta experiencia.

Al Dr. Fernando Álvarez cuya influencia ha sido vital a lo largo de mi vida académica. Gracias por el apoyo para realizar todas las colectas, por sus enriquecedores puntos de vista, por su inmensa paciencia en cada cambio de proyecto. Por su GRAN sentido del humor, que durante este proceso nos salvo en momentos difíciles.

Al Dr. Sergio Cházaro por aceptar la revisión de esta tesis, aportando valiosos comentarios para la mejora de la misma. Por su comprensión y sensibilidad frente a los cambios que sufrió el proyecto durante este tiempo.

Al Dr. Ramiro Román y al Dr. Xavier Chiappa por la rapidez y facilidades otorgadas para la revisión del escrito y la realización de los trámites. Por todas las aportaciones, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Dr. Gerardo Rivas cuyos comentarios y sugerencias enriquecieron no solo este escrito, también mi formación académica y personal. Gracias por el apoyo desinteresado brindado a lo largo de este tiempo y sobretodo por su amistad, que es muy importante para mí.

Al C. a Dr. Jorge Contreras Garduño por sus valiosas ideas y en especial por compartir el entusiasmo por el estudio de los cangrejos ermitaños.

A la M. en C. Maribel Badillo por el apoyo técnico en el montaje de los sistemas respirométricos. Sin su ayuda no hubiera sido posible realizar las respirometrías.

Al M. en C. Sebastián Zúñiga por su asesoría en el manejo del equipo de laboratorio y su constante apoyo durante todo este proceso.

Al Sr. Jesús Sáenz por su contribución en el diseño y construcción de los respirómetros y de los sistemas experimentales.

A Chantal, Lupita, Diana y Gabriela, personal de la coordinación del ICMyL, por su paciencia, disposición y facilidades otorgadas para la realización de trámites durante mi estancia en el posgrado.

A los profesores Víctor García, Ma. Elena Camacho y Ángela, así como a los alumnos de la Escuela Tomás Alba Edison, por su ayuda durante una de las colectas de organismos en el área de estudio.

Al CONACYT y a la DGEP por las becas otorgadas, las cuales me permitieron realizar mis estudios de maestría.

Al PAPIIT (IN 211106) que financió parte de esta investigación.

A la Estación de Biología Los Tuxtlas por permitirme hacer uso de las instalaciones durante las colectas y por las facilidades otorgadas.

A mis compañeros del laboratorio de Ecofisiología: Guille, Cecy Vanegas, Cecy Robles, Karla, Luz, Susy, Shere, Seb, Maribel y Sara por las pláticas, comidas, reuniones, fiestas, piñatas y pastelitos. Por su amistad y apoyo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por TODO lo que me ha dado, por el orgullo de ser puma.

## CONTENIDO

INTRODUCCIÓN GENERAL	
Aspectos sobre la biología de los cangrejos ermitaños	2
Generalidades de los moluscos gasterópodos	5
Descripción de <i>Calcinus tibicen</i>	7
ÁREA DE ESTUDIO	10
CAPITULO I. Selección de conchas de gasterópodos por <i>C. tibicen</i>	
INTRODUCCIÓN	13
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	16
METODOLOGÍA	
Sitio de estudio y métodos de muestreo	17
Mantenimiento y aclimatación de los organismos	17
Identificación y registro merístico	18
Experimentos de preferencia	19
RESULTADOS	
Datos de campo	24
Experimentos de preferencia	29
DISCUSIÓN	40
CONCLUSIONES	47
CAPITULO II. Energética de <i>Calcinus tibicen</i> : Variaciones en los costos de locomoción al usar distintos tipos de concha	
INTRODUCCIÓN	48
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	51
METODOLOGÍA	
Costos en la locomoción de <i>Calcinus tibicen</i>	52
RESULTADOS	
Experimentos de locomoción	56
DISCUSIÓN	64
CONCLUSIONES	69
LITERATURA CITADA	70

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### Aspectos sobre la biología de los cangrejos ermitaños

Los crustáceos constituyen un grupo de artrópodos que debido a su plasticidad adaptativa han colonizando una gran variedad de ambientes, principalmente acuáticos. En él se incluyen formas que son conocidas comúnmente como cangrejos, langostas, langostinos, jaibas, camarones, acociles, percebes, pulgas de agua y cangrejos ermitaños. A estos últimos se les puede encontrar en agua dulce, salobre, marina o hipersalina, e incluso habitando el medio terrestre. En el ambiente marino los cangrejos ermitaños se distribuyen prácticamente en todos los hábitats presentes desde la zona supralitoral de la costa, hasta las porciones abisales oceánicas a una profundidad de 10,000 m., siendo en los mares tropicales donde han alcanzado su mayor diversificación (Valdéz, 2002).

Los cangrejos ermitaños pertenecen al infraorden Anomura. Son fácilmente reconocibles por tener un abdomen blando, calcificado débilmente y enrollado en espiral, que por lo común mantienen oculto dentro de una concha vacía de gasterópodo, aunque a veces lo protegen dentro de esponjas y diversos antozoos; los pleópodos o apéndices abdominales están en un sólo lado del abdomen. El cefalotórax es la única región calcificada y está dividido por el surco cervical; la parte anterior o escudo torácico está más calcificada mientras que el resto del exoesqueleto es membranoso. De los cinco pares de apéndices torácicos el primero es quelado, por lo general es fuerte y los apéndices que lo constituyen pueden ser asimétricos o similares en forma y tamaño; el segundo y el tercer par son ambulatorios, simples y no quelados; el cuarto y el quinto par están reducidos y ayudan al ermitaño a mantener la concha en su posición. Las antenas están ubicadas lateralmente a los ojos (Ingle, 1993; Valdéz, 2002).

Los cangrejos ermitaños son organismos muy activos, omnívoros, con tres modelos básicos de alimentación: detritívoros, filtradores o carroñeros macrófagos (Elwood y Neil, 1992). A su vez, estos crustáceos decápodos son una fuente importante de alimento para

algunos peces como *Gibbonsia elegans* y *G. metzi*, *Gobiesox maeandricus*, *Diodon hystrix* y *Rhacochilus vacca*, aves costeras, otros géneros de crustáceos como *Emerita*, *Hemigrapsus*, *Eriphia*, *Charadrius*, *Catoptrophorus*, *Cancer*, *Callinectes*, *Carcinus*, *Calappa*, *Gonodactylus* (Bertness, 1982) y moluscos, entre otros (Reese, 1969).

Los cangrejos ermitaños marinos tienden a presentar picos de actividad que pueden ser diurnos o nocturnos, dependiendo de la especie. Las agrupaciones durante la marea baja y la dispersión para alimentarse cuando la marea retorna, ocurre en varias especies. Snyder-Conn (1980) propone que este comportamiento aumenta la supervivencia e incrementa la resistencia al frío, a la desecación y al desplazamiento físico por efecto del oleaje.

Cerca de 40 ó 50 géneros de cangrejos ermitaños, con aproximadamente más de 700 especies, se cuentan entre los habitantes de la zona de mareas (Reese, 1969). La gran mayoría de estas especies pertenecen a las familias Diogenidae y Paguridae. El uso de conchas de gasterópodos y el comportamiento asociado a esta característica es la adaptación más importante de los anomuros para aprovechar el ambiente intermareal. Debido a que la concha les sirve de microhábitat reduciendo el estrés ambiental, además de funcionar como defensa contra los depredadores (Young, 1979).

La literatura provee evidencias múltiples y ejemplos de la importancia de las conchas de gasterópodos en la biología de los decápodos (Rittschof *et al.*, 1995). El ajuste y las características de la concha que ocupa un cangrejo ermitaño influyen en su vulnerabilidad a depredadores, su resistencia al estrés físico, la tasa de crecimiento, su consumo de energía, la obtención de cópulas, la fecundidad y su éxito reproductivo (Rittschof *et al.*, 1995). Las conchas que maximizan cualquiera de estos aspectos de adecuación, no necesariamente maximizan los otros parámetros (Bertness, 1982).

Los cangrejos no eligen las conchas al azar; de hecho, exhiben patrones conductuales asociados con la selección de la concha ya que son capaces de distinguir diversas variables morfológicas de las mismas (Kinosita y Okajima, 1968). Determinar los aspectos de la concha que el cangrejo ermitaño usa en la elección es difícil, debido a que las

principales características de la concha (peso, volumen interno, forma y dimensiones de la apertura) por lo general están relacionadas con otras variables ya sean bióticas o ambientales (Scully, 1983). Estas preferencias deben reflejar entonces los requerimientos ecológicos específicos de las distintas poblaciones de cangrejos ermitaños (Lively, 1988).

La clave para entender la mayor parte de las conductas de los cangrejos ermitaños relacionadas con el uso de conchas de gasterópodos, es determinar los factores ambientales que pueden influir en la preferencia por un tipo de concha particular, y aquellas variables que el cangrejo usa para seleccionar una concha sobre otra. Es debido a lo anterior que, tanto las especies de gasterópodos como su condición (por ejemplo si tiene fauna asociada o si la concha está dañada o rota), juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones de cangrejos ermitaños (Elwood y Neil, 1992). El tamaño poblacional de los decápodos está limitado, usualmente, por el suplemento de conchas vacantes (Vance, 1972a) mientras que el crecimiento, la morfología y la reproducción son afectados por el tamaño y la forma de las conchas disponibles (Fotheringham, 1976).

La mayoría de las áreas intermareales están habitadas por dos o más especies de cangrejos ermitaños (Scully, 1979). La coexistencia de estas especies en la misma zona implica que deben utilizar las mismas conchas disponibles en el ambiente. Esta observación resultó en un gran número de estudios de competencia por el recurso. Vance (1972a), por ejemplo, demostró que diferencias en la utilización del hábitat y en las especies de conchas preferidas por los cangrejos ermitaños explica la coexistencia de las distintas especies de anomuros en su sitio de estudio. Diversos autores han mencionado una distribución diferencial de las especies de decápodos a lo largo de la franja intermareal (Young, 1979; Bertness, 1980, 1982; Reese, 1969; Hazlett, 1966a) explicando el arreglo espacial de las poblaciones de cangrejos ermitaños como resultado de los efectos que el uso de la concha de gasterópodos tiene respecto al estrés ambiental, la depredación, la disponibilidad del recurso, la competencia, o una combinación de estos factores. La preferencia diferencial entre especies simpátricas de cangrejos ermitaños ilustra el conflicto de las demandas y presiones selectivas del hábitat donde cada especie es encontrada, y los beneficios contrastantes ofrecidos por las conchas disponibles en cada zona (Bertness, 1981a).

## Generalidades de los moluscos gasterópodos

La Clase Gastropoda es la más abundante en especies y la de mayor diversidad en el Phylum Mollusca. Los gasterópodos integran casi 40,000 especies vivas de hábitos terrestres, dulceacuícolas y marinos, muy adaptables ante el amplio rango de condiciones ambientales en los cuales se encuentran (Brusca y Brusca, 2003). Los moluscos gasterópodos varían desde caracoles con conchas externas y robustas, hasta endoparásitos vermiformes. Se clasifican en tres grupos principales: prosobranquios, opistobranquios y pulmonados, entre los cuales los primeros son los más numerosos. El cuerpo de los gasterópodos es asimétrico con una concha univalva, generalmente enrollada en espiral y partes blandas divididas en cabeza, pie, masa visceral y manto, más o menos diferenciadas (Hughes, 1986).

La concha se origina como producto de la secreción del epitelio superficial del manto. Posee tres capas: la más externa (periostraco) está constituida por conchiolina, de naturaleza córnea, de apariencia y consistencia variable que puede presentarse muy delgada y transparente hasta gruesa y fibrosa. Las capas intermedia (mesostraco) e interna (endostraco) son de naturaleza calcárea y se forman por procesos electroquímicos complejos; están integradas principalmente por carbonatos de magnesio, fósforo, sílice y calcio. El carbonato de calcio, que es su principal componente, se precipita en forma de aragonita y calcita. La precipitación de estas sales da lugar a las capas prismáticas, columelares, foliares o laminares que se integran a la concha en intervalos cíclicos, tanto en tamaño como en espesor y que resultan en una escultura que varía de acuerdo con el grupo de gasterópodos que se trate (Brusca y Brusca, 2003).

La concha de un gasterópodo esencialmente es un cono enroscado helicoidalmente con crecimiento espiral perpendicular al eje del cuerpo, que se refleja en incremento en el diámetro de las vueltas. Cada giro constituye una vuelta; si es en el sentido de las manecillas del reloj, la torsión se denomina dextrógira o dextrorsa, si se efectúa en sentido contrario, levógira o sinistrorsa (García-Cubas, 1981).

A la última vuelta del cuerpo, generalmente más grande, se le conoce como vuelta corporal y al resto de ella, espira. Las vueltas que suceden después y llegan al ápice son denominadas vueltas apicales. La unión o contacto entre dos vueltas forma la sutura y el límite que se aprecia superficialmente entre las dos vueltas se designa línea de sutura, que puede ser desde lisa o ligeramente marcada hasta acanalada o crenulada. La fusión de las vueltas en el interior origina una estructura llamada columela, que sigue la dirección del eje de la concha. Cuando la columela se extiende hacia delante formando un tubo o canal, se denomina canal sifonal (Hughes, 1986).

La abertura de la concha corresponde al orificio situado al final de la vuelta corporal, por medio del cual el animal extiende su cuerpo al exterior. Está delimitada en su contorno por el peristoma en el cual externamente se distingue un borde, labio externo o labro, formado por la prolongación más alargada de la concha; opuesto a él, sobre la pared interna de la abertura hay un labio interno o labium (García-Cubas *et al.*, 1994).

El ombligo es la depresión o hendidura de la concha, cercana a la columela, originada por la fusión incompleta de las vueltas en el final anterior o basal. En algunos casos el ombligo está cubierto por un depósito calcáreo, denominado callo umbilical. El opérculo es una placa córnea o calcárea adherida firmemente a la parte dorsal del pie; cuando el animal se retrae la abertura queda taponada como un mecanismo de protección (García-Cubas, 1981).

La superficie externa de las vueltas puede ser lisa u ornamentada con costillas, cordones, estrías, espinas, nódulos, tubérculos, etcétera. Existen dos tipos de ornamentaciones: la escultura axial, con elementos dispuestos paralelamente al eje de la concha, de sutura a sutura y la escultura espiral, que es perpendicular a la anterior en la misma dirección (Brusca y Brusca, 2003).

Con respecto a la forma, la concha de los gasterópodos presenta diversos tipos: pueden ser globosas, cónicas, fusiformes, turriculadas, etcétera. Esto depende del ángulo que se forma con relación al ápice; así, las globosas forman un ángulo de 100° mientras que

las turriculadas tienen uno inferior a 20° (García-Cubas *et al.*, 1994). El tamaño de las conchas de gasterópodos se puede clasificar en tres grupos: conchas pequeñas, que van de milímetros a un centímetro; medianas, miden hasta 3 centímetros; una concha de más de 3 centímetros se considera grande (García-Cubas *et al.*, 1994).

### **Descripción de *Calcinus tibicen***

**Ubicación taxonómica.** La clasificación de *C. tibicen*, de acuerdo a Bowman y Abele (1982), se presenta a continuación:

**Superclase** Crustacea Pennant, 1777  
**Clase** Malacostraca Latreille, 1806  
**Subclase** Eumalacostraca Grobben, 1892  
**Superorden** Eucarida Calman, 1904  
**Orden** Decapoda Latreille, 1803  
**Suborden** Pleocyemata Burkenroad, 1963  
**Infraorden** Anomura H. Milne Edwards, 1832  
**Superfamilia** Coenobitoidea Dana, 1851  
**Familia** Diogenidae Ortmann, 1892  
**Género** *Calcinus* Dana, 1851  
*C. tibicen* (Herbst, 1791)

**Diagnosis.** Las partes duras son porcelanasas, sin setas. Propodio del segundo apéndice ambulatorio izquierdo más ancho que en la derecha, lateralmente presenta surcos longitudinales. Los pedúnculos oculares más largos que el ancho de la frente (Valdéz, 2002).

**Descripción.** Parte anterior del caparazón más larga que ancha, rostro de forma triangular sobrepasando las proyecciones laterales. Pedúnculos oculares delgados, generalmente curvados hacia fuera, excediendo ligeramente el ancho de la frente. Acículos oculares agudos terminando en una o dos espinas y ocasionalmente tres (Fig. 1). Pedúnculo antenular alcanza la porción no pigmentada del pedúnculo ocular. Pedúnculo antenal armado con 3-7 espinas blancas, alcanzando casi  $\frac{3}{4}$  del pedúnculo ocular (Valdéz, 2002).

Los quelípedos son desiguales, el izquierdo mucho más largo que el derecho. El dedo se mueve oblicuamente, la punta es calcárea y aguda, quelípedos igualmente desprovistos de espinas y setas. Apéndices ambulatorios lisos. Margen inferior del dactilo con un mechón de setas. Propodio izquierdo del segundo apéndice ambulatorio más ancho que el derecho, con surcos longitudinalmente anchos en la superficie (Valdéz, 2002).

*Calcinus tibicen* (Decapoda, Anomura, Diogenidae) es un cangrejo ermitaño abundante, que habita aguas poco profundas del oeste del Océano Atlántico, desde Bermuda, Florida, Golfo de México y las Antillas hasta el norte de Sudamérica (Panamá, Colombia, Venezuela y Brasil). Diversos aspectos de la biología y comportamiento de *C. tibicen* han sido estudiados: Lewis (1960) caracterizó su periodo reproductivo en Barbados; Provenzano (1962) describió su desarrollo larvario bajo condiciones de laboratorio y Hazlett (1966a, 1966b, 1972, 1984) estudio diversos aspectos de su conducta y reproducción. Respecto a su ecología, Bertness (1982) investigó algunos aspectos de depredación; Hazlett (1984) reportó el uso de conchas infestadas de epibiontes en el área de Jamaica, Hazlett y Baron (1989) sugieren que la concha que un cangrejo ocupa puede influenciar su éxito reproductivo a través de la selección sexual y Hazlett (1992, 1995) estudio la influencia de la concha durante la cópula y el comportamiento asociado a la ocupación de la misma (Fransozo *et al.*, 2003). En la región de Ubatuba, Brasil, diversos autores han reportado numerosos resultados respecto a esta especie: Fransozo y Mantellato (1998) estudiaron la abundancia estacional, la distribución estacional de tallas, la proporción de sexos y el periodo reproductivo de *C. tibicen*; Mantellato y García (1999) estudiaron la fecundidad y la influencia del tipo de concha en estos parámetros, mientras que en el año 2000 estos autores investigaron el patrón de uso de la concha asociado con la disponibilidad de conchas de gasterópodos.

En esta especie los machos son más grandes que las hembras, como en la mayoría de los cangrejos, pero no se observan diferencias notables en el color u otros aspectos de la morfología externa; *Calcinus tibicen* se reproduce de abril a septiembre. Durante el cortejo el macho mantiene un control activo de la hembra con sus extremidades, desplegando numerosas conductas de cortejo, típicas de los cangrejos diogénidos, rotando y golpeando

delicadamente la concha de la hembra. Mientras tanto, la hembra se mantiene encerrada en su concha, ocasionalmente tratando de escapar, aunque después de un tiempo responde al cortejo del macho.

La actividad de cortejo termina cuando los cangrejos, aún en el agua, se exponen a la superficie al bajar la marea (Hazlett, 1966a). La fertilización es externa, aparentemente, como en otros cangrejos ermitaños, y la hembra carga con los huevos aproximadamente dos semanas en los pleópodos, localizados dentro de la concha. Este breve tiempo puede permitir a las hembras producir varias puestas en una sola temporada (Bertness, 1981a, b).



**Figura 1.** *Calcinus tibicen*

## AREA DE ESTUDIO

Montepío se ubica en el municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz ( $18^{\circ} 38' 34''$  N,  $95^{\circ} 05' 50''$  W, altitud 20 msnm; INEGI, 2003; Fig. 2). Presenta un clima tropical y su régimen térmico es cálido-regular con temperatura media anual de  $24.6^{\circ}$  C. La precipitación pluvial media anual es de 851-1894 mm (Andrle, 1964; Soto, 1976; SEMARNAT, 2003). Los estudios geológicos describen los materiales más antiguos en la zona como arcillas, tobáceas y areniscas, de grano mediano a grueso, con altos porcentajes de material volcánico, provenientes del Oligoceno (Ríos- Macbeth, 1952). Las formas más recientes se crearon por derrames basálticos del Pleistoceno. La zona presenta siete principales centros de erupción entre los que destacan los volcanes San Martín Pajapan, Santa Marta y San Martín Tuxtla (Andrle, 1964). Debido a esto, el área de Los Tuxtlas presenta un relieve rocoso provocado por la actividad volcánica que se refleja en el litoral, donde se observan las playas bajas con cordones de dunas interrumpidas por acantilados de roca basáltica. El litoral rocoso se extiende desde el área de San Martín hasta la zona del cerro Pelón-Pajapan, o de Punta Puntilla a Punta San Juan. Sin embargo, existen playas de diferentes dimensiones creadas por las corrientes fluviales que interrumpen los acantilados basálticos. Son los productos volcánicos fundamentalmente los que condicionan el relieve, ya que los derrames de lava definen la estructura de la red fluvial y la presencia de los acantilados, mientras que las cenizas y otros productos piroclásticos forman pendientes suaves. La morfología costera se define entonces por la acción de las olas sobre las lavas basálticas que producen acantilados verticales y entrantes abruptas, así como por el depósito de sedimentos en las desembocaduras de ríos que tienden a formar barras y playas (Martín del Pozzo, 1997).

Hay numerosas pozas de marea en depresiones irregulares a lo largo de la costa, con dimensiones que van desde unos pocos centímetros hasta varios metros en su máxima extensión. Las pozas de marea, además de servir como refugio de muchas condiciones ambientales estresantes durante la marea baja, pueden proveer protección del

oleaje debido a la columna de agua superior que reduce la velocidad horizontal máxima del agua experimentada por los organismos (Hunt y Scheibling, 2001).

En el área se presentan principalmente escurrimientos de lava del volcán San Martín que penetran al mar (Fig. 3), lo que crea un sustrato propicio para el establecimiento de gran variedad de algas con crecimiento en roseta. Los invertebrados marinos que dominan son colonias de erizos, anémonas y pequeños parches de coral donde se alojan organismos pertenecientes a otros taxa como Annelida, Mollusca, Sipunculida, Echinodermata y Crustacea (Hernández, 2002).

La zona de estudio se encuentra situada en la porción norte de la provincia Caribeña que abarca hasta Cabo Rojo, en el norte de Veracruz, a partir de donde empieza la provincia Carolineana (Briggs, 1974). La mitad de las especies de esta zona presentan distribución caribeña y el resto antillana o carolineana (Álvarez y Villalobos, 1997), por lo que se sugiere un carácter de transición para esta zona de Veracruz (Raz-Guzman *et al.*, 1992; Raz-Guzman y Sánchez, 1996).

Desde el punto de vista meteorológico, el área se encuentra bajo la influencia de disturbios cíclicos provocados por la época de nortes que ocasionan una mayor intensidad del oleaje así como la resuspensión del sedimento, lo que origina diferentes grados de perturbación de los organismos que ahí habitan (Hernández, 2002). La oceanografía de la zona se caracteriza por temperaturas desde 19 hasta los 26.8° C, mareas diurnas, profundidad media de 40 a 80 m, eutroficación baja y una transparencia alta en la zona eufótica (SEMARNAT, 2003).



Figura 2. Área de estudio en Montepío, Veracruz. México.



Figura 3. Costa intermareal rocosa de Montepío, Veracruz. México.

## CAPITULO I

### SELECCIÓN DE CONCHAS DE GASTERÓPODOS POR *C. tibicen*

#### Introducción

Un recurso es un factor que es utilizado por los individuos de la población y que a través de cierto rango de disponibilidad, conduce a tasas mayores de crecimiento poblacional (Tilman, 1980). Los cangrejos ermitaños son un buen modelo para el análisis de patrones de competencia y de utilización de recursos, debido al desarrollo único del uso de conchas vacantes de gasterópodos, un recurso que es fácilmente cuantificable (Branch, 1984). Las conchas vacantes son indispensables para los cangrejos ermitaños debido a que proveen protección contra el estrés ambiental (Reese, 1969) y contra los depredadores (Vance, 1972a).

Bertness (1981a, b) ha demostrado que diferentes aspectos de la adecuación de los cangrejos ermitaños pueden ser optimizados en función de la especie de concha que éstos ocupen; el tipo y talla de la concha de gasterópodo tiene influencia en la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de los anomuros. Tener una concha de tipo y tamaño apropiado provee ventajas a su ocupante; el cangrejo es protegido de estrés mecánico, deshidratación, temperaturas extremas, cambios de salinidad y presión depredadora (Rittschof *et al.*, 1995). Una concha demasiado pequeña inhibe el crecimiento, reduce la protección contra depredadores, disminuye la sobrevivencia y el éxito reproductivo tanto en machos como en hembras. Por el contrario, una concha demasiado grande implica un costo energético excesivo en la locomoción y tiene efectos negativos en la reproducción de las hembras. Como consecuencia, hay una fuerte presión selectiva actuando para que los cangrejos obtengan una concha de talla apropiada (Gherardi, 2005).

Las conchas vacías (los ermitaños son incapaces de tomarlas directamente de gasterópodos vivos; para excepciones en condiciones artificiales revisar McLean, 1974) son usualmente escasas en el hábitat (Provenzano, 1959). Los cangrejos ermitaños pueden

obtener las conchas tras la muerte del caracol en sitios de depredación de gasterópodos (Rittschof, 1980a, b). Sin embargo, las conchas son obtenidas comúnmente por negociación o por competencia con hetero- y con-específicos (Hazlett, 1980). Varios estudios de laboratorio enfocados a estudiar el combate por la obtención conchas en anomuros, han demostrado que la decisión tomada por un cangrejo (cuándo combatir, escalar un encuentro o retirarse) está basada en la habilidad de evaluar tanto la calidad de la concha como la habilidad combativa del oponente (Briffa y Elwood, 2000a, b).

En el campo, casi todas las poblaciones de cangrejos ermitaños ocupan una amplia variedad de tipos y tallas de conchas de gasterópodos, condición que varía cuando en condiciones de laboratorio se les ofrece libre acceso a un amplio número de conchas y entonces seleccionan sólo ciertas especies (Hazlett, 1981): es decir, la elección de las conchas no es azarosa. Es razonable asumir que dichas preferencias han sido modeladas por la selección natural (Abrams, 1978). Varios estudios han comparado diferencias entre las conchas utilizadas y las preferidas de varias especies de cangrejos ermitaños (Vance, 1972b; Mitchell, 1975; Kellogg, 1976); y algunos otros han sugerido que las preferencias de los anomuros son importantes al mediar los patrones de utilización de conchas encontrados en poblaciones naturales (p.e. Bach *et al.*, 1976). Diversos autores han sugerido que los cangrejos ermitaños tienen preferencias por distintas características de las conchas y señalan varias de ellas como los factores principales, en base a los cuales los anomuros llevan a cabo su elección tales como el tamaño (Vance, 1972b), las especies (Bertness, 1980) o los daños que presenten los gasterópodos (Wilber, 1990).

Se ha propuesto la existencia de una talla “óptima” de concha definida como aquella que maximice la adecuación de un cangrejo de tamaño específico (Ohmori *et al.*, 1995), a partir del efecto del tamaño de la concha en: 1) la sobrevivencia, debido a su influencia en la presión de depredación o en la tolerancia térmica, 2) en las tasas de crecimiento y 3), en la fecundidad de los cangrejos; así como 4), por la preferencia por ciertas tallas de conchas de gasterópodos por organismos de tamaños similar. La mayoría de los investigadores en la actualidad, concuerdan en que los cangrejos utilizan varias características de los gasterópodos en la selección de concha (Hazlett, 1981).

La concha “óptima” difiere entre individuos y debe cambiar conforme el cangrejo crece. La relación generalmente observada entre el tamaño del cangrejo ermitaño y la talla de la concha es un ejemplo de lo anterior (Scully, 1983; Lively, 1989). Sin embargo, las varias características de las conchas tienen un impacto diferente en la adecuación de los animales, lo cual puede ser conflictivo en términos de adecuación (Bertness, 1981a). Las disyuntivas a las que se enfrenta un individuo durante la selección de concha dependen de la condición propia del individuo y de las condiciones bióticas y abióticas (Scully, 1983). Por ejemplo, bajo alto riesgo de depredación, los cangrejos ermitaños otorgan mayor importancia a evaluar las características de las conchas que les brindan protección, aunque estas conchas de gasterópodos pueden ser de un peso mayor respecto a su volumen interno (Hazlett, 1995). En contraste, un volumen interno mayor es favorecido cuando los ermitaños enfrentan riesgos de desecación y estrés térmico (Taylor, 1981).

La selección de la concha usualmente ocurre después de un periodo de evaluación de la misma (Neil y Elwood, 1986). La evaluación se basa en numerosos factores, que incluyen el tamaño o el peso (Vance, 1972b), el espacio interno (Lively, 1989), la disponibilidad en el medio (Reese, 1969) y la experiencia o historia previa del organismo (Hazlett, 1992). La elección de concha parece finalmente representar un compromiso entre un ajuste adecuado que minimice el peso que el cangrejo debe cargar y el espacio disponible dentro del gasterópodo, el cual: (1), reduzca la probabilidad de depredación y evicción por competidores al permitir al anomuro retraerse por completo dentro de la concha, a la vez que (2), permita el crecimiento y la reproducción (3) retrasando la necesidad de encontrar una concha de mayor tamaño (Bertness, 1981a; Hazlett, 1981).

Por otro lado, aunque las diferencias entre los sexos han sido ignoradas en la mayoría de los estudios ecológicos de invertebrados marinos, varias diferencias relacionadas al sexo han sido reportadas para los cangrejos ermitaños, tales como la utilización de la concha, la preferencia de conchas en distintas especies, la proporción de la talla del cuerpo respecto a la concha, el crecimiento, la tasa de intercambio de concha, la habilidad competitiva intraespecífica, etc. (Asakura, 1992).

## CAPITULO I

### SELECCIÓN DE CONCHAS DE GASTERÓPODOS POR *C. tibicen*

#### Introducción

Un recurso es un factor que es utilizado por los individuos de la población y que a través de cierto rango de disponibilidad, conduce a tasas mayores de crecimiento poblacional (Tilman, 1980). Los cangrejos ermitaños son un buen modelo para el análisis de patrones de competencia y de utilización de recursos, debido al desarrollo único del uso de conchas vacantes de gasterópodos, un recurso que es fácilmente cuantificable (Branch, 1984). Las conchas vacantes son indispensables para los cangrejos ermitaños debido a que proveen protección contra el estrés ambiental (Reese, 1969) y contra los depredadores (Vance, 1972a).

Bertness (1981a, b) ha demostrado que diferentes aspectos de la adecuación de los cangrejos ermitaños pueden ser optimizados en función de la especie de concha que éstos ocupen; el tipo y talla de la concha de gasterópodo tiene influencia en la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción de los anomuros. Tener una concha de tipo y tamaño apropiado provee ventajas a su ocupante; el cangrejo es protegido de estrés mecánico, deshidratación, temperaturas extremas, cambios de salinidad y presión depredadora (Rittschof *et al.*, 1995). Una concha demasiado pequeña inhibe el crecimiento, reduce la protección contra depredadores, disminuye la sobrevivencia y el éxito reproductivo tanto en machos como en hembras. Por el contrario, una concha demasiado grande implica un costo energético excesivo en la locomoción y tiene efectos negativos en la reproducción de las hembras. Como consecuencia, hay una fuerte presión selectiva actuando para que los cangrejos obtengan una concha de talla apropiada (Gherardi, 2005).

Las conchas vacías (los ermitaños son incapaces de tomarlas directamente de gasterópodos vivos; para excepciones en condiciones artificiales revisar McLean, 1974) son usualmente escasas en el hábitat (Provenzano, 1959). Los cangrejos ermitaños pueden

obtener las conchas tras la muerte del caracol en sitios de depredación de gasterópodos (Rittschof, 1980a, b). Sin embargo, las conchas son obtenidas comúnmente por negociación o por competencia con hetero- y con-específicos (Hazlett, 1980). Varios estudios de laboratorio enfocados a estudiar el combate por la obtención conchas en anomuros, han demostrado que la decisión tomada por un cangrejo (cuándo combatir, escalar un encuentro o retirarse) está basada en la habilidad de evaluar tanto la calidad de la concha como la habilidad combativa del oponente (Briffa y Elwood, 2000a, b).

En el campo, casi todas las poblaciones de cangrejos ermitaños ocupan una amplia variedad de tipos y tallas de conchas de gasterópodos, condición que varía cuando en condiciones de laboratorio se les ofrece libre acceso a un amplio número de conchas y entonces seleccionan sólo ciertas especies (Hazlett, 1981): es decir, la elección de las conchas no es azarosa. Es razonable asumir que dichas preferencias han sido modeladas por la selección natural (Abrams, 1978). Varios estudios han comparado diferencias entre las conchas utilizadas y las preferidas de varias especies de cangrejos ermitaños (Vance, 1972b; Mitchell, 1975; Kellogg, 1976); y algunos otros han sugerido que las preferencias de los anomuros son importantes al mediar los patrones de utilización de conchas encontrados en poblaciones naturales (p.e. Bach *et al.*, 1976). Diversos autores han sugerido que los cangrejos ermitaños tienen preferencias por distintas características de las conchas y señalan varias de ellas como los factores principales, en base a los cuales los anomuros llevan a cabo su elección tales como el tamaño (Vance, 1972b), las especies (Bertness, 1980) o los daños que presenten los gasterópodos (Wilber, 1990).

Se ha propuesto la existencia de una talla “óptima” de concha definida como aquella que maximice la adecuación de un cangrejo de tamaño específico (Ohmori *et al.*, 1995), a partir del efecto del tamaño de la concha en: 1) la sobrevivencia, debido a su influencia en la presión de depredación o en la tolerancia térmica, 2) en las tasas de crecimiento y 3), en la fecundidad de los cangrejos; así como 4), por la preferencia por ciertas tallas de conchas de gasterópodos por organismos de tamaños similar. La mayoría de los investigadores en la actualidad, concuerdan en que los cangrejos utilizan varias características de los gasterópodos en la selección de concha (Hazlett, 1981).

La concha “óptima” difiere entre individuos y debe cambiar conforme el cangrejo crece. La relación generalmente observada entre el tamaño del cangrejo ermitaño y la talla de la concha es un ejemplo de lo anterior (Scully, 1983; Lively, 1989). Sin embargo, las varias características de las conchas tienen un impacto diferente en la adecuación de los animales, lo cual puede ser conflictivo en términos de adecuación (Bertness, 1981a). Las disyuntivas a las que se enfrenta un individuo durante la selección de concha dependen de la condición propia del individuo y de las condiciones bióticas y abióticas (Scully, 1983). Por ejemplo, bajo alto riesgo de depredación, los cangrejos ermitaños otorgan mayor importancia a evaluar las características de las conchas que les brindan protección, aunque estas conchas de gasterópodos pueden ser de un peso mayor respecto a su volumen interno (Hazlett, 1995). En contraste, un volumen interno mayor es favorecido cuando los ermitaños enfrentan riesgos de desecación y estrés térmico (Taylor, 1981).

La selección de la concha usualmente ocurre después de un periodo de evaluación de la misma (Neil y Elwood, 1986). La evaluación se basa en numerosos factores, que incluyen el tamaño o el peso (Vance, 1972b), el espacio interno (Lively, 1989), la disponibilidad en el medio (Reese, 1969) y la experiencia o historia previa del organismo (Hazlett, 1992). La elección de concha parece finalmente representar un compromiso entre un ajuste adecuado que minimice el peso que el cangrejo debe cargar y el espacio disponible dentro del gasterópodo, el cual: (1), reduzca la probabilidad de depredación y evicción por competidores al permitir al anomuro retraerse por completo dentro de la concha, a la vez que (2), permita el crecimiento y la reproducción (3) retrasando la necesidad de encontrar una concha de mayor tamaño (Bertness, 1981a; Hazlett, 1981).

Por otro lado, aunque las diferencias entre los sexos han sido ignoradas en la mayoría de los estudios ecológicos de invertebrados marinos, varias diferencias relacionadas al sexo han sido reportadas para los cangrejos ermitaños, tales como la utilización de la concha, la preferencia de conchas en distintas especies, la proporción de la talla del cuerpo respecto a la concha, el crecimiento, la tasa de intercambio de concha, la habilidad competitiva intraespecífica, etc. (Asakura, 1992).

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Determinar la ocupación y preferencia entre los sexos de *Calcinus tibicen*, por distintos tipos y tallas de conchas de gasterópodos.

### Objetivos particulares

1. Determinar si existe una ocupación diferencial de los tipos y tallas de conchas de gasterópodos entre los sexos de *Calcinus tibicen*, en el intermareal rocoso de Montepío, Veracruz.
2. Determinar la preferencia de machos y hembras de *Calcinus tibicen* por distintos tipos y tallas de conchas de gasterópodos.
3. Calcular el índice de adecuación de las conchas de gasterópodos para ambos sexos de *C. tibicen*, con el fin de determinar el estatus de ocupación de conchas en Montepío.

## HIPÓTESIS

Las especies y tallas de conchas disponibles en el ambiente afectan el crecimiento, la morfología y la reproducción de los cangrejos ermitaños. Diferencias relacionadas al sexo han sido reportadas en ciertos parámetros biológicos de los anomuros. Si las presiones selectivas operantes sobre los sexos son diferentes entonces se esperaría encontrar una ocupación y uso de conchas diferencial entre estos, donde machos y hembras prefieran el grupo de características de la concha que mejor se ajuste a las necesidades de su género.

## MÉTODOS

### Sitio de estudio y métodos de muestreo

El área de estudio es la facie rocosa de la zona de mareas de un afloramiento en Montepío, Veracruz (18 ° 38' 34" N, 95 ° 05' 50" W). En esta zona se ha registrado la presencia de *Calcinus tibicen* (ver Argüelles, 2004). Se realizaron colectas de organismos en los meses de enero, mayo y octubre del 2005, así como en enero del 2006.

Ejemplares de *Calcinus tibicen* fueron colectados manualmente durante la marea baja en depresiones y pozas de marea del intermareal rocoso. Cada cangrejo se colocó individualmente en un frasco de vidrio con agua de mar que se marcó y se tapó con un pedazo de malla para evitar que el organismo saliera del mismo. Los cangrejos se separaron de esta forma para evitar que intercambiaran conchas o que iniciaran combates por las mismas. En el campo se registraron variables ambientales como la temperatura, salinidad, la velocidad mínima, máxima y promedio de la corriente de agua generada por el oleaje, el tipo de sustrato, si los cangrejos ermitaños estaban sujetos a exposición aérea durante las mareas bajas y la profundidad. Los organismos colectados fueron transportados al Laboratorio de Ecofisiología de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M., en la Ciudad de México.

### Mantenimiento y aclimatación de los organismos

Los cangrejos se mantuvieron y aclimataron en acuarios de 50 l, con agua de mar artificial (Coral Reef) aireada y filtrada a 27° C, con una salinidad de 35 UPS. El fotoperíodo se fijó en ciclos de 12:12 luz:oscuridad. Los animales se alimentaron con pellets (alimento particulado para camarón) proporcionado *ad libitum* diariamente. El alimento permaneció en los tanques experimentales por 24 horas; después de este tiempo fue retirado junto con las heces, utilizando un sifón y redes para acuario.

En los acuarios los cangrejos se colocaron en contenedores independientes, contruidos con tubos de PVC (5 cm de alto X 5.5 de diámetro) colocados de manera vertical. Esto permitió mantener separados a los cangrejos ermitaños y evitar cualquier tipo de interacción entre ellos. Se realizaron recambios del 60% del agua una vez por semana.

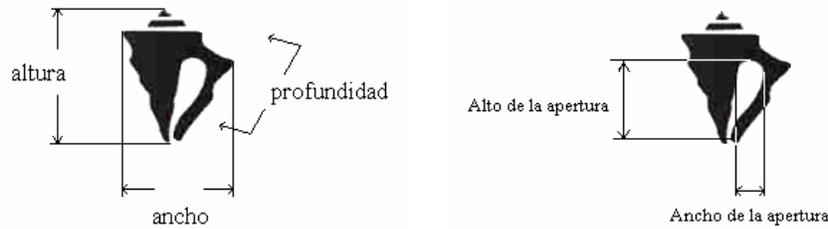
El periodo de aclimatación a las condiciones mencionadas fue de por lo menos dos semanas. Durante la aclimatación los cangrejos permanecieron en contenedores independientes de 20 X 20 X 10 cm, donde se alimentaron diariamente durante 7 días. Las características físico-químicas se mantuvieron como se indicó anteriormente.

### **Identificación y registro merístico**

Para registrar la talla de las conchas de gasterópodos y de los cangrejos vivos, los últimos fueron removidos de sus conchas usando una pistola de silicón con la cual se aplicaba calor al ápice de la misma. Los cangrejos ermitaños se identificaron a nivel de especie utilizando claves específicas (Abele y Kim, 1986; Provenzano, 1959; Valdéz, 2002) y el sexo se determinó con base en la posición de los gonoporos. Se les midió el largo del caparazón (LC= distancia entre la parte anterior calcificada del cefalotórax y el extremo posterior de la sutura cervical), el largo de la quela izquierda (LQI= de la punta del quelípodo a la base de la coxa) y se pesaron (PH= peso húmedo). Se determinó la relación entre la talla de la concha de gasterópodo y la talla del cangrejo que la ocupaba utilizando los parámetros merísticos estimados.

De cada concha de gasterópodo se midió la profundidad (P), altura (A = distancia desde el ápice de la concha hasta el punto extremo del labio externo), ancho máximo (AM) y el diámetro de la abertura usando un vernier digital (Aap = alto de la apertura y AMap = ancho de la apertura; Fig. 4). Cada ejemplar fue pesado (PC) en una balanza analítica Sartorius, modelo BP2108.

Las conchas, en su mayoría, fueron identificadas a nivel específico a través de literatura especializada (Abbott, 1974; Abbott y Morris, 1995; Andrews, 1981; Dance, 1974; Morris, 1975; Sabelli, 1991; Warmke y Abbott, 1962; Wye, 2000).



**Figura 4.** Esquema de los parámetros merísticos medidos para determinar el tamaño de las conchas.

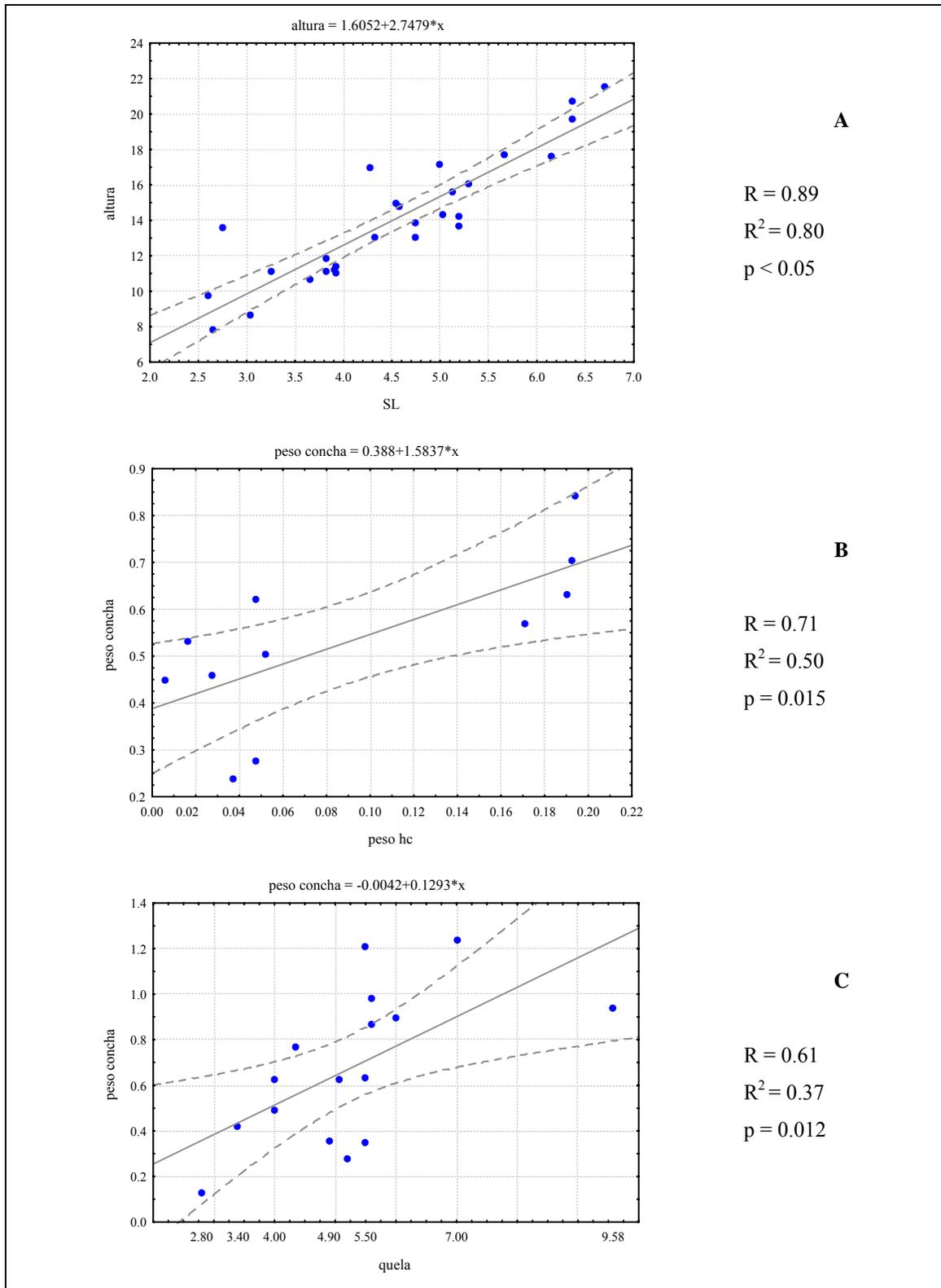
## EXPERIMENTOS DE PREFERENCIA

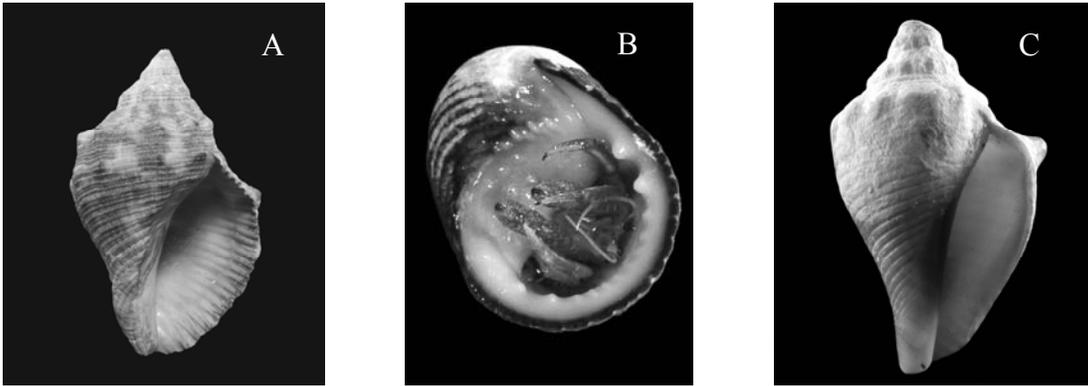
Para determinar la preferencia de machos y hembras de *Calcinus tibicen* por distintos tipos y tallas de conchas de gasterópodos se utilizó una versión modificada del diseño experimental propuesto por Elwood y Kennedy (1988).

Los cangrejos fueron retirados de sus conchas 24 horas antes de iniciar los experimentos de preferencia y se colocaron en un contenedor independiente, dentro del tanque en el cual fueron aclimatados. Después de este periodo se introdujeron al tanque experimental (10 X 10 cm), en el que los cangrejos se confinaron en un contenedor interno de 10 cm de diámetro, donde permanecieron por 1 hora con el fin de disminuir el estrés causado por la manipulación.

En este experimento de selección se utilizaron conchas vacías de 3 tamaños diferentes de las especies: *Thais* sp., *Nerita fulgurans* y *Strombus alatus* (Fig. 5). El tamaño de concha que se ofreció a cada cangrejo en el experimento se determinó a partir de los resultados de la regresión lineal que relaciona la talla del cangrejo vs. la talla de la concha, utilizando los datos obtenidos en el campo para el desarrollo de estos modelos lineales. De tal manera que se seleccionaron tres tamaños de concha para cada cangrejo: a) una de la talla esperada de acuerdo al modelo lineal, b) una concha 10% menor que la talla esperada para ese cangrejo y c) una concha 10% mayor que la esperada. Se utilizó un modelo de regresión lineal específico para cada tipo concha (Tabla 1); sólo se usaron conchas sin daños evidentes. Los cangrejos ermitaños utilizados en el experimento no presentaron parásitos evidentes, no se utilizaron cangrejos que hubieran perdido algún apéndice, mostraran signos de enfermedad o presentaran alguna lesión.

**Tabla 1.** Modelos de regresión que relacionan la talla del cangrejo vs. la talla de la concha, utilizando los datos obtenidos en el campo, particulares para cada tipo concha: A) *Thais* sp., B) *Nerita fulgurans* y C) *Strombus alatus*.





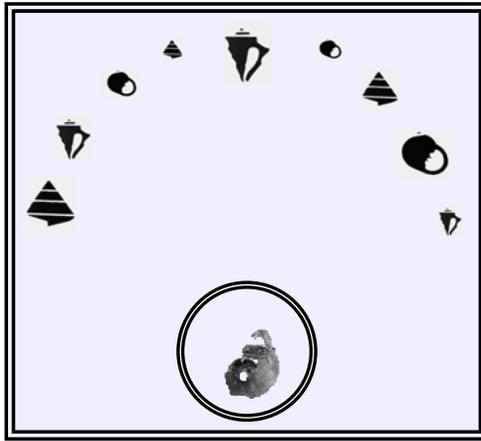
**Figura 5.** Especies de conchas de gasterópodos utilizadas durante el experimento de selección. a) *Thais* sp., b) *Nerita fulgurans* y c) *Strombus alatus*.

Las conchas de las diferentes especies y tallas a seleccionar se colocaron equidistantemente por fuera del contenedor en el que se encontraba el cangrejo, frente al organismo (Fig. 6). La posición de las conchas en el tanque experimental se estableció al azar. Al término de 10 minutos, los cangrejos fueron liberados permitiéndoles entrar en contacto directo con las conchas. Se filmó la conducta de los organismos a lo largo de 6 horas, que es el tiempo en el que se observa la mayor de actividad de inspección e intercambio de conchas de gasterópodos (observación personal). Debido a la alta actividad de algunos organismos, la filmación se extendió hasta 12 horas en algunos de ellos. Se registraron dos tipos de conducta en estas videograbaciones:

- Exploración de concha: Comenzaba cuando el cangrejo se aproximaba a una concha y la sostenía con el segundo par de apéndices ambulatorios. Después recorría con los quelípedos el exterior de la concha mientras la giraba con el segundo par de apéndices ambulatorios. Posteriormente iniciaba la inspección del interior de la concha cuando el cangrejo introducía en la apertura un quelípodo y posteriormente el otro.
- Cambio de concha: Se registraba la ocurrencia de un cambio sí después de la exploración de una concha el cangrejo se introducía a la misma colocando el abdomen en el interior. Se registraba como cambio aun sí el organismo alternaba de

una concha a otra diferente en diversas ocasiones, hasta que se llevara a cabo la selección de cual ocuparía.

Las observaciones fueron básicamente diurnas y en todos los casos se iniciaron durante la mañana. En algunos casos, donde la filmación fue nocturna, la iluminación se generó a través de un foco rojo colocado encima del tanque experimental. La duración de los experimentos fue de 24 horas después de las cuales se registró la concha que ocupaba cada individuo. Se midió la preferencia por tallas y especies de conchas en 11 machos y 10 hembras.



**Figura 6.** Distribución de conchas en el tanque experimental utilizado para estimar la preferencia por conchas de gasterópodos por hembras y machos de cangrejos ermitaños. En el círculo se señala el contenedor circular que contenía el cangrejo previo al inicio del experimento y las conchas distribuidas al azar, equidistantes al organismo.

Los resultados del experimento fueron analizados usando un modelo de regresión del tipo:

$$\log Y = \beta_0 + \beta_1 \log X,$$

donde  $Y$  representa las medidas de la concha (PC, P, A, AM, AMap, Aap) y  $X$  representa las medidas del cangrejo ermitaño (PH, LC, LQI). La adecuación de la concha que los cangrejos ocupaban en el área de estudio se calculó usando el Índice de Adecuación de la Concha (IAC) de acuerdo a Vance (1972). Este índice se define como:

$$\text{IAC} = \text{tamaño adecuado del cangrejo} / \text{tamaño real del cangrejo}$$

donde el tamaño adecuado del cangrejo se estima a partir de la talla preferida de concha, bajo el supuesto de que los cangrejos seleccionan bajo condiciones de disponibilidad, la talla indicada para maximizar su adecuación. De esta manera, valores de  $\text{IAC} = 1$  indica que el cangrejo ocupa una concha de talla preferida o adecuada;  $\text{IAC} > 1$  indica que el cangrejo se encuentra en una concha mas grande que la de la talla preferida, mientras que si  $\text{IAC} < 1$  indica que el cangrejo ocupa una concha de talla menor a la del tamaño preferido.

## RESULTADOS

### Datos de campo

Se realizaron 3 muestreos en el intermareal rocoso de Montepío, Veracruz en los meses de enero, mayo y octubre del 2005, capturando 128, 55 y 56 cangrejos de *Calcinus tibicen*, respectivamente. Asimismo, se colectaron las conchas de gasterópodos vacías u ocupadas por moluscos que se encontraran en el área.

En la primera colecta, que se llevó a cabo en el mes de enero; de los 128 cangrejos ermitaños de la especie *Calcinus tibicen* capturados 61 eran hembras, 46 machos y en 21 de ellos no se logró determinar el sexo. No se observaron diferencias significativas en cuanto a la especie de concha que ocupan hembras y machos (U de Mann-Whitney,  $Z = 0.83$ ;  $P = 0.41$ ). En esta colecta también se capturaron 36 cangrejos ermitaños de la especie *Clibanarius antillensis*, de los cuales 14 eran hembras, 14 machos y 8 no se sexaron.

Las 164 conchas que se colectaron ocupadas por ambas especies de anomuros, así como las 113 conchas que se capturaron ocupadas por moluscos, fueron identificadas. En total 71 conchas fueron identificadas a nivel de género, 205 hasta especie y una no logró identificarse. Estas conchas pertenecen a 20 géneros y 26 especies distintas (Tabla 2; Fig. 8).

En el muestreo de mayo se colectaron aproximadamente 80 cangrejos ermitaños, entre ellos 55 de la especie *C. tibicen*, de los cuales 25 fueron hembras y 30 machos. Tampoco en esta colecta se observaron diferencias significativas respecto a la especie de concha que ocupan hembras y machos de este ermitaño (U de Mann-Whitney,  $Z = -0.53$ ;  $P = 0.59$ ). Mientras que de las conchas de gasterópodos, 7 se identificaron a nivel de género, 45 hasta especie y tres no lograron identificarse (Tabla 2; Fig. 8).

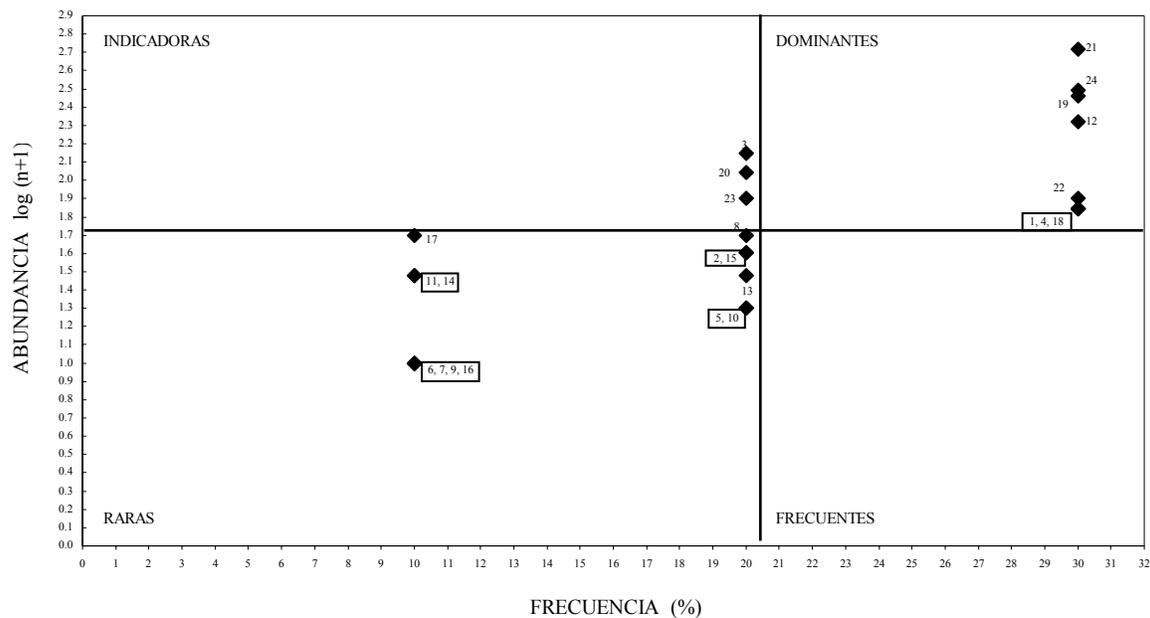
En el muestreo que se realizó en el mes de octubre, se capturaron 56 organismos de la especie *Calcinus tibicen* ocupando 12 especies de conchas de gasterópodos distintas. No se determinó la especie de 6 conchas de gasterópodos ocupadas por *C. tibicen* debido al alto

grado de deterioro de las mismas. De los organismos colectados 27 eran machos y 23 hembras, entre ellos no se registraron diferencias significativas respecto a la especie de concha que ocupan ( $Z = 0.29$ ;  $P = 0.77$ ; Tabla 2; Fig. 8).

**Tabla 2.** Géneros y especies de conchas de gasterópodos ocupadas por *Calcinus tibicen* en el campo. Los valores porcentuales se refieren al grado de ocupación (%) respecto al total de conchas ocupadas (T) por los ermitaños para cada periodo de colecta. La columna marcada como “No.” representa el número asignado a cada especie de gasterópodo.

Conchas de gasterópodos	No.	Enero				Mayo				Octubre			
		T	%	♀	♂	T	%	♀	♂	T	%	♀	♂
<i>Astrea</i> sp.	1	1	0.78	1		2	3.85		2	4	8	4	
<i>Cantharus</i> sp.	2	2	1.56	1	1					2	4	2	
<i>Cantharus tinctus</i>	3	11	8.59	7	3	3	5.77	2	1				
<i>Coralliophila</i> sp.	4	3	2.34	1	2	1	1.92		1	3	6	3	
<i>Crassispira ostrearum</i>	5	1	0.78		1					1	2		1
<i>Drupa nodulosa</i>	6	1	0.78		1								
<i>Epitonium lamellosum</i>	7					1	1.92	1					
<i>Latirus virginensis</i>	8	4	3.13	3	1	1	1.92	1					
<i>Leucozonia</i> sp.	9	1	0.78	1									
<i>Leucozonia nassa</i>	10					1	1.92	1		1	2	1	
<i>Nassarius albus</i>	11	3	2.34	3									
<i>Nerita fulgurans</i>	12	15	11.72	5	6	4	7.69	2	2	2	4	2	
<i>Nerita tessellata</i>	13	2	1.56			1	1.92	1					
<i>Odostomia</i> sp. 1	14	3	2.34	1	2								
<i>Phalium</i> sp. 1	15	3	2.34	2	1	1	1.92		1				
<i>Pisania pusio</i>	16	1	0.78	1									
<i>Planaxis nucleus</i>	17	5	3.91	4	1								
<i>Polinices hepaticus</i>	18	3	2.34		2	2	3.85		2	2	4	2	
<i>Strombus alatus</i>	19	8	6.25	2	4	1	1.92		1	20	40	5	15
<i>Tegula fascista</i>	20	6	4.69	4	1	5	9.62	3	2				
<i>Thais haemastoma biserialis</i>	21	20	42.97	8	7	22	55.77	10	12	10	30	1	9
<i>Thais haemastoma floridana</i>	22	2		2		4		1	3	2		1	1
<i>Thais rustica</i>	23	6		2	2					2		2	
<i>Thais</i> sp.	24	27		13	11	3		1	2	1			1

El análisis Olmstead-Tükey aplicado a las especies de conchas de gasterópodos ocupadas por cangrejos ermitaños mostró que de las 24 especies colectadas en los tres muestreos 54.17% son raras, 33.33% son dominantes, 12.50% son indicadoras o abundantes, mientras que no observaron especies frecuentes (Fig. 7). Aquellas especies de gasterópodos que no fueron dominantes, según el análisis de Olmstead-Tükey, y cuya frecuencia de ocupación era menor a 20 organismos (8.7%) se agruparon en una categoría denominada como “Otros” en análisis posteriores de los datos.



**Figura 7.** Análisis de asociación Olmstead-Tükey para las 24 especies de gasterópodos colectadas en Montepío, Veracruz. La numeración corresponde al listado de la Tabla 2.

Por otra parte, al analizar los datos integrados de las tres colectas realizadas sólo se observaron diferencias significativas entre machos y hembras respecto a la ocupación de conchas de *Strombus alatus* ( $X^2 = 6.90$ ;  $p < 0.009$ ), y de las conchas agrupadas en la categoría de “Otros” ( $X^2 = 5.99$ ;  $p < 0.014$ ).

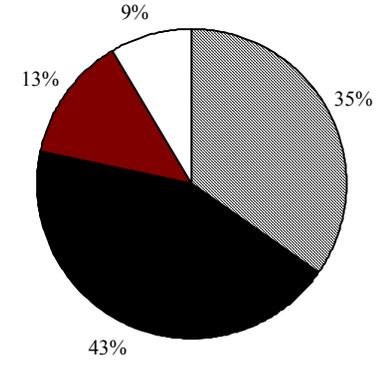
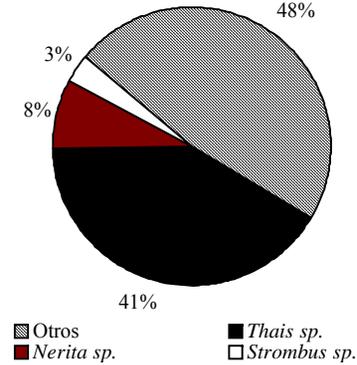
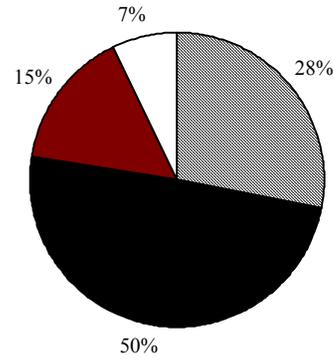
MUESTREOS

Ocupación de conchas totales

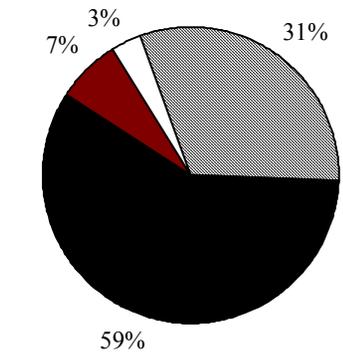
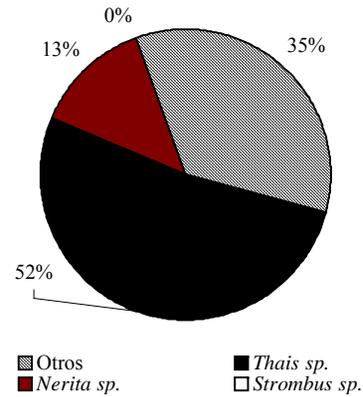
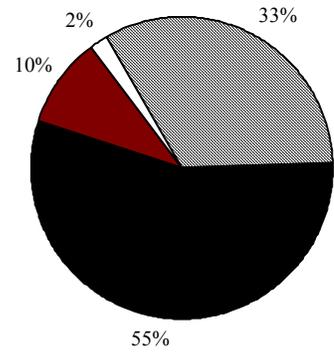
Conchas ocupadas por hembras

Conchas ocupadas por machos

Enero



Mayo



Octubre

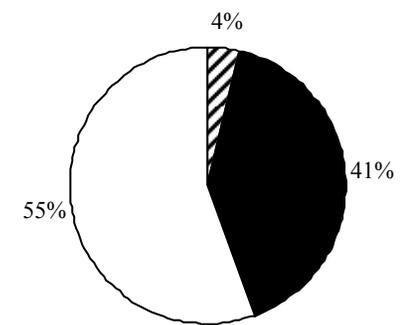
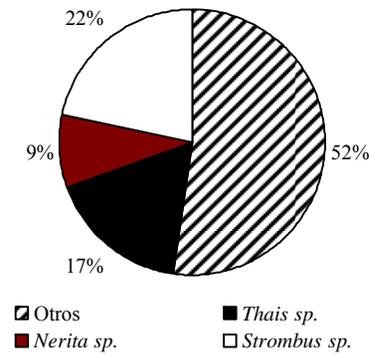
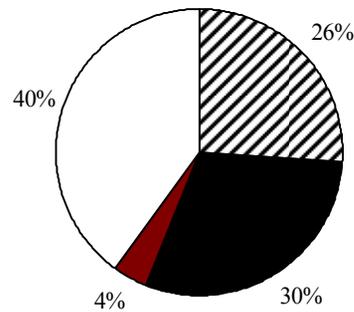


Figura 8. Distribución de *Calcinus tibicen* en los diferentes tipos de conchas de gasterópodos en el intermareal rocoso de Montepío, Veracruz, durante las tres colectas.

Se calcularon las ecuaciones de regresión para determinar la relación entre la talla del cangrejo respecto al tamaño de la concha que ocupaba en el campo. Dicha relación se estimó para los tres géneros de conchas ocupados con mayor frecuencia *Thais*, *Strombus* y *Nerita* (Tablas 3 y 4). Se encontró una relación significativa entre los parámetros morfométricos de *C. tibicen* ocupando conchas de la especie *Strombus alatus*; ésta fue entre el largo de la quela izquierda y el peso de la concha del gasterópodo ( $LQI \times PC = -0.0042 + 0.1293 * x$ ;  $R = 0.61$ ;  $R^2 = 0.37$ ;  $p = 0.01$ ).

**Tabla 3.** Ecuaciones de las regresiones que resultaron significativas entre la talla de la concha *Thais* sp. ocupada en el campo y la talla de *C. tibicen* (LC = largo del caparazón; PC = peso de la concha; P = profundidad; A = altura; AM = ancho máximo; AMap = ancho de la apertura; Aap = alto de la apertura).

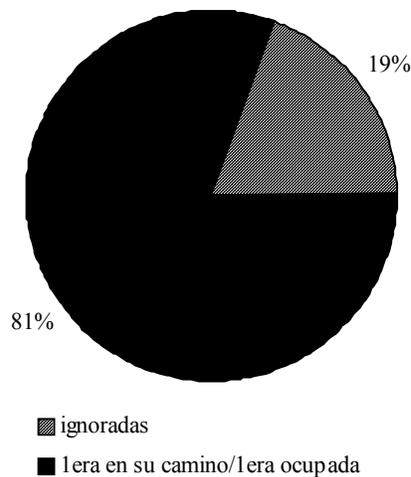
REGRESION LINEAL $\log Y = a + b \log X$	R	R <sup>2</sup>	P
LC X PC = $-0.3848 + 0.1805 * x$	0.752	0.566	P < 0.05
LC X P = $3.2009 + 1.0047 * x$	0.870	0.756	P < 0.05
LC X A = $5.2887 + 2.0174 * x$	0.867	0.751	P < 0.05
LC X AM = $5.8949 + 0.8705 * x$	0.634	0.402	P < 0.05
LC X AMap = $1.6079 + 0.5807 * x$	0.644	0.415	P < 0.05
LC X Aap = $2.5268 + 1.486 * x$	0.889	0.791	P < 0.05

**Tabla 4.** Ecuaciones de las regresiones que resultaron significativas entre la talla de la concha *Nerita fulgurans* ocupada en el campo y la talla de *C. tibicen* (PH = peso húmedo; PC = peso de la concha; P = profundidad; A = altura; AM = ancho máximo; AMap = ancho de la apertura; Aap = alto de la apertura).

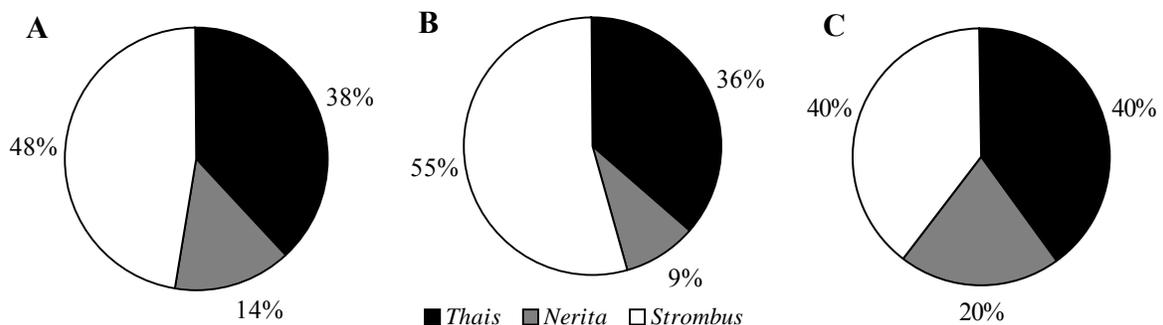
REGRESION LINEAL $\log Y = a + b \log X$	R	R <sup>2</sup>	P
PH X PC = $0.388 + 1.5837 * x$	0.709	0.502	0.015
PH X P = $6.7064 + 7.7388 * x$	0.624	0.390	0.040
PH X A = $12.1183 + 16.272 * x$	0.628	0.394	0.039

## EXPERIMENTOS DE PREFERENCIA

Se registró en cada experimento la primera concha examinada por los organismos, así como la primera que ocupaban. 19.05% de los organismos ignoraron la primera concha que encontraron en su camino. La mayoría examinó activamente y ocupó la primera concha con la que tuvo contacto (Fig. 9). 95.2 % de los cangrejos, considerando ambos sexos, ocupó la primera concha que examinó. 90 % de las hembras y 100% de los machos ocupó la primera concha que inspeccionó (Fig. 10), aunque más adelante se observaron intercambios.

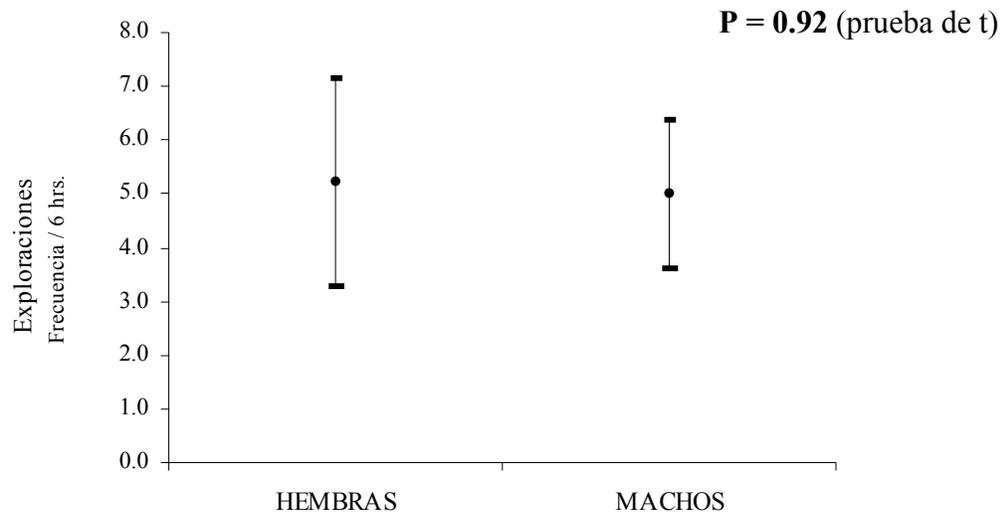


**Figura 9.** Respuesta ante la primera concha a la que se aproximan los cangrejos al ser liberados en el experimento de preferencia: conchas ignoradas vs. conchas examinadas.



**Figura 10.** Proporciones de los géneros de conchas examinadas y ocupadas por primera vez por *C. tibicen*. Conchas examinadas por el total de organismos experimentales (A), conchas examinadas machos (B) y conchas examinadas por hembras (C).

Por otro lado, hembras y machos realizaron el mismo número de exploraciones de conchas. Es decir, no existen diferencias significativas entre las medias de las exploraciones de concha entre machos y hembras (U de Mann-Whitney,  $P = 0.53$ ; Tabla 5; Fig. 11). Así mismo, al realizar una prueba de rangos de Wilcoxon tampoco se registraron diferencias significativas entre las exploraciones realizadas por *C. tibicen* en función del género de la concha (Tabla 6).



**Figura 11.** Frecuencia de las exploraciones a las conchas de gasterópodos realizadas por machos y hembras en los experimentos de preferencia ( $X \pm DS$ ).

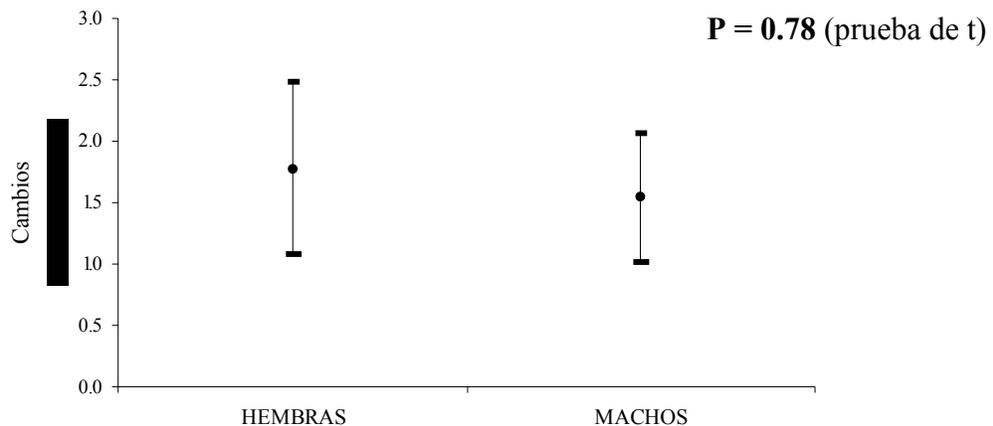
**Tabla 5.** Exploraciones de conchas que realizaron machos y hembras de *C. tibicen* a cada una de las especies y tallas de conchas de gasterópodos. CH = chica, MED = mediana, GDE = grande.

SEXOS	<i>Thais</i> sp.			<i>Nerita</i> sp.			<i>Strombus</i> sp.		
	CH	MED	GDE	CH	MED	GDE	CH	MED	GDE
Hembras	9	10	7	2	6	4	7	3	6
Machos	4	12	6	8	3	9	3	7	8

**Tabla 6.** Resultados de la Prueba de Wilcoxon para el número de exploraciones realizadas por el total de individuos de *C. tibicen*, según el género de conchas de gasterópodos.

	<b>Z</b>	<b>P</b>
<i>Thais</i> y <i>Nerita</i>	1.153113	0.248865
<i>Thais</i> y <i>Strombus</i>	1.467599	0.142214
<i>Nerita</i> y <i>Strombus</i>	0.209657	0.833936

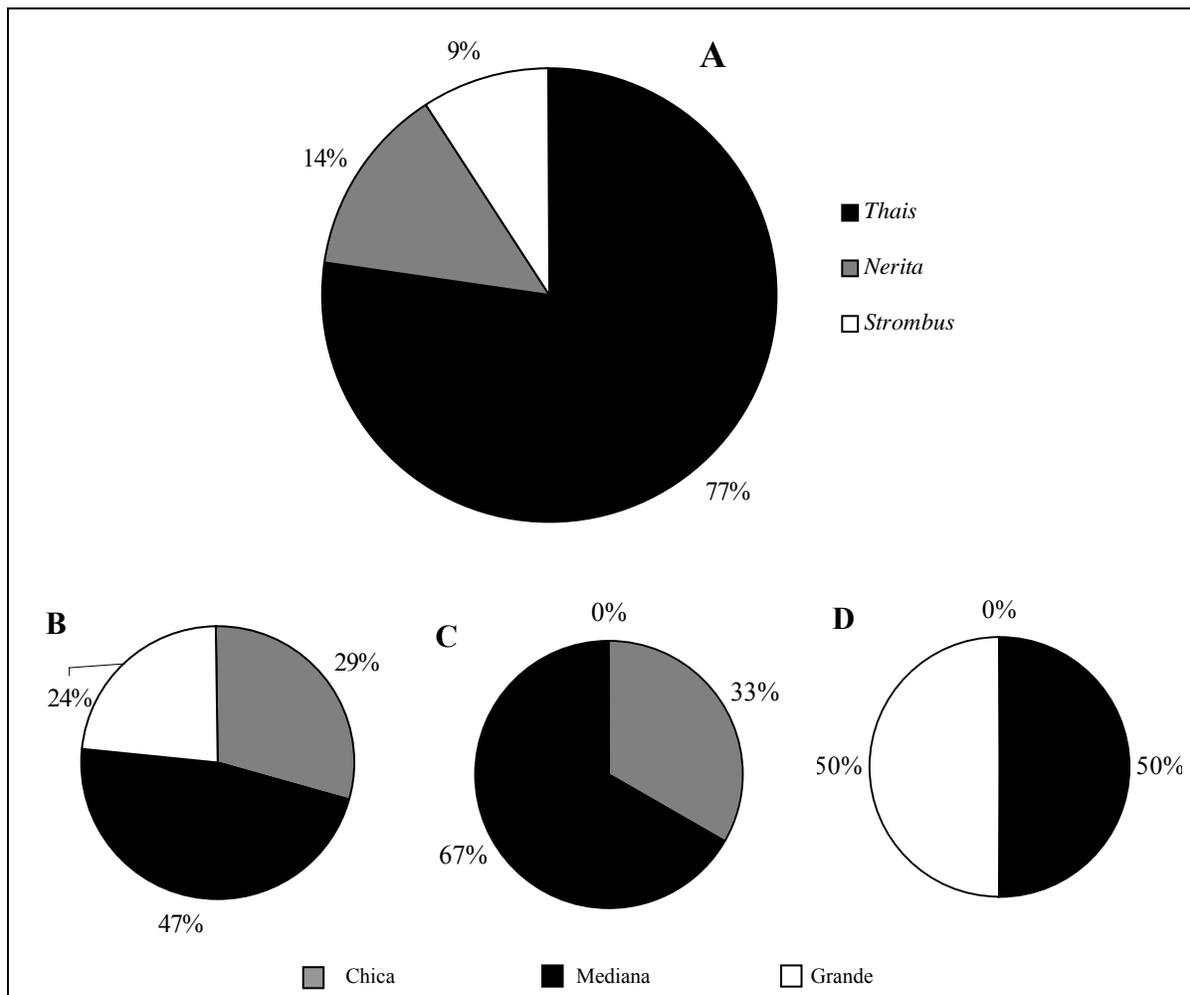
Respecto a la frecuencia con que los machos y hembras de *C. tibicen* cambiaron de concha, no se registraron diferencias significativas entre los sexos de la especie durante las 6 horas de videograbación realizadas en el experimento (U de Mann-Whitney,  $P = 0.74$ ). Es decir, las hembras y machos realizan el mismo número de cambios de conchas (Fig. 12; Tabla 7). En las figuras 13 y 14 se señala el número de cambios totales de concha que realizaron las hembras y los machos de *C. tibicen*, respectivamente, según la especie y talla de gasterópodos en los experimentos de preferencia.



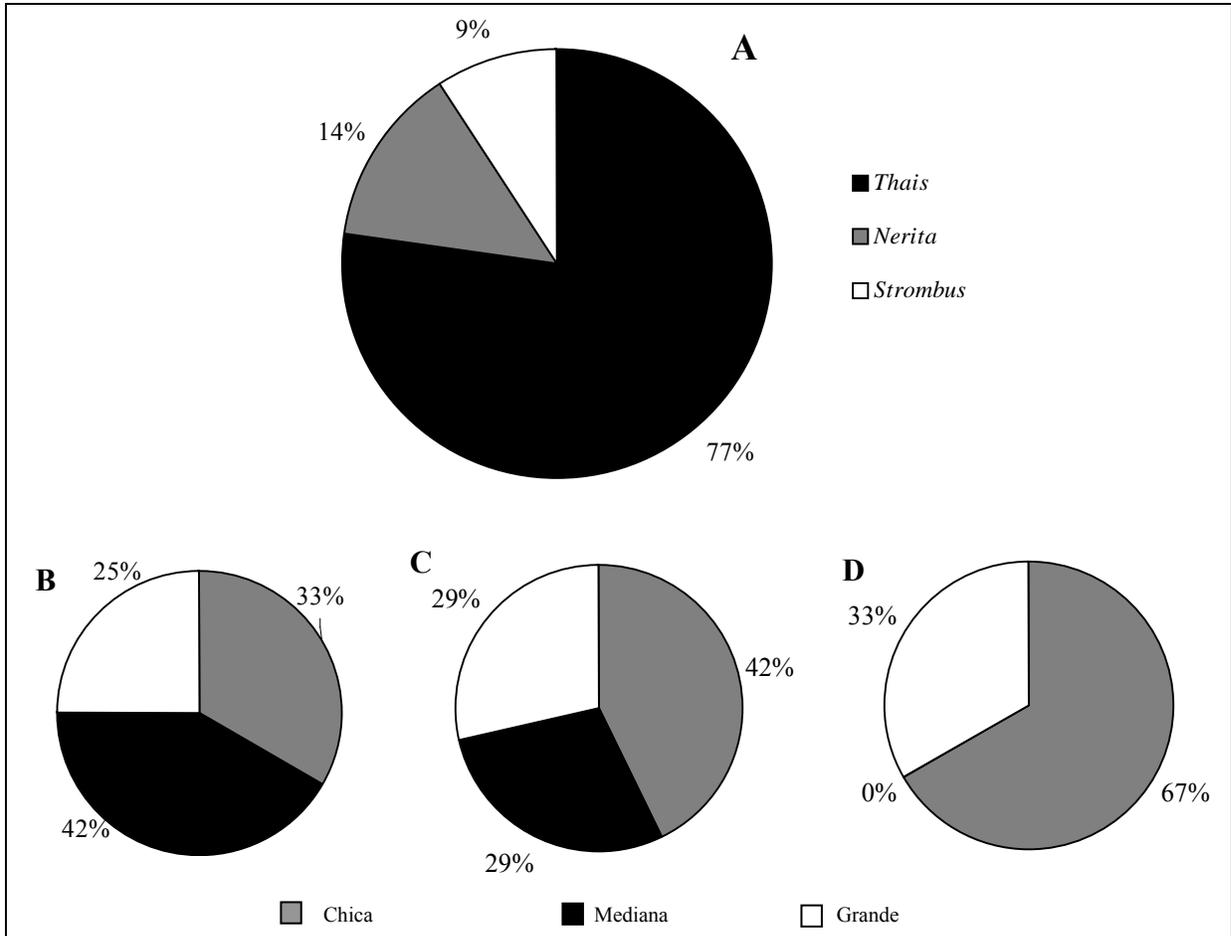
**Figura 12.** Cambios de concha de gasterópodos realizados por machos y hembras durante las primeras seis horas de duración en los experimentos de preferencia ( $X \pm DS$ ).

**Tabla 7.** Cambios de conchas que realizaron machos y hembras de *C. tibicen*, según la especie y talla de gasterópodos. CH = chica, MED = mediana, GDE = grande.

SEXOS	<i>Thais</i> sp.			<i>Nerita</i> sp.			<i>Strombus</i> sp.		
	CH	MED	GDE	CH	MED	GDE	CH	MED	GDE
Hembras	5	8	4	1	2	0	0	1	1
Machos	4	5	3	3	2	2	2	0	1



**Figura 13.** Cambios de concha que realizaron las hembras de *C. tibicen* a diferentes tipos de concha en los experimentos de preferencia. Se muestran los cambios a cualquiera de los tres tipos de concha (A), los cambios a conchas de distintas tallas del género *Thais* (B); los cambios a conchas de distintas tallas del género *Nerita* (C) y los cambios a conchas de distintas tallas del género *Strombus* (D).



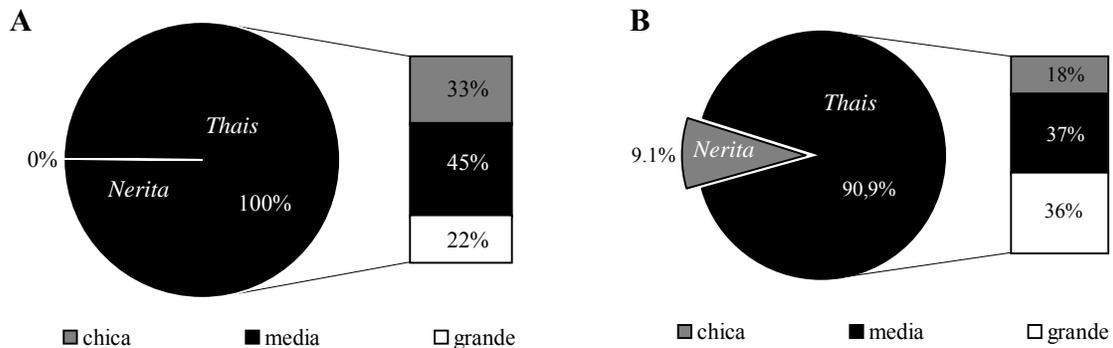
**Figura 14.** Cambios de concha que realizaron los machos de *C. tibicen* a diferentes tipos de concha en los experimentos de preferencia. Se muestran los cambios a cualquiera de los tres tipos de concha (A), los cambios a conchas de distintas tallas del género *Thais* (B); los cambios a conchas de distintas tallas del género *Nerita* (C) y los cambios a conchas de distintas tallas del género *Strombus* (D).

Así mismo, la prueba de rangos de Wilcoxon señala diferencias significativas entre los cambios de conchas realizados por *C. tibicen*. Los cangrejos ermitaños de ambos sexos realizan un mayor número de cambios de conchas cuando estas son del género *Thais*, respecto de los cambios registrados hacia conchas de los otros dos géneros (Tabla 8).

**Tabla 8.** Prueba de Wilcoxon para el número de cambios realizados por el total de individuos de *C. tibicen*, según el género de conchas de gasterópodos. En negritas se indican los datos estadísticamente significativos.

	<b>Z</b>	<b>Nivel de p</b>
<i>Thais</i> y <i>Nerita</i>	2.201	<b>0.028</b>
<i>Thais</i> y <i>Strombus</i>	2.201	<b>0.028</b>
<i>Nerita</i> y <i>Strombus</i>	1.572	0.116

Al concluir el lapso de 24 horas durante el cual los organismos permanecían en el tanque experimental, se registró que 100% de las hembras y 91% de los machos habían seleccionado conchas del género *Thais* de distintas tallas. Sólo un macho de *C. tibicen* ocupó una concha del género *Nerita* al concluir el experimento (Fig. 15). El análisis muestra que no se observan diferencias significativas entre los sexos en cuanto a la talla de concha chica, mediana o grande de *Thais* sp. que prefieren ( $H_{2,3} = 2.0$ ;  $P = 0.37$ ).



**Figura 15.** Preferencias de *C. tibicen* respecto al género de concha ocupada después de un lapso de 24 horas. Las barras representan las tallas de las conchas *Thais* sp. seleccionadas por las hembras (A) y los machos (B).

Los experimentos de preferencia revelaron que la elección de los cangrejos ermitaños está fuertemente asociada con diversos parámetros merísticos de la concha, tales como el peso o las dimensiones de la apertura (Tablas 9 y 10).

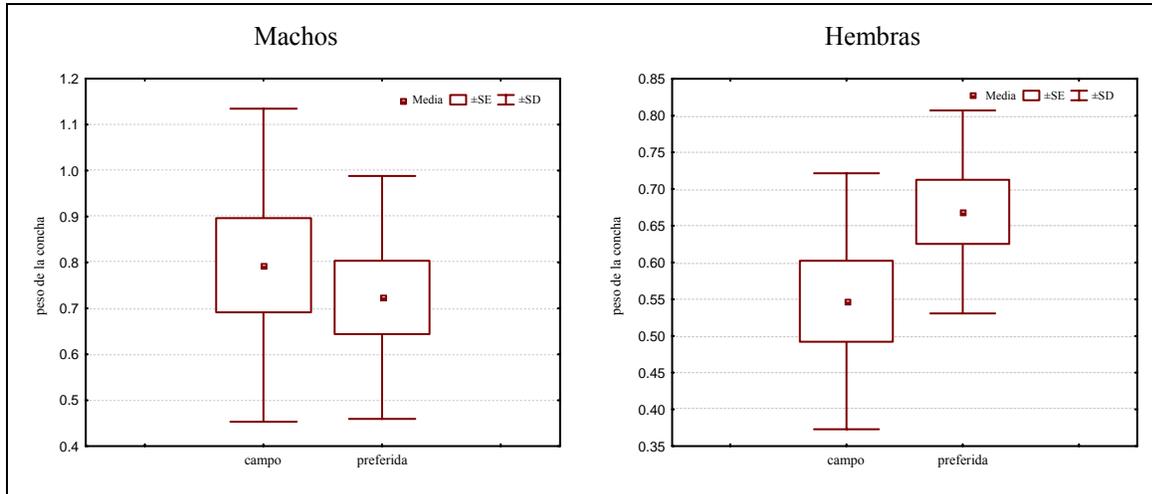
**Tabla 9.** Ecuaciones y parámetros estadísticos de las regresiones entre la talla del cangrejo (PH = peso húmedo; LC = largo del caparazón; LQI = largo de la quela izquierda) y la talla de la concha (PC = peso de la concha; P = profundidad; A = altura; AM = ancho máximo; AMap = ancho de la apertura; Aap = alto de la apertura) de los machos de *C. tibicen* ocupando conchas del género *Thais* en los experimentos de preferencia.

REGRESION LINEAL $\log Y = a + b \log X$	R	R <sup>2</sup>	P
PH X PC = 0.2136+3.9412*x	0.869	0.754	0.0011
PH X P = 6.2632+26.1752*x	0.894	0.799	0.0005
PH X A = 11.3821+53.3737*x	0.922	0.850	0.0001
PH X AM = 8.1342+28.8091*x	0.894	0.798	0.0005
PH X AMap = 3.4969+12.9929*x	0.818	0.668	0.0039
PH X Aap = 7.6625+34.6809*x	0.875	0.766	0.0009
LC X PC = -0.503+0.2071*x	0.848	0.719	0.0012
LC X P = 1.2366+1.4206*x	0.901	0.812	0.0004
LC X A = 1.3286+2.8637*x	0.918	0.844	0.0002
LC X AM = 2.4317+1.5922*x	0.917	0.841	0.0002
LC X AMap = 1.0908+0.6902*x	0.806	0.650	0.0048
LC X Aap = 1.1838+1.8517*x	0.868	0.753	0.0011
LQI X PC = -0.5798+0.2196*x	0.950	0.902	P < 0.05
LQI X P = 1.7435+1.3323*x	0.893	0.797	0.001
LQI X A = 2.8015+2.6099*x	0.884	0.782	0.001
LQI X AM = 3.4156+1.4234*x	0.866	0.751	0.001
LQI X AMap = 0.8253+0.7333*x	0.905	0.820	0.0003
LQI X Aap = 1.2437+1.8376*x	0.910	0.828	0.0003

**Tabla 10.** Ecuaciones y parámetros estadísticos de las regresiones entre la talla del cangrejo (PH = peso húmedo; LC = largo del caparazón; LQI = largo de la quela izquierda) y la talla de la concha (PC = peso de la concha; P = profundidad; A = altura; AM = ancho máximo; AMap = ancho de la apertura; Aap = alto de la apertura) de las hembras de *C. tibicen* ocupando conchas del género *Thais* en los experimentos de preferencia.

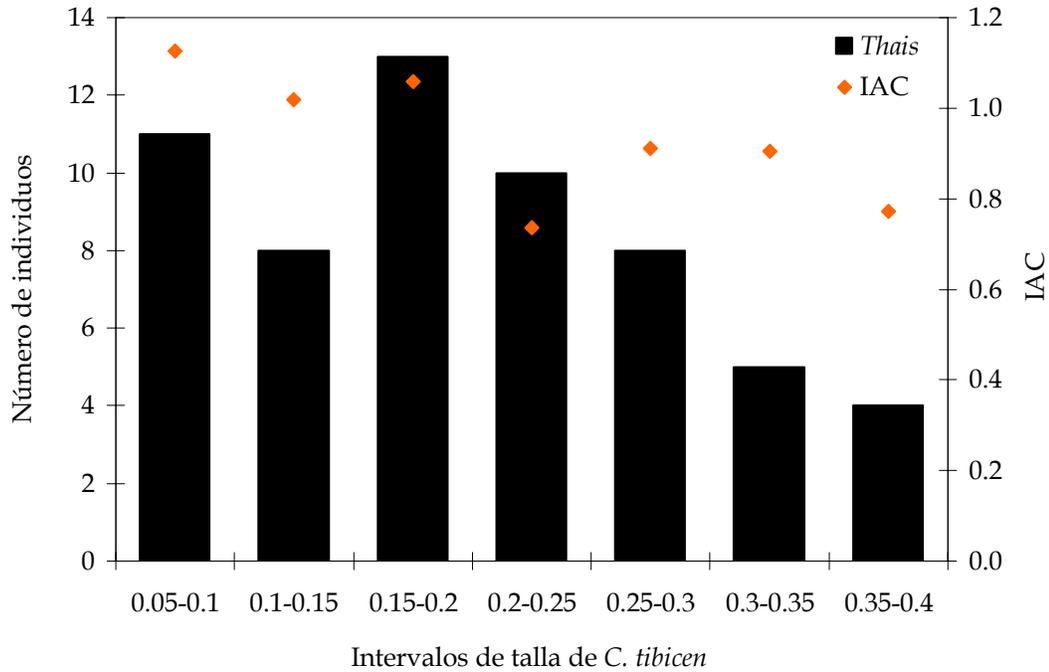
REGRESION LINEAL $\log Y = a + b \log X$	R	R <sup>2</sup>	P
PH X PC = 0.4265+2.3177*x	0.768	0.589	0.01
LC X PC = -0.3653+0.1843*x	0.835	0.697	0.0099
LC X P = 1.9214+1.2767*x	0.842	0.708	0.0088
LC X A = -0.0986+3.0438*x	0.861	0.741	0.0061
LC X AM = 2.0894+1.594*x	0.817	0.668	0.0132
LC X AMap = 0.1942+0.8089*x	0.828	0.685	0.0112
LC X Aap = -0.8173+2.0977*x	0.814	0.663	0.0138
LQI X P = 2.221+1.2573*x	0.852	0.726	0.0072
LQI X A = 1.5504+2.8265*x	0.847	0.718	0.0079
LQI X AM = 1.8375+1.6845*x	0.936	0.876	0.0006
LQI X Aap = -0.6123+2.1186*x	0.843	0.711	0.0085

No se registraron diferencias significativas al comparar las tallas de las conchas que ocupaban los cangrejos ermitaños en el campo y aquellas que eligieron en condiciones de laboratorio ( $U = 191$ ;  $p = 0.46$ ). A pesar de ello, en la Figura 16 se observa que las hembras tuvieron tendencia a elegir conchas del género *Thais* de mayor tamaño, respecto a las que ocupaban en Montepío.



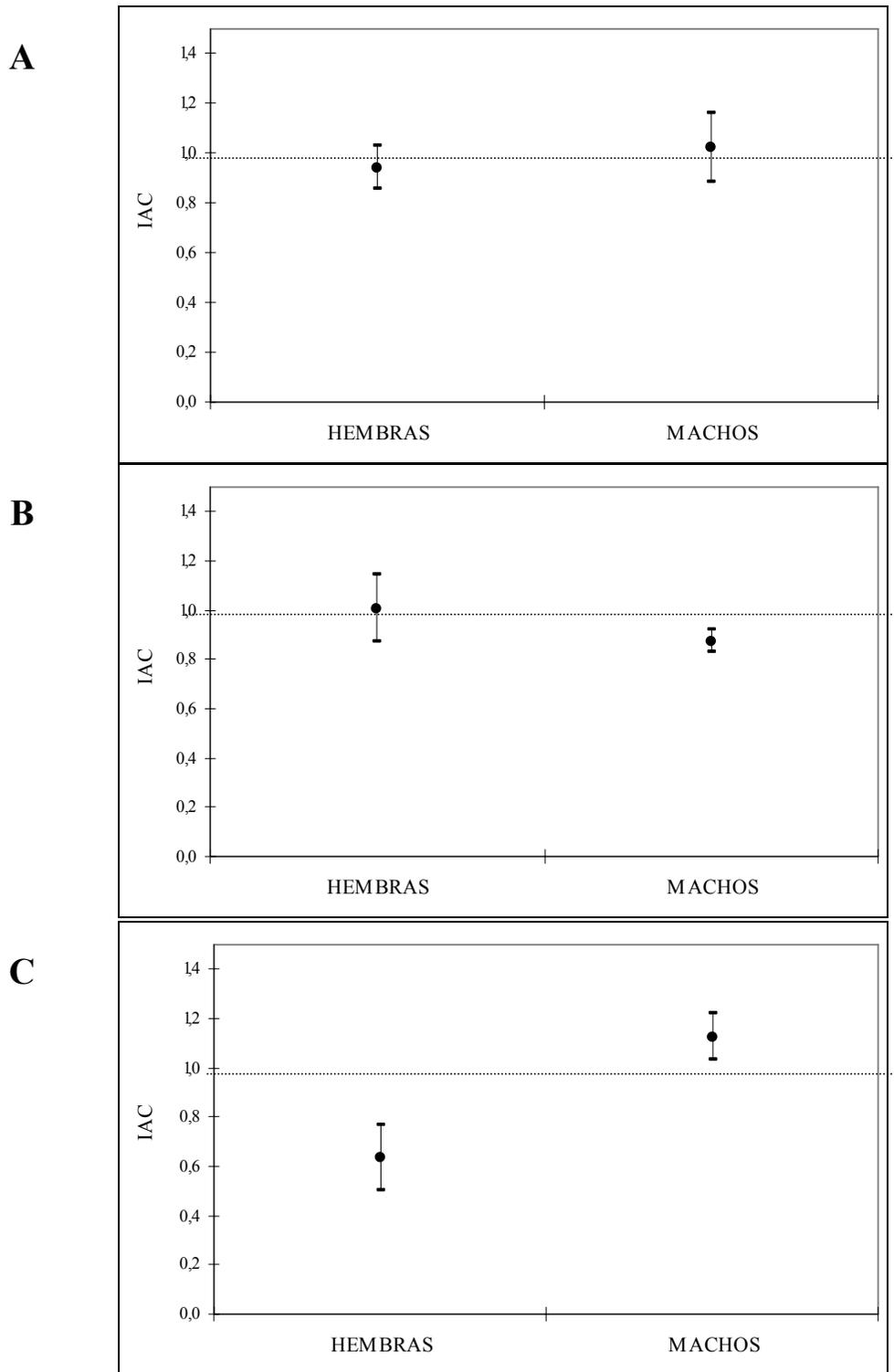
**Figura 16.** Comparación entre la talla de concha que machos y hembras de *C. tibicen* ocupaban en el campo contra el tamaño de la concha de gasterópodo seleccionado en los experimentos de laboratorio.

El tamaño “adecuado” de los cangrejos respecto a la talla de la concha se estimó usando las ecuaciones de regresión entre el peso de la concha seleccionada durante el experimento de preferencia y el peso del cangrejo ermitaño. A partir de los valores generados en esta ecuación se calculó el índice de adecuación de la concha (IAC), mismo que se estimó únicamente para aquellos anomuros que ocupaban conchas del género *Thais* en el área de estudio (Fig. 17). Esto debido a que durante los experimentos de preferencia los animales seleccionaron únicamente una concha diferente a las del género *Thais* (*Nerita*), por lo que no fue posible calcular el IAC. Agrupando los datos obtenidos durante los tres muestreos, el IAC promedio de la población fue de  $0.96 \pm 0.34$ . Este índice mostró un valor en los machos de  $0.98 \pm 0.28$ ; mientras que para las hembras fue de  $0.92 \pm 0.42$ .



**Figura 17.** Variación de los valores del Índice de Adecuación de la Concha (IAC) para las conchas del género *Thais* en relación con los intervalos de talla de *C. tibicen*.

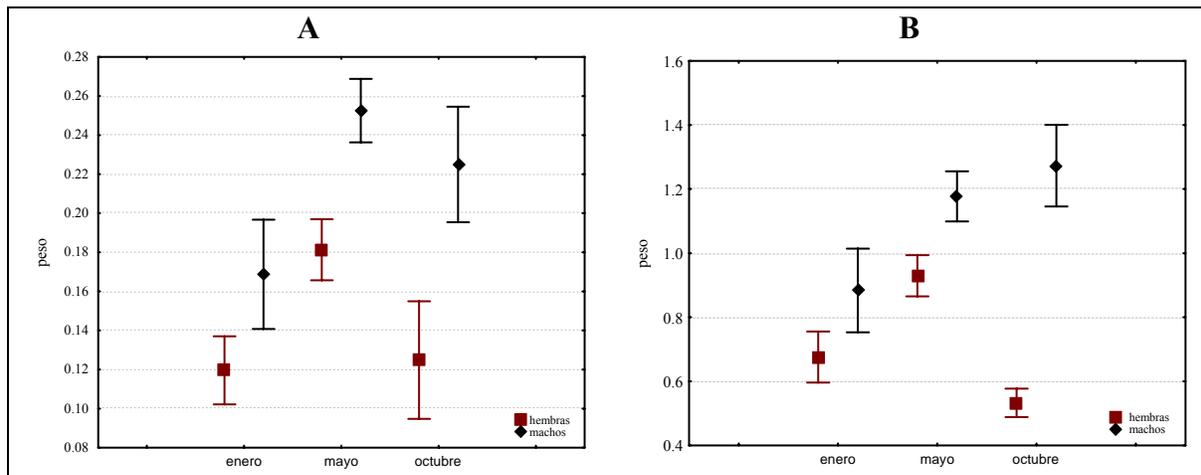
Al comparar los datos de cada colecta se observan diferencias en los valores del IAC entre los sexos de *C. tibicen* así como entre las tallas de los individuos y en el tamaño de concha ocupada (Fig. 18 y 19; Tabla 11). Los machos fueron 29.41%, 28% y 45.45% más grandes que las hembras en enero, mayo y octubre, respectivamente (prueba de t;  $P < 0.05$ ). En cuanto al tamaño de las conchas ocupadas por los machos durante enero, mayo y octubre, estas fueron 23.86%, 21.19% y 58.27%, más grandes que las utilizadas por las hembras durante dichos meses (prueba de t;  $P < 0.05$ ).



**Figura 18.** Índice de Adecuación de la Concha ( $X \pm ES$ ) para machos y hembras ocupando conchas del género *Thais* en el área de estudio durante Enero (A); Mayo (B) y Octubre (C). La línea señala los valores donde los cangrejos ocupan la concha de tamaño adecuado de acuerdo a los resultados de los experimentos de preferencia.

**Tabla 11.** Comparación entre los valores de IAC, talla de los cangrejos ermitaños y tamaño de la concha ocupada en el campo, para machos y hembras de *C. tibicen* registrados durante los 3 muestreos. En negritas se señalan las diferencias estadísticamente significativas entre los datos de machos y hembras.

PARÁMETROS	ENERO			MAYO			OCTUBRE		
	Total	♀	♂	Total	♀	♂	Total	♀	♂
IAC	0.99±0.37	0.94±0.40	1.02±0.35	0.93±0.32	1.01±0.45	0.87±0.18	0.99±0.37	0.63±0.26	1.13±0.75
		<b>p = 0.34</b>			<b>p = 0.14</b>			<b>p &lt; 0.05</b>	
Talla <i>C. tibicen</i>	0.14±0.07	0.12±0.05	0.17±0.08	0.22±0.08	0.18±0.05	0.25±0.07	0.18±0.10	0.12±0.06	0.22±0.10
		<b>p = 0.09</b>			<b>p &lt; 0.05</b>			<b>p = 0.05</b>	
Talla de conchas	0.75±0.34	0.67±0.24	0.88±0.39	1.04±0.35	0.93±0.22	1.18±0.34	0.94±0.53	0.53±0.09	1.27±0.44
		<b>p = 0.11</b>			<b>p = 0.02</b>			<b>p &lt; 0.05</b>	



**Figura 19.** Talla de hembras y machos de *C. tibicen* (A) y de las conchas de gasterópodos que éstos ocupaban (B) en las diferentes colectas realizadas en Montepío, Veracruz ( $X \pm 0.95*ES$ ).

## DISCUSION

En el presente estudio se encontró que el cangrejo ermitaño *Calcinus tibicen* ocupó 24 especies de conchas de gasterópodos diferentes en Montepío, Veracruz. Para esta zona, se ha reportado que *C. antillensis*, la otra especie de ermitaño numéricamente dominante, llega a usar hasta 53 especies distintas de conchas de gasterópodos (Argüelles, 2004). Así mismo, Bertness (1982) reportó que *C. tibicen* ocupa 22 especies de conchas durante el estudio que condujo en el arrecife Fort Randolph en Panamá, mientras que Mantelatto y García (2000) observaron en la costa rocosa de Praia Grande, Ubatuba, Brasil, esta especie de anomuro usando siete de las doce especies de gasterópodos presentes en dicha zona; en tanto que Floeter *et al.* (2000) lo encontraron ocupando cinco tipos de conchas en las Islas Galheta, localizadas también en Brasil.

El patrón de ocupación de conchas en poblaciones naturales de cangrejos ermitaños está determinada parcialmente por la disponibilidad relativa de tallas y tipos de conchas de gasterópodos vacantes (Bertness, 1982). En Montepío, los cambios en los patrones de ocupación de los distintos géneros de conchas por *C. tibicen* en las diferentes épocas del año son evidentes, especialmente en el mes de octubre respecto a enero y mayo. Estos cambios pueden ser resultado de la estacionalidad, ya que las condiciones ambientales se modifican a lo largo del año pudiendo determinar diferencias en la abundancia y disponibilidad de distintos tipos y tallas de conchas.

Los factores ambientales determinan la dinámica poblacional de los gasterópodos. Por ejemplo, en *Strombus gigas* se presenta una amplia variación en la mortalidad en función de la talla de los moluscos, causada por la estacionalidad interanual y las fuentes de variación ambiental específicas de la zona (Stoner y Glazer, 1998). Mientras que para *Thais haemastoma* en el Golfo de México, Brown y Richardson (1987) señalan que tanto la densidad como la estructura de tallas, exhiben cambios estacionales y variaciones entre las localidades de distribución, de acuerdo a las condiciones físicas de cada área.

Así mismo, desde el punto de vista meteorológico, Montepío se encuentra bajo la influencia de disturbios cíclicos provocados por la época de nortes en el Golfo de México, que ocasionan una mayor intensidad del oleaje así como la resuspensión del sedimento, lo que origina diferentes grados de estrés físico en los organismos de aguas someras e intermareales (Hernández, 2006, comunicación personal). Las variaciones en las condiciones de estrés ambiental pueden causar mortalidad diferencial en la población de gasterópodos en las distintas épocas del año, resultando en diferencias respecto a la abundancia de tipos y tallas de cochas disponibles para los anomuros. En la literatura reportada para otras especies de *Calcinus* o para otras poblaciones de *C. tibicen* se puede observar que las conchas ocupadas comúnmente varían en función del tipo de concha disponible.

Además, la diversidad de las especies de cangrejos ermitaños en una localidad específica está relacionada no solamente con la distribución latitudinal o con el suplemento de conchas de gasterópodos disponibles, sino con las otras especies de ermitaños que compiten interespecíficamente por las conchas vacantes (Mantelatto y García, 2000). Así, las variaciones en los patrones de ocupación de conchas por los cangrejos ermitaños en Montepío pueden atribuirse a diferencias en las condiciones ambientales y bióticas en la zona.

Debido a que la disponibilidad de conchas para los anomuros por lo general es limitada y a que las conchas preferidas pueden ser raras, los cangrejos ermitaños pueden ser encontrados con alta frecuencia en conchas que no son de la arquitectura o talla preferida (Bertness, 1980). Es por esto que el uso de conchas de gasterópodos en el campo no refleja necesariamente la preferencia de los cangrejos ermitaños por ciertas especies de conchas (Bertness, 1982). En los experimentos desarrollados en el laboratorio *C. tibicen* mostró una marcada preferencia por conchas del género *Thais*, ya que el 95.24% de los ermitaños seleccionó este género de gasterópodo.

Este patrón difiere de lo reportado por García y Mantelatto (2001) para esta especie de anomuro, ya que las conchas de *Thais haemastoma* no fueron las preferidas en los

experimentos que condujeron en Brasil. En contraste con *C. tibicen* de Montepío, los cangrejos brasileños no mostraron preferencia por ninguna de las tres especies de gasterópodos que le fueron ofrecidas (*Thais haemastoma*, *Leucozonia nassa* y *Pisania auritula*). Así, la alta frecuencia de ocupación de *Thais* en Brasil fue atribuida a su alta disponibilidad cuanti- y cualitativa en la zona (Mantelatto y García, 2000). Las disimilitudes observadas entre los resultados de ambos trabajos, a pesar de tratar con la misma especie de cangrejo ermitaño, podrían explicarse a través del importante papel que desempeñan las distintas presiones selectivas sobre la preferencia de los anomuros en las comunidades. Es decir, puede predecirse que las diferencias entre las presiones selectivas tanto físicas como biológicas de distintas áreas biogeográficas, deben resultar en diferentes patrones de preferencia de los recursos (Bertness, 1982).

Más del 50% de los ermitaños colectados durante enero y mayo en Montepío se encontraron ocupando conchas del género preferido (*Thais*). Esto coincide con otros estudios que han reportado previamente que los ermitaños seleccionan en el laboratorio, las especies de conchas ocupadas con mayor frecuencia en el campo (Abrams, 1978; Elwood *et al.*, 1979; Siu y Lee, 1992; Ohmori *et al.*, 1995; Hahn, 1998).

En el mes de octubre el porcentaje de anomuros en conchas *Thais* disminuyó respecto a los muestreos anteriores; sin embargo, a pesar de esto su uso puede considerarse frecuente respecto a otras especies ya que el 30% de *C. tibicen* ocupaban éstas conchas de gasterópodos. Durante el mes de octubre *C. tibicen* se encontró con mayor frecuencia en conchas *Strombus* sp.

La dinámica poblacional de los cangrejos ermitaños está relacionada a la de los gasterópodos presentes en su hábitat (Mantelatto y García, 2000) debido a lo cual, la alta ocupación de una especie determinada de gasterópodo en el campo puede ser atribuida a las variaciones en la mortalidad de las distintas especies de gasterópodos, que resulta en una mayor abundancia de conchas disponibles. Es importante señalar que no se encontraron conchas vacías de ninguna de las especies de gasterópodos ocupadas por *C. tibicen* en la zona lo cual, aunado a los datos de preferencia, sugiere que la frecuencia de ocupación de

conchas en Montepío está determinado no sólo por la preferencia de los ermitaños, sino también por la disponibilidad de conchas.

El índice de adecuación de la concha (IAC) indica el tamaño del cangrejo en función de la talla de la concha preferida; es decir, revela si el cangrejo ocupa en el campo una concha de talla similar, mayor o menor a la que prefiere bajo condiciones controladas y disponibilidad. El IAC general calculado en este estudio para los ermitaños ocupando conchas del género *Thais*, decrece al incrementarse la talla del cangrejo, indicando que los cangrejos más grandes tienden a ocupar conchas de talla menor a la del tamaño preferido. Esto podría estar asociado a la menor disponibilidad de conchas de mayor talla del género *Thais* en el campo. Esta tendencia, donde el IAC decrece al incrementarse la talla del cangrejo concuerda con los estudios de Vance (1972b), Bertness (1980, 1981a), Ohmori *et al.* (1995) y García y Mantelatto (2001).

Asimismo, los valores del IAC obtenidos eran muy cercanos a 1, lo cual muestra que, al menos en los meses de enero y mayo la población que en Montepío ocupa conchas del género *Thais* utiliza gasterópodos de talla relativamente adecuada. Esto bajo el supuesto de que los cangrejos ermitaños seleccionan en el laboratorio el tipo y talla de concha que maximiza su adecuación (Bertness, 1981).

Por otra parte, debido a que en *C. tibicen* se han reportado consecuencias reproductivas diferentes para cada sexo en función del tipo de concha ocupada (Hazlett y Baron, 1989; Brown *et al.*, 1993), el sexo de los organismos se examinó como otro factor. Sin embargo, no se registraron diferencias entre los géneros de conchas de gasterópodos que ocupaban machos y hembras en Montepío, ni en cuanto a la preferencia por cierto tipo de conchas en los experimentos de laboratorio; este punto coincide con lo registrado para esta especie por Hazlett (1981). De igual forma, tampoco se observó que la duración del proceso de inspección de la concha o los cambios de una concha a otra difirieran entre los sexos, lo cual concuerda con lo reportado por Brown *et al.* (1993) para *C. tibicen* en cuanto a la duración del proceso de exploración de la concha por hembras y machos.

Sin embargo, los valores de talla observados en las diferentes colectas muestran que los machos tendieron a ser de mayor tamaño y a ocupar conchas más grandes que las hembras. El hecho de que la talla de los machos tienda a ser mayor que el de las hembras podría atribuirse a varios factores, tales como diferencias en la distribución de los sexos en la intermareal, en la mortalidad y/o en la tasa de crecimiento. Es probable que las hembras de mayor talla (posiblemente ovígeras) se desplacen a sitios de mayor estrés hidrodinámico, como sucede en *C. antillensis* en esta misma zona de estudio (Argüelles, 2004), donde el riesgo de ser depredado es menor (Bertness 1981b; Palmer, 1988; Denny y Gaines, 1990; Powers y Kittinger, 2002).

Por otra parte, también es posible que al ocupar conchas menos adecuadas (de acuerdo a los valores del IAC calculados para cada sexo) la tasa de mortalidad de las hembras sea mayor, ya que el uso de una concha demasiado pequeña inhibe el crecimiento, reduce la protección contra depredadores, disminuye la sobrevivencia y el éxito reproductivo en ambos sexos (Gherardi, 2005). O bien las diferencias registradas en la talla se pueden explicar a partir del dimorfismo sexual en el tamaño del cangrejo encontrado para *C. tibicen*, donde los machos alcanzan mayores dimensiones que las hembras principalmente respecto a la talla de la quela (Fransozo *et al.*, 2003).

De acuerdo a Abrams (1988) el dimorfismo sexual en las tallas puede explicarse a través de dos factores: (1) la competencia intraespecífica y (2), la asignación de energía metabólica (e.g. las hembras maduras invierten en reproducción y los machos en crecimiento somático). Esto bajo el supuesto de que la selección natural debe favorecer machos grandes si estos tienen ventajas sobre los de menor talla, ya sea en la competencia intrasexual, competencia por hembras receptivas, competencia por conchas adecuadas y/o en la obtención de copulas (Mantelatto y García, 2000). De hecho, se han observado diferencias entre sexos en los patrones de crecimiento relativo de *C. tibicen* donde los machos crecen más rápido que las hembras, debido a que éstas últimas llevan a cabo una mayor asignación energética hacia la reproducción lo cual puede explicar las tallas pequeñas alcanzadas por este sexo (Fransozo *et al.*, 2003).

En los meses de enero y mayo, el IAC del género *Thais* mostró valores cercanos a 1. Es decir, los cangrejos de ambos sexos ocupaban conchas relativamente adecuadas a su talla. Sin embargo, los valores del IAC registrados en el mes de octubre mostraron que mientras el índice se mantuvo cercano a 1 en el caso de los machos, el de las hembras se redujo aproximadamente un 40% en relación a los meses anteriores. Es decir, durante el mes de octubre las hembras tendieron a ocupar conchas de tallas menores a las preferidas. Es probable que esto último se relacione con diferencias en las habilidades competitivas entre machos y hembras de cangrejos ermitaños, como se ha documentado en pruebas de laboratorio donde los machos son competidores superiores a las hembras en términos de la obtención de conchas (Bertness, 1981).

Las conchas son comúnmente obtenidas por “negociación” (Hazlett 1980), por competencia con hetero- y con-específicos o pueden ser encontradas tras la muerte del caracol en sitios de depredación de gasterópodos (Rittschof, 1980a, 1980b). Los resultados que obtuvimos de los experimentos de preferencia muestran que en condiciones de disponibilidad de conchas, tanto hembras como machos de *C. tibicen* (del intervalo completo de tallas) seleccionan conchas de tamaño similar. Esto, junto con los datos observados en el campo, apoya la hipótesis que propone que los machos podrían ser mejores competidores por conchas que las hembras, resultando en que los primeros utilicen gasterópodos del tipo más adecuado en el rango de mayor tamaño, donde las conchas constituyen un recurso más limitado (Vance, 1972a). Probablemente, la intensidad de la competencia – tanto directa como explotativa- entre los sexos se establezca en función de la disponibilidad y abundancia interanual, de las diferentes tallas de conchas del género preferido (*Thais* para *C. tibicen* en Montepío).

Las diferencias mencionadas entre los sexos, considerando qué tan adecuadas son las conchas en función del hábitat, podrían asociarse a diferencias en las presiones selectivas respecto al tiempo, energía y/o riesgo de depredación actuando sobre los anomuros (Bertness, 1981). Es posible sugerir que hembras y machos de esta especie tienen motivaciones, beneficios y costos disímiles para involucrarse en las búsquedas o peleas por conchas de cierta especie y talla de gasterópodos. De tal forma que en aquellas temporadas

cuando la disponibilidad de las conchas de talla y tipo preferido es reducida, los machos pueden estar ocupando las conchas mas adecuadas y restringen a las hembras a conchas que son pequeñas respecto a su propia talla.

El presente trabajo contribuye al puntualizar que la selección de la concha debe ser evaluada como un proceso que involucra preferencias individuales y sexuales para diferentes dimensiones y tipos de conchas, así como en función de la estacionalidad y de las fuentes de variación ambiental específicas de cada zona.

## CONCLUSIONES

- Los cambios en los patrones de ocupación de los distintos géneros de conchas por *C. tibicen* difirieron en las diferentes épocas del año.
- La frecuencia de ocupación de conchas en Montepío está determinada no únicamente por la preferencia de los ermitaños, la disponibilidad puede jugar un papel importante en los patrones de ocupación.
- En los experimentos de laboratorio tanto hembras como machos de *C. tibicen* mostraron preferencia por conchas del género *Thais*. Tanto hembras y machos seleccionaron conchas de talla similar.
- El Índice de Adecuación de la Concha (IAC) general calculado para *C. tibicen* ocupando conchas del género *Thais* decrece al incrementarse la talla del cangrejo, lo que indica que los cangrejos más grandes tienden a ocupar conchas de talla menor a la del tamaño preferido.
- Los machos tendieron a ser de mayor tamaño y a ocupar conchas más grandes que las hembras. De acuerdo al IAC, los machos ocupan conchas de talla mas adecuada que las hembras.
- Es necesaria una comprensión más detallada de la interacción entre los procesos biológicos y los factores ambientales que determinan la selección y las consecuencias funcionales y poblacionales que se derivan de la ocupación de diferentes especies y tallas de conchas.

## CAPITULO II

### **ENERGÉTICA DE *Calcinus tibicen*: VARIACIONES EN LOS COSTOS DE LOCOMOCIÓN AL USAR DISTINTOS TIPOS DE CONCHA**

#### **Introducción**

La locomoción, el movimiento a través del ambiente, es una conducta preponderante en la determinación de la morfología y la fisiología animal. Las presiones evolutivas por movimientos eficientes, rápidos, ajustables o confiables presionaron continuamente el desarrollo de diversos diseños en los organismos (Dickinson *et al.*, 2000). El estudio de las funciones locomotoras ha contribuido a la comprensión de temas fisiológicos críticos, tales como determinar la función específica de una estructura o si la Selección Natural favorece individuos con capacidades de desempeño superiores (revisado en Bennett y Huey, 1990). Dichos estudios tienen aplicaciones en diversos campos de la biología tales como la ecología, la evolución y la conservación. Esta sinergia entre áreas no es sorprendente debido a que la capacidad locomotora está íntimamente asociada con la ecología animal, en parte como consecuencia de que la habilidad de desplazarse en un ambiente determinado afecta la proporción del hábitat que le es accesible al organismo. Asimismo, la modulación de la locomoción determina el componente temporal de cómo los animales explotan el espacio (Irschick y Garland, 2001).

La observación del mundo a través del cual un animal se mueve revela que las propiedades físicas del ambiente tienen profundos efectos en su desempeño. Por ejemplo, algunos animales que viven en la zona intermareal se enfrentan a un cambio extremo en la densidad del fluido. Cuando los cangrejos intermareales se desplazan en el sustrato por arriba de la línea de agua, predominan las fuerzas gravitacionales y entonces recurren a un tipo de desplazamiento similar al de los insectos (Irschick y Garland, 2001). Mientras que cuando se encuentran suspendidos por el agua que los rodea, los efectos de las fuerzas hidrodinámicas son entonces más importantes que la gravedad. Bajo el agua, los animales cambian su forma de desplazamiento en avances ocasionales, con uno o dos artejos

---

---

apoyados en el sustrato, generando el impulso suficiente para mantener al animal deslizándose horizontalmente (Dickinson *et al.*, 2000).

Los animales moviéndose en su ambiente contienden contra cargas dinámicas que les son impuestas por el medio. Por ejemplo, los animales que viven en costas sujetas a la acción del oleaje están expuestos a un flujo de agua que sube y baja rápida y constantemente. Las fuerzas hidrodinámicas impuestas por cada ola pueden arrastrar a un cangrejo en locomoción o bien pueden forzarlo a gastar energía adicional para moverse o en evitar ser desprendido del sustrato. De tal manera que el desplazamiento se ve restringido por la naturaleza dinámica del flujo de agua en el ambiente.

El viento y el flujo de agua en el medio son turbulentos y los animales que nadan, vuelan, se deslizan o corren en su ambiente pueden ser arrastrados por ráfagas o fuerzas turbulentas de agua o aire momentáneas. Los diseños corporales en este tipo de ambiente tienden a ser mecánicamente estables y oponen resistencia hacia cambios impuestos por el propio animal. En contraste, los cuerpos mecánicamente inestables que pueden fácilmente ser sacados de curso tienen la capacidad de ajustarse rápidamente a maniobras voluntarias de conducción. Estas disyuntivas entre la maniobrabilidad y la estabilidad pasiva pueden observarse en los diseños de algunos animales tanto acuáticos como terrestres (Dickinson *et al.*, 2000).

La obtención de diversos recursos, como energéticos o reproductivos con frecuencia se logra a través de la locomoción. Sin embargo, para evaluar los beneficios de dicha adquisición deben considerarse los costos de tales movimientos. Los costos no implican únicamente el consumo energético y de tiempo directamente asociado con la actividad locomotora, incluyen también posibles cambios en las presiones de depredación y la probabilidad de moverse hacia zonas donde los recursos o las condiciones pueden ser menos favorables (Hazlett, 1983).

Los cangrejos ermitaños caminan hacia adelante con una locomoción hexapodal y tienen una morfología corporal asimétrica, como otros crustáceos. Sin embargo, la

característica distintiva de los cangrejos ermitaños es el uso de conchas de moluscos, aún cuando cargar una pesada concha sea costoso energéticamente. Por ejemplo, el cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus* consume 50% más oxígeno cuando camina ocupando una concha que cuando camina desnudo (Herreid y Full, 1986). Estas conchas son periódicamente cambiadas por otras de talla distinta aunque, debido a la intensa competencia por este recurso limitante, cangrejos del mismo tamaño pueden ocupar conchas de masas muy distintas. Los anomuros ofrecen una gran ventaja para el estudio de la energética de la locomoción, ya que son organismos que en situación natural portan una carga que puede influenciar seriamente los costos en el desplazamiento (Herreid y Full, 1986). Por lo general, se asume que los beneficios ganados a partir de la actividad locomotora exceden en promedio los costos de dichos movimientos (Covich, 1976).

En particular, cualquier adición de peso a la concha parece que incrementa el costo energético de ocuparla. La hipótesis de ahorro energético (ESH) propuesta por Osorno *et al.* (1998) sugiere que el peso de la concha afecta más severamente a los cangrejos terrestres que a los marinos (Osorno *et al.*, 2005). También se ha reportado que el tipo y la talla de concha ocupada por los cangrejos ermitaños está en función de las fuerzas hidrodinámicas presentes en la zona intermareal, lo cual explica la segregación diferencial de los cangrejos ermitaños a lo largo del gradiente de velocidades de corriente característico de ese tipo de sistemas. La morfología, talla y orientación de las conchas de gasterópodos hacia el flujo ocupadas por los cangrejos ermitaños les proporcionan una tolerancia diferencial al desplazamiento por la corriente de agua (Argüelles, 2004).

Los cangrejos ermitaños en los que se basa este estudio prefieren conchas del género *Thais*, cuando se les da a escoger entre éstas y conchas de los géneros *Nerita* y *Strombus*. En este trabajo se pretende probar la hipótesis que una de las posibles causas de la preferencia de *C. tibicen* por conchas del género *Thais* pueda atribuirse a los menores costos de locomoción asociados a este tipo de conchas.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Estimar y analizar las variaciones en los costos energéticos en la locomoción de *Calcinus tibicen* al utilizar distintos tipos de concha de gasterópodo.

### Objetivos particulares

1. Determinar si existe un costo diferencial en la energética de locomoción a partir del tipo de concha de gasterópodos que ocupe *Calcinus tibicen*.
2. Determinar si existe un costo diferencial en la energética de locomoción con relación a la talla de la concha de gasterópodo que ocupe *C. tibicen*.

## HIPÓTESIS

Si un factor importante en la selección de conchas son los costos energéticos en la locomoción, entonces los costos dependerán del tipo y talla de la concha ocupada por el cangrejo ermitaño, siendo la concha preferida la que ofrece un menor gasto energético durante la caminata.

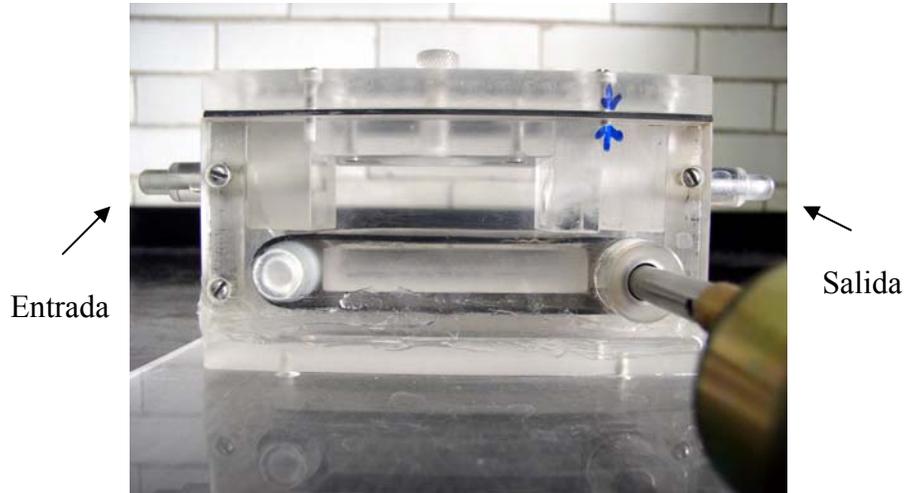
## MÉTODOS

Los ejemplares de *C. tibicen* fueron capturados, mantenidos, aclimatados e identificados usando el mismo procedimiento descrito en el capítulo I. Asimismo, se determinaron los parámetros merísticos de la concha de gasterópodo y del cangrejo que la ocupaba como se describió anteriormente.

### **COSTOS EN LA LOCOMOCIÓN DE *Calcinus tibicen*:**

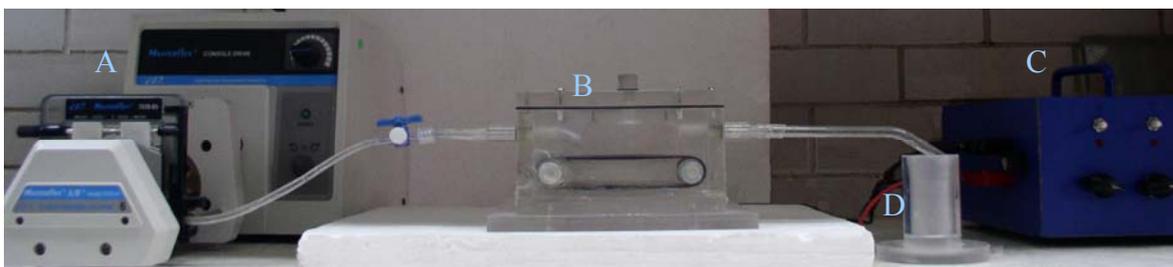
Para poder determinar los costos en la locomoción de *C. tibicen* al usar distintos tipos de concha, se midió el metabolismo de actividad de los cangrejos a través del consumo de oxígeno ( $\text{VO}_2$ ). La estimación se realizó en **43** organismos (**24** machos y **19** hembras) en un intervalo de talla de 5.19 a 10.79 mm de SL y de peso de 0.12 a 0.84 g. Se utilizaron conchas de tres especies en este experimento: *Thais haemastoma biserialis*, *Nerita fulgurans* y *Strombus alatus*. Los cangrejos utilizados experimentalmente en *Thais* sp. y *S. alatus*, así como 3 individuos en *N. fulgurans*, ocupaban esa concha desde que fueron colectados en el área de estudio. Al resto de los individuos, tras ser removidos de su concha, se les ofrecieron gasterópodos de *Nerita fulgurans* de tallas adecuadas a su tamaño, considerando los modelos de regresión señalados anteriormente. En este caso, los animales permanecieron por al menos una semana en la concha ofrecida.

Sólo cangrejos ermitaños que no presentaran parásitos evidentes y que no hubieran perdido algún apéndice fueron utilizados en el experimento. Los organismos permanecieron sin alimento por un periodo de 12 horas previas a la medición del metabolismo, con el fin de evitar interferencia de los procesos digestivos en la respiración. Se realizaron mediciones del consumo de oxígeno de *C. tibicen* en las 2 condiciones distintas a las que estuvieron sujetos los organismos durante cada experimento: reposo y caminata.



**Figura 20.** Esquema de la cámara respirométrica usada durante la fase experimental.

Los cangrejos se colocaron individualmente en respirómetros, con agua de mar preparada a  $34 \pm 1$  UPS y a una temperatura de  $24 \pm 1^\circ \text{C}$ , al menos dos horas antes de dar inicio a la prueba, ya que este es tiempo suficiente para que los organismos se recuperen de la manipulación y se obtengan valores del reposo constantes (Herreid y Full, 1986). Asimismo se utilizó una cámara control sin organismo para corregir los valores de consumo de oxígeno en las cámaras experimentales. Los respirómetros utilizados se diseñaron como cámaras de acrílico transparente, rectangulares, con una capacidad de 135 ml. Las cámaras respirométricas contaban con una entrada y una salida de agua regulada. Las llaves para regular el flujo de agua en las cámaras (entrada y salida) se ubicaban en los extremos laterales del sistema (Fig. 20). El flujo de agua se reguló a través de una bomba peristáltica, ajustando el mismo a una tasa de  $0.11 \pm 0.05$  L/h.



**Figura 21.** Sistema experimental utilizado para estimar la resistencia de los costos de locomoción de *Calcinus tibicen*. A) bomba peristáltica; B) cámara respirométrica; C) batería del motor; D) cámara de colecta de muestra.

Las cámaras respirométricas contaban con una banda caminadora en el fondo, cuyo movimiento fue regulado a través a un motor eléctrico (Globe Motors, Gearcase 12 VDC) conectado a una batería. Este sistema permite controlar la velocidad de giro de la banda con lo cual se mantuvo la velocidad locomotora a la cual se expusieron los organismos (Fig. 21).

El consumo de oxígeno de los cangrejos ermitaños se estimó en dos niveles de actividad a) una fase de reposo y b) una fase de locomoción. El metabolismo de reposo se midió en las cámaras respirométricas descritas anteriormente. Los cangrejos se colocaron en las cámaras dos horas antes de dar inicio a los experimentos. En general, los animales permanecían inmóviles en las cámaras tanto durante la fase de aclimatación al sistema experimental, como durante el periodo de medición del metabolismo de reposo. Los registros de los cangrejos que mostraron actividad durante esta fase no fueron considerados en el análisis, se realizaron entre 4 mediciones consecutivas del metabolismo de reposo para cada cangrejo en un tiempo de  $45 \pm 10$  min.

El consumo de oxígeno se midió en flujo continuo estimando la concentración del gas a la entrada y salida de la cámara de manera secuencial. La concentración de oxígeno en el agua se midió utilizando un sensor polarográfico YSI 5905 y un sistema de registro YSI 5010. El metabolismo de reposo, así como el metabolismo locomotor, se calculó de acuerdo a la fórmula propuesta por Cech (1990) para sistemas de flujo continuo con corrección de retraso de registro (time-lag).

$$MO_2 = (CO_{2(1)} - \check{CO}_{2(0)}) V_w + (CO_{2(0,1)} - CO_{2(0,2)}) V_R$$

donde:

“ $CO_{2(1)}$ ” representa la concentración de oxígeno en la entrada de agua a la cámara (mg  $O_2/L$ ), “ $\check{CO}_{2(0)}$ ” es el promedio de la concentración de oxígeno de salida durante el periodo experimental,  $V_w$  es el flujo de agua en la cámara (L/h), “ $CO_{2(0,1)}$ ” es la concentración de oxígeno de salida al inicio del periodo experimental, “ $CO_{2(0,2)}$ ” es la concentración de

oxígeno de salida al final del periodo experimental, y  $V_R$  es el volumen del respirómetro (L).

Al término de la medición del metabolismo de reposo se inició la medición del metabolismo locomotor de los cangrejos ermitaños. Con este fin se encendía el motor para accionar la banda caminadora. La velocidad de la banda se incrementó de manera gradual hasta alcanzar la velocidad deseada (0.48 cm/s). En general, los cangrejos caminaron al sentir el movimiento de la banda caminadora. Todos los organismos se movieron en sentido opuesto al movimiento de la banda. Algunos cangrejos tardaron algunos minutos antes de iniciar la locomoción, los animales que no caminaron después de 3 minutos de movimiento de la banda fueron retirados del sistema y sus registros del metabolismo fueron eliminados. Los cangrejos caminaron en la banda caminadora por 60 minutos. Se realizaron entre 5 y 7 mediciones consecutivas del metabolismo de locomoción para cada cangrejo. El metabolismo de locomoción de cada organismo se calculó de acuerdo a la fórmula de tiempo de retraso de registro (Cech, 1990). En todos los casos, los valores de consumo de oxígeno por los organismos fueron corregidos por los valores obtenidos en la cámara control.

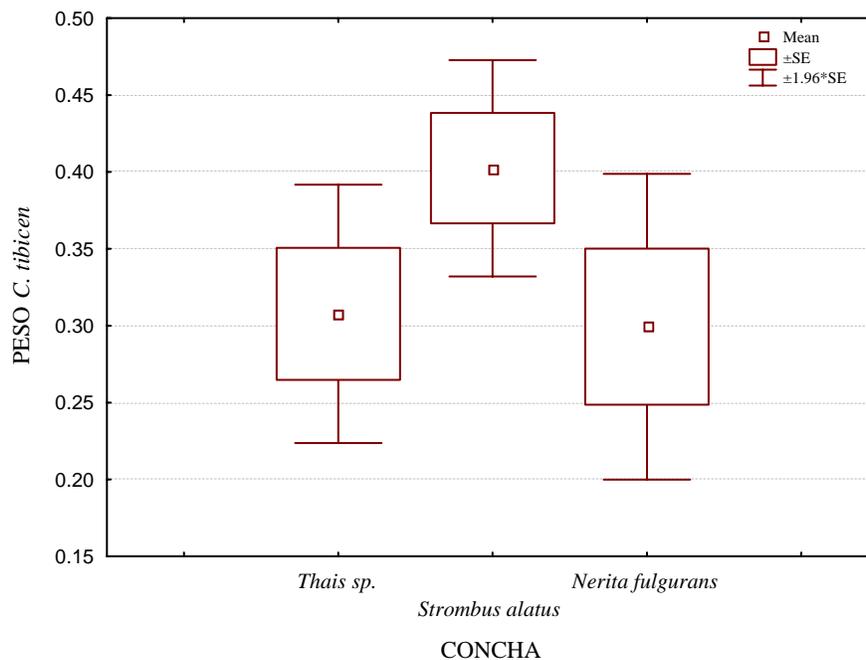
Al concluir la medición de las tasas metabólicas cada cangrejo era removido de su concha aplicándoles calor en el ápice de la misma con una pistola de silicón. Una vez fuera de la concha se midió el largo del caparazón (LC), el largo de la quela izquierda (LQI) y el peso húmedo (PH) además de determinarles el sexo, como se señaló previamente. Los parámetros merísticos de las conchas ocupadas por los anomuros durante los experimentos también fueron medidos, como se describió anteriormente (Fig. 4).

## RESULTADOS

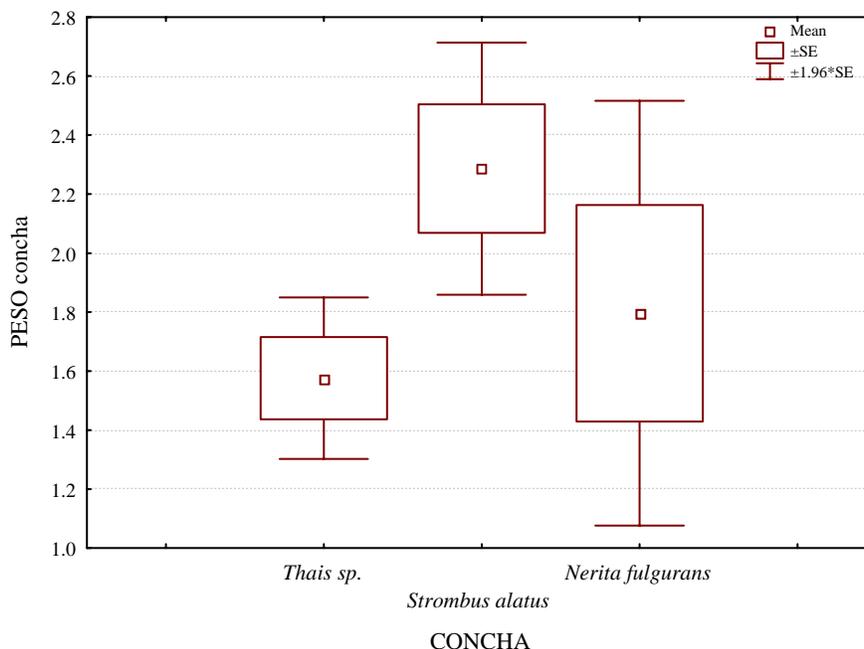
### EXPERIMENTOS DE LOCOMOCIÓN

La talla de los organismos se relacionó de manera positiva con el tamaño de la concha ocupada por los cangrejos, en los tres géneros de conchas utilizadas en el experimento. Es decir, los cangrejos ermitaños más grandes tendieron a ocupar conchas de mayor talla (Tabla 1).

La talla de los anomuros (peso) ocupando los tres tipos de concha fue similar entre los grupos (Kruskal-Wallis,  $H_{(2, N=41)} = 4.49$ ;  $p = 0.16$ ; Fig. 22). Asimismo, no se observaron diferencias entre el tamaño (peso) de las tres especies de conchas utilizadas en este experimento ( $H_{(2, N=43)} = 5.79$ ;  $p = 0.06$ ; Fig. 23). Sin embargo, es importante señalar que las conchas del género *Thais* tendieron a ser ligeramente más pesadas que las de los otros dos tipos.



**Figura 22.** Peso (g) de los cangrejos ermitaños en los diferentes géneros de concha que ocuparon en el experimento de locomoción. Se presentan valores promedio y su error estándar asociado.



**Figura 23.** Pesos (g) de las distintas especies de conchas de gasterópodos que fueron utilizadas durante el experimento. Se presentan valores promedio y su error estándar asociado.

El consumo de oxígeno de reposo de los cangrejos ermitaños utilizando diferentes géneros de concha se relacionó de manera potencial con el peso de los mismos (Fig. 22). Las ecuaciones que describen esta relación entre el metabolismo y el peso para los tres tipos de conchas son:

$$\textit{Thais sp.} \quad Y = 0.04 + 0.49 (R^2 = 0.48)$$

$$\textit{Strombus alatus} \quad Y = 0.03 + 0.29 (R^2 = 0.55)$$

$$\textit{Nerita fulgurans} \quad Y = 0.04 + 0.40 (R^2 = 0.58)$$

No se observaron diferencias significativas en las pendientes y ordenadas que describen la relación entre el metabolismo y la talla de los animales ocupando estos tres tipos de conchas (ANCOVA,  $P > 0.05$ ). Asimismo, no se observaron diferencias significativas entre los valores promedio de la tasa de consumo de oxígeno de reposo de los cangrejos ermitaños ocupando los diferentes tipos de concha (ANOVA,  $P > 0.05$ ; Tabla 12; Fig. 24).

La regresión múltiple por pasos que describe la relación entre el consumo de oxígeno en función del peso de los cangrejos y el peso de la concha que ocupaba mostró que no hay relación entre estas variables ( $R^2 = 0.38$ ;  $P > 0.05$ ) (ver Tabla 13 para *Thais haemastoma biserialis*, Tabla 14 para *Strombus alatus* y Tabla 15 para *Nerita fulgurans*).

**Tabla 12.** Resultados del análisis de varianza de una vía para el consumo de oxígeno de los cangrejos ermitaños en reposo en función del tipo de concha que ocuparon durante la fase experimental: *Thais*, *Stombus* o *Nerita*.

	SS	Grados de libertad	MS	F	P
Intercepto	0.023	1	0.023	221.4	<0.05
Tipo de Concha	0.00001	2	0.00001	0.1	0.94
Error	0.004	36	0.0001		

**Tabla 13.** Resultados de la regresión múltiple del consumo de oxígeno de reposo vs. el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Thais* ( $R = 0.57$ ;  $R^2$  múltiple = 0.33;  $F(2,13) = 3.17$ ;  $p = 0.08$ ).

	Beta	Error de Beta	B	Error de B	t (7)	p
<b>Intercepto</b>			0.011	0.006	1.87	0.08
<b>Peso cangrejo</b>	0.20	0.34	0.011	0.018	0.59	0.56
<b>Peso concha</b>	0.40	0.34	0.006	0.006	1.17	0.26

**Tabla 14.** Resultados de la regresión múltiple del consumo de oxígeno de la fase de reposo y el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Strombus* ( $R = 0.40$ ;  $R^2$  múltiple = 0.16;  $F(2,9) = 0.88$ ;  $p = 0.45$ ).

	Beta	Error de Beta	B	Error de B	t (8)	p
<b>Intercepto</b>			0.019	0.008	2.39	0.04
<b>Peso cangrejo</b>	-0.309	0.431	-0.019	0.026	-0.717	0.49
<b>Peso concha</b>	0.558	0.431	0.006	0.005	1.295	0.23

**Tabla 15.** Resultados de la regresión múltiple del consumo de oxígeno de la fase de reposo y el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Nerita* ( $R = 0.17$ ;  $R^2$  múltiple = 0.03;  $F(2,7) = 1.10$ ;  $p = 0.90$ ).

	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (7)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.02	0.01	2.02	0.08
<b>Peso cangrejo</b>	0.25	0.69	0.02	0.06	0.37	0.72
<b>Peso concha</b>	-0.11	0.69	-0.002	0.01	-0.16	0.87

En cuanto al consumo de oxígeno de actividad se observa para los tres tipos de conchas una tendencia donde el consumo de oxígeno se incrementa con la talla del cangrejo y respecto al tamaño de la concha (Fig. 25). Sin embargo la relación se modifica para los diferentes géneros de concha. En el caso de las conchas del género *Thais*, la regresión múltiple que describe el consumo de oxígeno en función del peso del cangrejo y el peso de concha muestra que ninguna de las dos variables fueron significativas ( $P < 0.05$ ; Tabla 16). En contraste las regresiones múltiples que describen el consumo de oxígeno en función del peso del cangrejo y el peso de concha para los diferentes géneros de concha utilizados en el experimento fueron significativas. En el caso de las regresiones múltiples realizadas para los géneros *Thais* y *Nerita*, se observó que el peso del cangrejo fue una variable significativa en los modelos ( $P < 0.05$ ), aun cuando la talla de la concha no fue significativa ( $P > 0.05$ ). Los coeficientes de correlación ( $R^2$ ) de los modelos de regresión simple muestran que el 44.1% y 60.8% del total de la variación en los valores del consumo de oxígeno de actividad se explica a través de la relación entre el peso del anomuro y *Strombus alatus* (Tabla 17) y *Nerita fulgurans*, respectivamente (Tabla 18).

**Tabla 16.** Resultados de la regresión múltiple del consumo de oxígeno de actividad (fase de caminata) entre el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Thais* ( $R = 0.457$ ;  $R^2$  múltiple = 0.209;  $F(2,14) = 1.845$ ;  $p = 0.194$ ).

	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (7)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.057	0.026	2.195	0.046
<b>Peso cangrejo</b>	0.097	0.363	0.022	0.081	0.267	0.793
<b>Peso concha</b>	0.379	0.363	0.024	0.023	1.044	0.314

**Tabla 17.** Resultados de la regresión múltiple por pasos (Step Backward Regression) del consumo de oxígeno de actividad y el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Strombus* ( $R = 0.68$ ;  $R^2$  múltiple = 0.46;  $F(2,11) = 4.70$ ;  $p = 0.03$ ).

<i>Primer paso:</i>	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (10)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.042	0.025	1.691	0.119
<b>Peso cangrejo</b>	0.838	0.354	0.215	0.091	2.369	<b>0.037</b>
<b>Peso concha</b>	-0.222	0.354	-0.009	0.015	-0.629	0.542

Segundo paso:  $R = 0.66$ ;  $R^2$  múltiple = 0.44;  $R^2$  ajustada = 0.39;  $F(1,8) = 9.47$ ;  $p = 0.01$ .

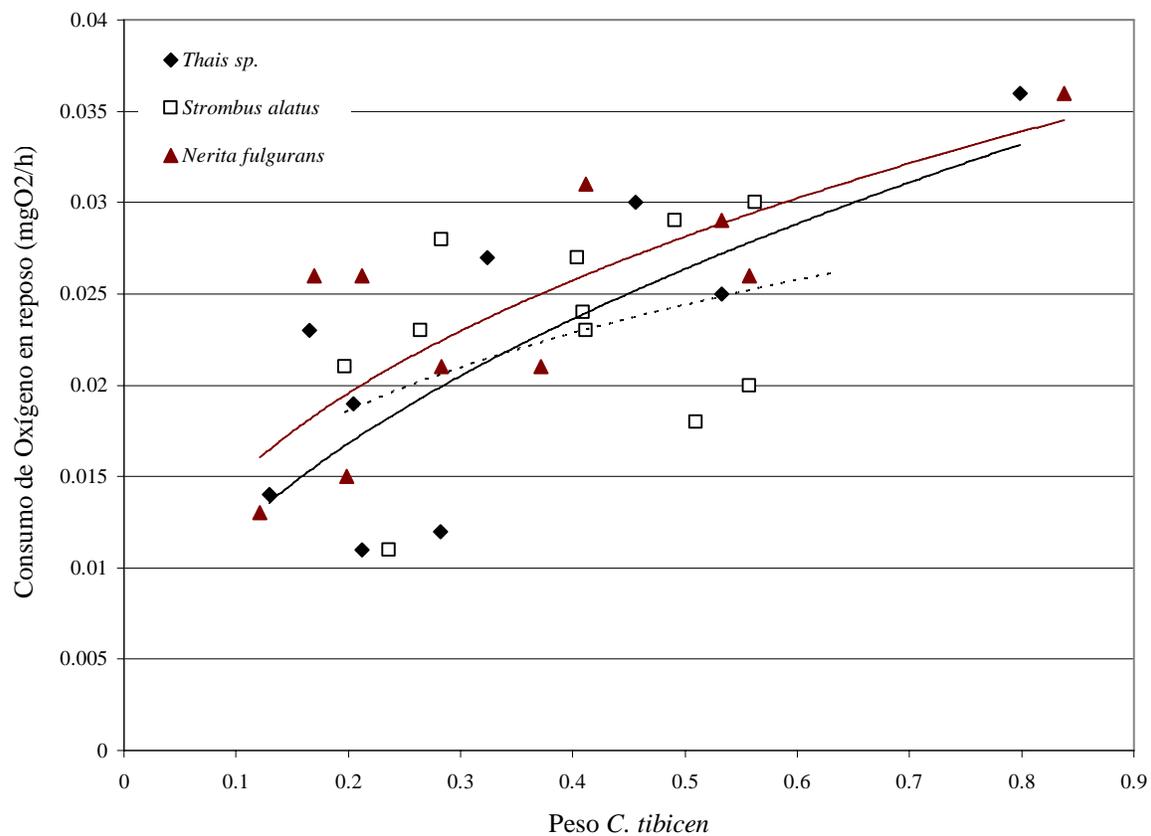
<i>Segundo paso</i>	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (6)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.038	0.023	1.631	0.129
<b>Peso cangrejo</b>	0.664	0.216	0.171	0.055	3.078	<b>0.01</b>

**Tabla 18.** Resultados de la regresión múltiple por pasos (Step Backward Regression) del consumo de oxígeno de actividad y el peso de los cangrejos ermitaños y el de la concha de gasterópodo del género *Nerita* ( $R = 0.78$ ;  $R^2$  múltiple = 0.61;  $F(2,7) = 5.52$ ;  $p = 0.04$ ).

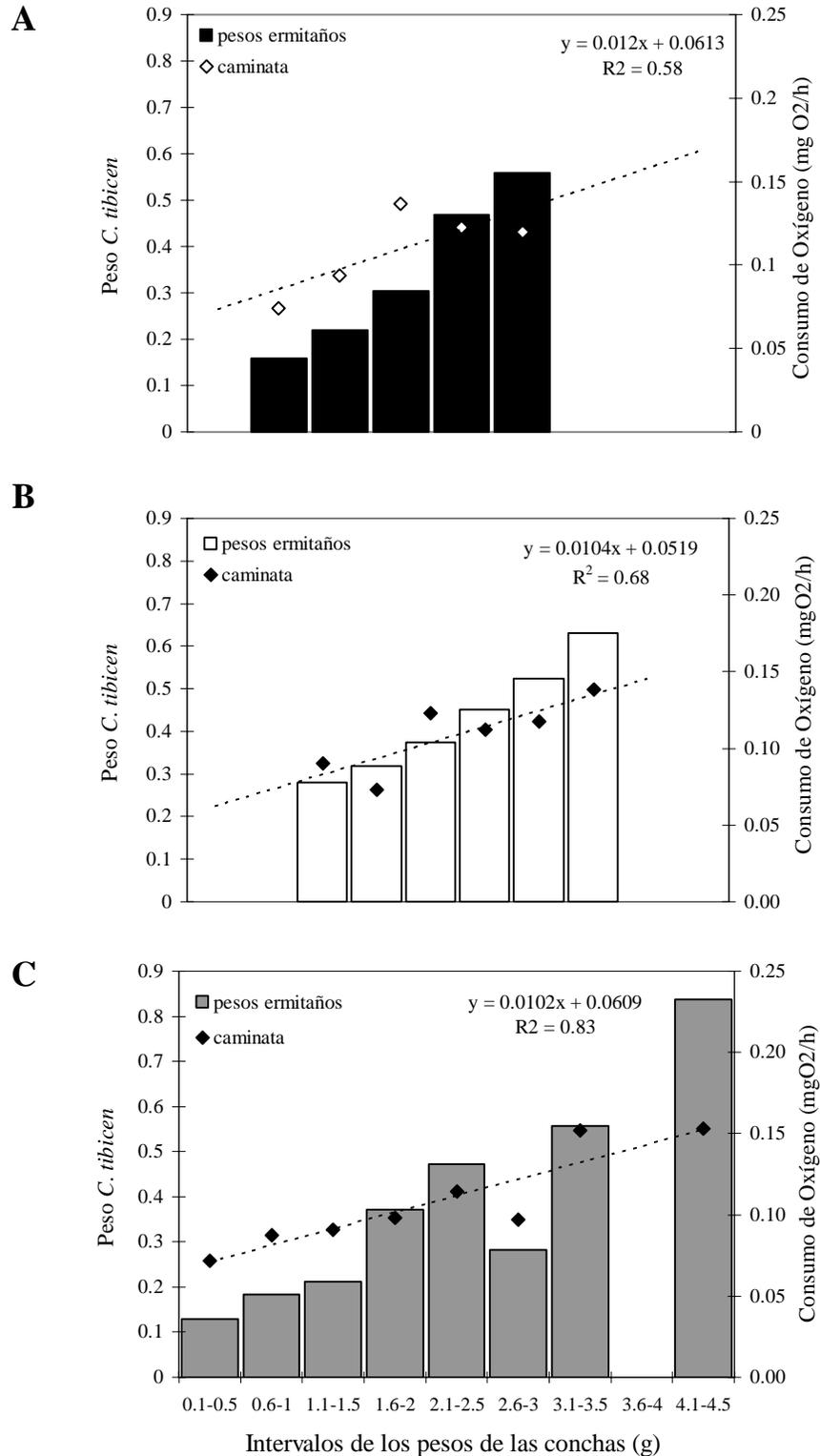
<i>Primer paso</i>	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (6)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.057	0.014	4.193	0.004
<b>Peso cangrejo</b>	0.881	0.434	0.150	0.074	2.028	0.082
<b>Peso concha</b>	-0.121	0.434	-0.003	0.012	-0.278	0.789

Segundo paso:  $R = 0.78$ ;  $R^2$  múltiple = 0.61;  $R^2$  ajustada = 0.56;  $F(1,8) = 12.39$ ;  $p = 0.01$ .

<i>Segundo paso</i>	<b>Beta</b>	<b>Error de Beta</b>	<b>B</b>	<b>Error de B</b>	<b>t (6)</b>	<b>p</b>
<b>Intercepto</b>			0.057	0.013	4.451	0.002
<b>Peso cangrejo</b>	0.780	0.221	0.133	0.038	3.520	<b>0.008</b>

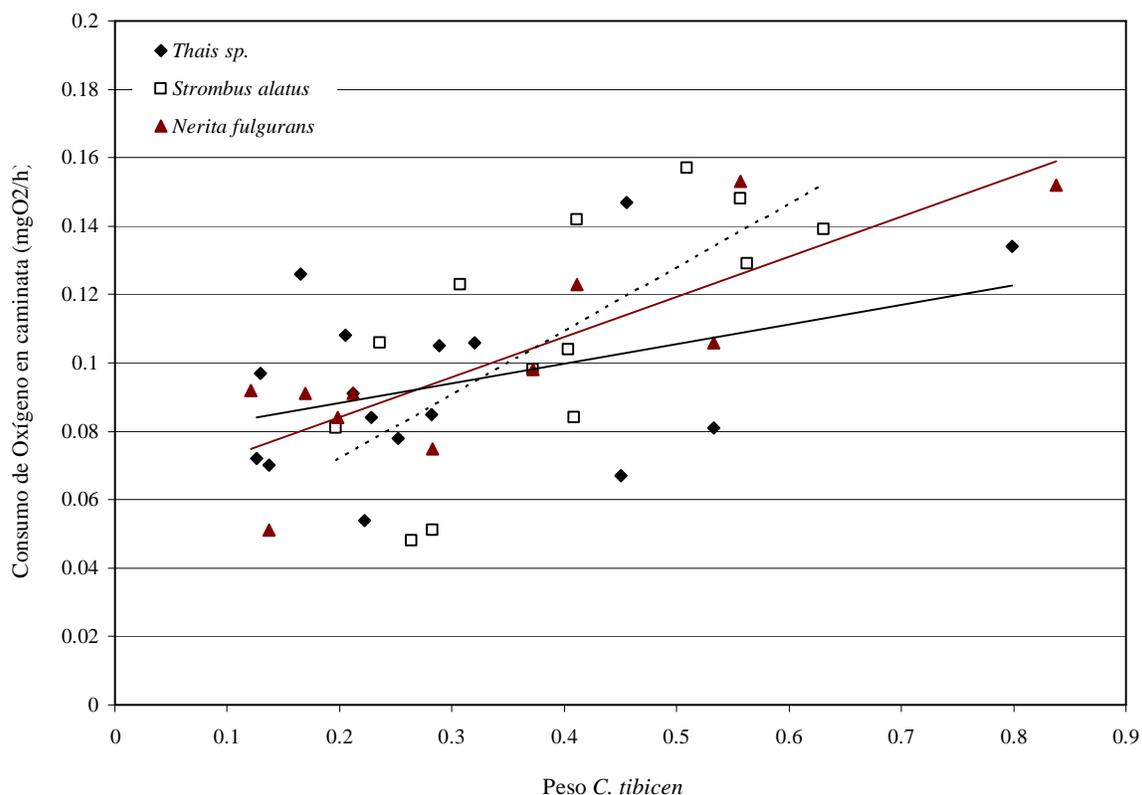


**Figura 22.** Relación entre el consumo de oxígeno de reposo y el peso de los cangrejos ermitaños. Las ecuaciones de tipo potencial que describen esta relación fueron: *Thais*  $y = 0.04x + 0.49$ ,  $R^2 = 0.48$ ; *Strombus*  $y = 0.03x + 0.3$ ,  $R^2 = 0.15$  y *Nerita*  $y = 0.04x + 0.40$ ,  $R^2 = 0.58$ .



**Figura 23.** Consumo de oxígeno durante la fase de caminata, respecto al peso de los cangrejos ermitaños y a los pesos de las conchas que ocupaban. Se presentan los valores agrupados en intervalos de talla para *Thais* sp. (A), *Strombus alatus* (B) y *Nerita fulgurans* (C).

Las regresiones simples entre el consumo de oxígeno de actividad (caminata) y el peso de los cangrejos ermitaños mostraron una relación positiva significativa para los cangrejos ocupando conchas de los géneros *Nerita* y *Strombus* ( $R^2 = 0.71$ ;  $R^2 = 0.52$ ; respectivamente). En contraste, la relación entre el consumo de oxígeno de actividad y el peso de los cangrejos ermitaños ocupando conchas del género *Thais* no fue significativa ( $R^2 = 0.16$ ;  $P > 0.05$ ; Fig. 24).



**Figura 24.** Relación entre el consumo de oxígeno respecto al peso de los cangrejos ermitaños en la fase de caminata. *Thais* sp.  $y = 0.06x + 0.08$ ,  $R^2 = 0.161$ ; *Strombus alatus*  $y = 0.19x + 0.035$ ,  $R^2 = 0.52$ ; y *Nerita fulgurans*  $y = 0.1173x + 0.0606$ ,  $R^2 = 0.71$ .

## DISCUSIÓN

Los cangrejos ermitaños, aun tratándose de la misma especie o población, utilizan diferentes tipos de conchas. En particular, *C. tibicen* ha sido encontrado ocupando conchas de 24 especies de gasterópodos (18 géneros) en Montepío Veracruz (ésta tesis). Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de especies de conchas que ocupa en su ambiente en experimentos de laboratorio tiende a seleccionar un género en particular: 90% de los individuos prefieren conchas del género *Thais*. Las conchas pueden brindar diferentes ventajas adaptativas a los portadores que pueden incluir beneficios reproductivos (Hazlett, 1989; Hazlett y Baron, 1989; Bertness, 1981), defensa más eficiente ante depredadores (Vance, 1972; Bertness, 1981), ventajas ante el estrés físico generado por altas temperaturas (Reese, 1969) o respecto a las fuerzas hidrodinámicas generadas por el oleaje (Argüelles, 2004), entre otras. Así, considerando que los cangrejos ermitaños seleccionan y tienden a utilizar en el campo conchas del género *Thais*, es factible postular que estas conchas brindan algún tipo de ventaja adaptativa a *C. tibicen* en la costa rocosa de Montepío.

Bajo el fundamento de que los cangrejos ermitaños son organismos que pueden desplazarse largas distancias en función del movimiento de las mareas (Benvenuto *et al.*, 2003; Hazlett, 1981, 1983) y considerando que la actividad metabólica asociada a la locomoción constituye la demanda energética mas importante en los animales (Bennett y Huey, 1990) en este estudio intentamos demostrar que las conchas del género *Thais* brindan ventajas a los cangrejos en términos de energética de la locomoción, respecto a conchas de los géneros *Strombus* y *Nerita*.

Los costos de locomoción en los animales, tanto terrestres como acuáticos, se relacionan con la masa de los mismos (Schmidt-Nielsen, 1975). Es decir, aunque la eficiencia locomotora de los animales se incrementa con la talla, como sucede en algunos artrópodos, aves y mamíferos, es más costoso para los animales de mayor peso desplazar su cuerpo una cierta distancia (Herreid, 1981; Taylor *et al.*, 1982). En el caso de *C. tibicen*, la talla de la concha se relaciona de manera proporcional a la talla del cangrejo que la ocupa

(Hazlett, 1983), de forma que los cangrejos ermitaños no solo tienen que cargar con su peso, sino también con el peso de la concha que portan; en este estudio el peso extra que los cangrejos tuvieron que desplazar debido a la concha fue hasta 10 veces mayor que su peso corporal. Esto último puede tener consecuencias en diversos aspectos de la biología de los organismos.

Por ejemplo, en el cangrejo ermitaño terrestre *Coenobita compressus*, Osorno y colaboradores (2005) observaron que el crecimiento de los cangrejos se retrasa cuando ocupan conchas de mayor peso, lo cual podría relacionarse al gasto asociado a la concha. De acuerdo a los modelos que describen la relación entre el tamaño de la concha y la talla de *C. tibicen* ocupando conchas del género *Thais*, en Montepío, un organismo relativamente grande (0.36 g) portaría una concha de 1.59 g, lo cual equivale a 4 veces a su peso, mientras que un ermitaño de talla pequeña (0.068 g) portaría una concha de 0.54 g lo que equivale a 8 veces su peso corporal. Esto sugiere que entre menor sea la talla del cangrejo mayor es el impacto causado por la concha sobre el peso que tiene que desplazar durante la locomoción.

Herreid y Full (1980) demostraron que el costo de locomoción del cangrejo ermitaño *Coenobita compressus* es 50% mayor cuando se desplaza portando una concha de gasterópodo que cuando camina desnudo (sin concha). En este estudio los autores no probaron el efecto de diferentes especies de conchas, sin embargo, demuestran la importancia que puede tener la concha en el presupuesto energético de los animales. En los cangrejos ermitaños acuáticos el efecto del peso de la concha podría no ser tan importante debido a la mayor densidad del medio. Sin embargo, el movimiento del cangrejo puede estar restringido por la fuerza de fricción entre la concha y el agua, aunque no existen estudios al respecto. De cualquier manera, es importante que el cangrejo adquiera una concha lo suficientemente grande para obtener los beneficios asociados a la talla, a la vez que minimice los costos energéticos derivados de cargarla (Elwood y Neil, 1992). En este estudio encontramos que independientemente del tipo de concha que ocupa *C. tibicen*, el metabolismo durante la caminata se incrementa con el peso de los animales, así como con el peso de la concha.

Sin embargo, el grado de incremento de la tasa metabólica de actividad (costo de locomoción) en función de la talla de los animales difirió en función del tipo de concha ocupada. El aumento del metabolismo de actividad debido al incremento de peso fue menor para los cangrejos ermitaños ocupando conchas del género *Thais*. Es decir, la tasa metabólica de actividad de los organismos más pequeños es similar en los cangrejos en los tres tipos de concha; sin embargo las diferencias metabólicas son considerables para los organismos más grandes (ver Fig. 24). El costo de la locomoción de los organismos más grandes portando conchas del género *Thais* fue menor que el costo de la locomoción de los cangrejos ocupando conchas de los géneros *Strombus* y *Nerita*. Así, considerando los modelos que describen la relación entre el peso y el metabolismo de actividad (ver Fig. 24) se observa que para los cangrejos más grandes (alrededor de 0.6 g), la tasa metabólica ocupando conchas del género *Thais* es aproximadamente 27% menor que la de los cangrejos ocupando *Strombus* y *Nerita*. Esto sugiere que en términos de presupuesto energético, en los cangrejos de menor talla el tipo de concha no es importante para optimizar la energía asignada a la locomoción.

Sin embargo, en organismos de mayor talla, la locomoción resulta energéticamente más costosa cuando los animales ocupan conchas de los géneros *Strombus* y *Nerita*, respecto a *Thais*. Lo anterior indica que los cangrejos requieren un mayor esfuerzo y un mayor gasto energético para desplazarse usando conchas de los géneros *Strombus* y *Nerita*. Esta mayor demanda energética impuesta por las conchas puede detraer la inversión energética hacia actividades importantes para la adecuación de los organismos como pueden ser la reproducción, el crecimiento, la eficiencia de forrajeo o bien, otras. Por ejemplo, en las hembras de *Clibanarius vittatus* la consecuencia de ocupar conchas pesadas se asocia a la disminución de la fecundidad, respecto a las hembras en conchas ligeras (Hazlett *et al.*, en prensa). O bien, en *Coenobita compressus*, los cangrejos que ocupan conchas más grandes presentan menores tasas de crecimiento (Osorno *et al.*, 2005).

Para *Calcinus tibicen* se ha reportado que la especie de concha ocupada afecta el movimiento diario relativo de los organismos así como la dirección del desplazamiento, por ejemplo, los cangrejos ermitaños ocupando conchas del género *Strombus* tienden a habitar

en las zonas de la intermareal mas alejadas de la costa, así como a tener menor direccionalidad en sus movimientos (Hazlett, 1983). Aspectos que podrían relacionarse con los costos de locomoción asociados a este tipo de concha.

Considerando que los resultados muestran que el costo energético de la caminata en los organismos grandes es menor ocupando conchas del género *Thais*, podría esperarse encontrar un patrón de uso de conchas asociado a la talla de los animales en Montepío. Es decir se esperaría una mayor frecuencia de ocupación de conchas del género *Thais* por cangrejos ermitaños grandes en relación a los más pequeños. El análisis de los datos colectados en esta playa muestra que efectivamente, la frecuencia de ocupación de conchas del género *Thais* respecto a *Nerita* y *Strombus*, es mayor en los cangrejos de mayor talla respecto a los más pequeños (Tabla 19). Al parecer la importancia de ocupar conchas del género *Thais* toma relevancia en los organismos más grandes debido a las ventajas locomotoras que esta concha les confiere. Estos resultados apoyan la hipótesis planteada que puede explicar la preferencia de *C. tibicen* por conchas del género *Thais*. Sin embargo, es importante considerar que aun si el fundamento único de la selección de conchas pudiera explicarse a través de las ventajas energéticas de cargar esta concha, los beneficios de la preferencia podrían ser modulados por variaciones en las condiciones ambientales prevalecientes (Briffa y Elwood, 2005).

**Tabla 19.** Porcentajes de ocupación de las diferentes conchas de gasterópodos (utilizadas con mayor frecuencia en Montepío por *C. tibicen*) de acuerdo a la talla de los cangrejos ermitaños.

CONCHAS	TALLA DE LOS CANGREJOS		
	CHICOS	MEDIANOS	GRANDES
<i>Thais</i> sp.	53.57	71.43	92.59
<i>Nerita fulgurans</i>	35.71	14.29	7.41
<i>Strombus alatus</i>	10.71	14.29	0

Si bien los patrones de ocupación de conchas observados en Montepío apoyan la relevancia que adquiere el ocupar conchas del género *Thais* (sobre todo para los organismos mas grandes), es importante considerar que son muchos los aspectos de la biología de *C. tibicen* que pueden ser afectados por el tipo de concha utilizada. La

locomoción no es el único aspecto de la biología de *C. tibicen* que se puede optimizar para maximizar la adecuación. Es decir, para explicar de manera integral la selección y entender la relevancia de la ocupación de ciertas conchas es necesario estimar diferentes consecuencias asociadas a la ocupación como podrían ser las tasas de crecimiento, aspectos de la reproducción, riesgo de depredación y resistencia al estrés físico, entre otras.

Adicionalmente, es importante señalar que este estudio se realizó bajo condiciones controladas, donde algunos factores que pueden actuar como presiones selectivas en los cangrejos ermitaños no fueron considerados. Se ha demostrado que las ventajas adaptativas del uso de cierto tipo de concha se relaciona a las condiciones ambientales prevalecientes y pueden cambiar espacial y temporalmente. Es posible citar varios ejemplos de esto último, por ejemplo Hahn (1998) encontró que los ermitaños ajustan sus preferencias por conchas de acuerdo al flujo de agua, seleccionando conchas pesadas en flujos altos al compararse con aquellas seleccionadas en flujos moderados. En otro ejemplo, se determinó que bajo condiciones de hipoxia los cangrejos prefieren conchas más pequeñas que aquellas elegidas en condiciones normales de oxígeno debido a las conchas pequeñas favorecen su tolerancia, aun cuando ésta selección los expone potencialmente a los depredadores (Côté *et al.*, 1998). En este caso, las conchas del género *Thais* favorecen la eficiencia locomotora de *C. tibicen*; sin embargo no conocemos las consecuencias de utilizar este tipo de concha bajo diferentes condiciones ambientales. Este aspecto es fundamental de considerar en futuras investigaciones debido a que el ambiente intermareal está sujeto a cambios físicos y bióticos intensos y constantes, lo cual es fácil de observar en las playas rocosas de Montepío.

## CONCLUSIONES

- Independientemente del tipo de concha que ocupa *C. tibicen*, el metabolismo durante la caminata se incrementa con el peso de los animales, así como con el peso de la concha.
- El incremento de la tasa metabólica de actividad (costo de locomoción) en función de la talla de los animales difirió en función del tipo de concha ocupada.
- En los cangrejos de menor talla, el gasto energético asociado a la locomoción es similar independientemente del tipo de concha que ocupan (*Thais*, *Nerita* o *Strombus*).
- En los cangrejos de mayor talla, la locomoción resulta energéticamente menos costosa cuando se desplazan ocupando conchas del género *Thais*, comparado con anomuros ocupando conchas de los géneros *Nerita* y *Strombus*.
- El abatimiento de los costos energéticos asociados a la caminata con conchas del género *Thais* (respecto a *Nerita* y *Strombus*) se vio reflejado en el patrón de ocupación de conchas en el campo; donde los cangrejos de mayor talla ocuparon con mayor frecuencia el tipo de concha que aminoró los costos de locomoción (*Thais*).
- Las conchas del género *Thais* favorecen la eficiencia locomotora de *C. tibicen*; sin embargo sería importante evaluar las consecuencias de utilizar este tipo de concha bajo diferentes condiciones ambientales.
- Uno de los aspectos más relevantes de esta investigación se basa en que, hasta donde sabemos, es la primera vez que se demuestran las ventajas adaptativas asociadas a la concha en términos de la locomoción.

## LITERATURA CITADA

- ABBOTT, R. T., 1974. *American seashells. The marine Mollusca of the Atlantic and Pacific coasts of North America*. New York, Van Nostrand Reinhold, 2da. Edición. 663 pp.
- ABBOTT, R. T. & P. A. MORRIS, 1995. *A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies*. The Peterson field guide series, 4ta. Edición. 350 pp.
- ABELE, L. G. & W. KIM, 1986. An Illustrated Guide to the marine Decapod Crustaceans of Florida. *Technical Series*, 8 (1): 327-391.
- ABRAMS, P.A., 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). *Oecologia*, 34: 239-253.
- ABRAMS, P.A., 1988. Sexual differences in resource use in hermit crabs: consequences and causes. In: Chelazzi, G. & M. Vannini (Eds.). *Behavioral Adaptations to Intertidal Life*, Nueva York, Plenum, 283-296.
- ÁLVAREZ, F. & J. L. VILLALOBOS, 1997. Decapoda. 433-438. In: González, S.E., R. Dirzo & R.C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, México 647 p.
- ANDREWS, J., 1981. *Texas shells. A field guide*. University of Texas Press. 175 pp.
- ANDRLE, R.F., 1964. A biogeographical investigation of the Sierra of Los Tuxtlas in Veracruz, México. *Tesis Doctoral*. Louisiana State University, Baton Rouge.
- ARGÜELLES, T. A., 2004. Uso diferencial de conchas de gasterópodos por cangrejos ermitaños en respuesta a la acción del oleaje en una costa rocosa. *Tesis Profesional*. Facultad de Ciencias. UNAM, 89 pp.
- ASAKURA, A., 1995. Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab. *Ecology*, 76 (7): 2295-2313.
- BACH, C., B. HAZLETT & D. RITTSCHOF, 1976. Effects of interspecific competition on fitness of the hermit crab *Clibanarius tricolor*. *Ecology*, 57: 579-586.
- BENNETT, A. F. & R. B. HUEY, 1990. Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 251-284.
- BENVENUTO, C., G. SARTONI & F. GHERARDI, 2003. Foraging behaviour of the hermit crab *Clibanarius erythropus* in a Mediterranean shore. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 83: 457-461.
- BERTNESS, M. D., 1980. Shell preference and utilization patterns in littoral hermit crabs of the bay of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48: 1-16.
- BERTNESS, M. D., 1981a. Interference, exploitation, and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 49: 189-202.
- BERTNESS, M. D., 1981b. Predation, physical stress, and the organization of a tropical rocky intertidal hermit crab community. *Ecology*, 62 (2): 411-425.

- BERTNESS, M. D., 1982. Shell utilization, predation pressure, and thermal stress in Panamanian hermit crabs: an interoceanic comparison, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 64: 159–187.
- BOWMAN, T. E. & L. G. ABELE, 1982. Classification of recent Crustacea. 1: 1-27. in: Abele, L.G. (Ed.). *The Biology of the Crustacea. Vol. 1. Systematics, the Fossil Record and Biogeography*. Academic Press, New York. 319 pp.
- BRANCH, G. M., 1984. Competition between marine organisms: ecological and evolutionary implications. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology*, 22: 429-593.
- BRIFFA, M. & R. W. ELWOOD, 2000a. Analysis of the finescale timing of repeated signals: does shell rapping in hermit crabs signal stamina? *Animal Behaviour*, 59: 159-165.
- BRIFFA, M. & R. W. ELWOOD, 2000b. The power of shell rapping influences rates of eviction in hermit crabs. *Behavioral Ecology*, 11: 288-293.
- BRIFFA, M. & R. W. ELWOOD, 2005. Metabolic consequences of shell choice in *Pagurus bernhardus*: do hermit crabs prefer cryptic or portable shells? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 143-148.
- BRIGGS, J. C., 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, New York, 475 pp.
- BROWN, K.M. & T.D. RICHARDSON, 1987. Foraging ecology of the southern oyster drill *Thais haemastoma* (Gray): constraints on prey choice. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 114:123-141.
- BROWN, J.L, B.A. HAZLETT & C.H. KASTER, 1993. Factors affecting the shell assessment behaviour of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Decapoda, Paguridea). *Crustaceana*, 64(1): 66-75.
- BRUSCA, R.C. & G. BRUSCA, 2003. *Invertebrates*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 2da. Edición, 936 pp.
- CECH, J., 1990. Respirometry. In: C. B. Schreck & P. B. Moyle (Eds.). *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Bethesda Maryland, 335-361.
- CÔTÉ, I.M., B. REVERDY & P.K. COOKE, 1998. Less choosy or different preference? Impact of hypoxia on hermit crab shell assessment and selection. *Animal Behaviour*, 56, 867-87.
- COVICH, A.P., 1976. Analysing shapes of foraging areas: Some ecological and economic theories. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7: 235-257.
- DANCE, P. S., 1974. *The collector's encyclopedia of shells*. McGraw-Hill Book Company. 288 pp.
- DENNY, M.W. & S.D. GAINES, 1990. On the prediction of maximal wave forces. *Limnol. Oceanogr.* 35(1): 1-15.
- DICKINSON, M. H., C. T. FARLEY, R. J. FULL, M. A. R. KOEHL, R. KRAM & S. LEHMAN., 2000. How animals move: An integrative view. *Science*, 288: 100-106.
- ELWOOD, R. W., A. McLEAN & L. WEBB, 1979. The development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus* *Animal Behaviour*, 27: 940-946.
- ELWOOD, R. W. & H. KENNEDY, 1988. Sex differences in shell preference of the hermit crab *Pagurus bernhardus* L. *Irish Naturalist Journal*, 22 (10): 436-440.

- ELWOOD, R. W. & S. J. NEIL, 1992. *Assessments and decisions. A study of information gathering by hermit crabs*. Chapman and Hall. 190 pp.
- FLOETER, S.R., R.C. NALESSO, M.M.P. RODRIGUES & A. TURRA, 2000. Patterns of shell utilization and selection in two sympatric hermit crabs (Anomura: Diogenidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom*, 80: 1053-1059.
- FOTHERINGHAM, N., 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, 57: 570-578.
- FRANSOZO, A. & F. L. M. MANTELATTO, 1998. Population structure and reproductive period of the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Decapoda: Diogenidae) in the region of Ubatuba, Saõ Paulo, Brazil, *Journal of Crustacean Biology*, 18: 738-745.
- FRANSOZO, A., R. B. GARCIA & F. L. M. MANTELATTO, 2003. Morphometry and sexual maturity of the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Crustacea, Anomura) from Brazil. *Journal of Natural History*, 37: 297-304.
- GARCIA, R.B. & F.L.M. MANTELATTO, 2001. Shell selection by the tropical hermit crab *Calcinus tibicen* (Herbst, 1791) (Anomura, Diogenidae) from Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 265: 1-14.
- GARCÍA-CUBAS, A., 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del Golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 5: 1-182.
- GARCÍA-CUBAS, A., M. REGUERO & L. JÁCOME, 1994. Moluscos arrecifales de Veracruz, México (Guía de campo). *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 143 pp.
- GHERARDI, F., 2005. Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potencial and resource value in *Pagurus longicarpis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 500-510.
- HAHN, D.R., 1998. Hermit crab shell use patterns: response to previous shell experience and to water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228: 35-51.
- HAZLETT, B. A., 1966a. Social behavior of the Paguridae and Diogenidae of Curacao. *Studies Fauna Curacao and other Caribbean Islands*, 23: 1-143.
- HAZLETT, B. A., 1966b. The behavior of some deep-water hermit crabs (Decapoda: Paguridae) from the straits of Florida. *Bulletin of Marine Science*, 16: 76-92.
- HAZLETT, B. A., 1972. Shell fighting and sexual behavior in the hermit crab genera *Paguristes* and *Calcinus*, with comments on *Pagurus*. *Bulletin of Marine Science*, 22: 806-823.
- HAZLETT, B. A., 1980. Communication and mutual resource exchange in North Florida hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 177-184.
- HAZLETT, B. A., 1981. The behavioral ecology of hermit crabs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 1-22.
- HAZLETT, B. A., 1981a. Daily movements of the hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Bulletin of Marine Science*, 31 (1): 177-183.
- HAZLETT, B.A., 1983. Daily movement in the hermit crabs *Clibanarius tricolor* and *Calcinus tibicen*. *Journal of Crustacean Biology*, 3 (2): 223-234.

- HAZLETT, B. A., 1984. Epibionts and shell utilization in two sympatric hermit crabs. *Marine Behaviour Physiology*, 11: 131–138.
- HAZLETT, B. A. 1989. Mating success of male hermit crabs in shell generalist and shell specialist species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 119–128.
- HAZLETT, B. A., 1992. The effect of past experience on the size of shells selected by hermit crabs. *Animal Behaviour*, 44: 203–205.
- HAZLETT, B. A., 1995. Behavioral plasticity in Crustacea: why not more? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193: 57–66.
- HAZLETT, B. A. & L. C. BARON, 1989. Influence of shells on mating behavior in the hermit crab *Calcinus tibicen*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 369–376.
- HERNÁNDEZ, A. M. C., 2002. Variabilidad estacional de la comunidad de crustáceos en la facie rocosa intermareal, en Montepío, Veracruz, México. *Tesis de Maestría*, Facultad de Ciencias, UNAM, 70 pp.
- HERREID, C. F. II, 1981. Energetics of pedestrian arthropods. In: Herreid, C. & C. Fournier (Eds.). *Locomotion and energetics of arthropods*, Nueva York, Plenum, 491–526.
- HERREID, C. F. & R. J. FULL, 1986. Energetics of hermit crab during locomotion: the cost of carrying a shell. *The Journal of Experimental Biology*, 120: 297–308.
- HUGHES, R. N., 1986. *A functional biology of marine gastropods*. The Johns Hopkins University Press. 245 pp.
- HUNT, H. & E. SCHEIBLING, 2001. Predicting wave dislodgment of mussels: variation in attachment strength with body size, habitat, and season. *Marine Ecology Progress Series*, 213: 157–164.
- INGLE, R., 1993. *Hermit crabs of the northeastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea: An illustrated key*. Chapman and Hall, 495 pp.
- IRSCHICK, D. J. & T. GARLAND, Jr., 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: Investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 367–396.
- KELLOGG, C. W., 1976. Gastropod shells: a potentially limiting resource for hermit crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 22: 101–111.
- KINOSITA, H. & A. OKAJIMA, 1968. Analysis of shell searching behavior of the land hermit crab, *Coenobita rugosus*. *Journal of the Faculty of Science, Tokyo*, 11:293–358.
- LEWIS, J. B., 1960. The fauna of the rocky shores of Barbados, West Indies. *Canadian Journal of Zoology*, 38: 391–435.
- LIVELY, C.M., 1988. A graphical model for shell-species selection by hermit crabs. *Ecology*, 69 (4): 1233–1238.
- LIVELY, C.M., 1989. The effects of shell mass, surface topography and depth for withdrawal on shell selection by an intertidal hermit crab. *Marine Behaviour and Physiology*, 14: 161–168.

- MANTELATTO, F. L. M. & GARCIA, R. B., 1999. Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Anomura) from Ubatuba, Sao Paulo, Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 268–275.
- MANTELATTO, F. L. M. & GARCIA, R. B., 2000. Shell utilization pattern of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Diogenidae) from Southern Brazil. *Journal of Crustacean Biology*, 20: 460–467.
- MARTÍN-DEL POZZO, A. L., 1997. Geología. 25-31. In: González, S.E., R. Dirzo y R.C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM, México. 647 pp.
- MCLEAN, R. B., 1974. Direct shell acquisition by hermit crabs from gastropods. *Experimentia*, 30: 206-208.
- MITCHELL, K. A., 1975. An analysis of shell occupation by two sympatric species of hermit crab. I. Ecological factors. *Biological Bulletin*, 149: 205-213.
- MORRIS, P. A., 1975. *A field guide to shells of the Atlantic and Gulf Coasts and the West Indies*. Houghton Mifflin Company, 3ra. Edición. 330 pp.
- NEIL, S. J. & R. W. ELWOOD., 1986. Factors influencing shell investigation in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Ethology*, 73: 225-234.
- OHMORI, H., S. WADA, S. GOSHIMA & S. NAKAO., 1995. Effects of body size and shell availability on the shell utilization pattern of the hermit crab *Pagurus filholi* (Anomura: Paguridae). *Crustacean Research*, 24: 85-92.
- OSORNO, J. L., L. FERNÁNDEZ-CASILLAS & C. RODRÍGUEZ-JUÁREZ., 1998. Are hermit crabs looking for light and large shells?: evidence from natural and field induced shell exchanges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 222: 163-173.
- OSORNO, J. L., J. CONTRERAS-GARDUÑO & C. MACÍAS-GARCÍA., 2005. Long-term costs of using heavy shells in terrestrial hermit crabs (*Coenobita compressus*) and the limits of shell preference: An experimental study. *Journal of Zoology*, 266: 377-383.
- PALMER, M.A., 1988. Epibenthic predators and marine meiofauna: separating predation, disturbance, and hydrodynamic effects. *Ecology*, 69: 1251-1259.
- POWERS, S.P. & J.N. KITTINGER, 2002. Hydrodynamic mediation of predator-prey interactions: differential patterns of prey susceptibility and predatory success explained by variation in water flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 273: 171-187.
- PROVENZANO, A. J. Jr., 1959. The shallow-water hermit crabs of Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 9 (1): 347-420.
- PROVENZANO, A. J. Jr., 1962. The larval development of *Calcinus tibicen* (Herbst) (Crustacea, Anomura) in the laboratory. *Biological Bulletin*, 123: 179–202.
- RAZ-GUZMAN, A., A. SÁNCHEZ & L. A. SOTO, 1992. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros de Laguna de Términos, Campeche (Crustacea: Brachyura y Anomura). *Instituto de Biología, Serie de Zoología*, UNAM, 57 (2): 343-383.
- RAZ-GUZMAN, A. & A. SÁNCHEZ, 1996. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros (Crustacea) de Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Cuaderno 14. Instituto de Biología*, UNAM., 51 pp.
- REESE, E.S., 1969. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs. *American Zoologist*, 9: 343-355.

- RICHARDSON, T.D. & K.M. BROWN, 1990. Wave exposure and prey size selection in an intertidal predator. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 142: 105-120.
- RIOS-MACBETH, F., 1952. Estudios geológicos de la región de los Tuxtlas, Veracruz. *Bol. Soc. Mex. Geol. Petrol.*, 4: 325-376.
- RITTSCHOFF, D., 1980a. Chemical attraction of hermit crabs and other attendants to gastropod predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, 6: 103-118.
- RITTSCHOFF, D., 1980b. Enzymatic production of small molecules attracting hermit crabs to simulated predation sites. *Journal of Chemical Ecology*, 6: 665-676.
- RITTSCHOFF, D., J. SARRICA & D. RUBENSTEIN, 1995. Shell dynamics and microhabitat selection by striped legged hermit crabs, *Clibanarius vittatus* (Bosc). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192: 157-172.
- SABELLI, B., 1991. *The MacDonald Encyclopedia of shells*. MacDonald and Co. Publishers. 512 pp.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., 1975. Scaling in biology: the consequences of size. *Journal of Experimental Zoology*, 194 (1): 287-307
- 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.
- SCULLY, E.P., 1983. The behavioral ecology of competition and resource utilization among hermit crabs. 23-55. In: Rebach S. y D.W. Dunham (Eds.). *Studies in adaptation. The behavior of Higher Crustacea*. John Wiley and Sons, E.U.A. 282 pp.
- SIU, B.F.C. & S.Y. LEE, 1992. Shell preference and utilization pattern in two hermit crabs, *Pagurus trionocheirus* (Stimpson) and *Clibanarius bimaculatus* (De Haan), on a sheltered rocky shore in Hong Kong. *Asian Marine Biology*, 9: 205-216.
- SNYDER-CONN, E., 1980. Tidal clustering and dispersal of the hermit crab *Clibanarius digueti*. *Marine behaviour and physiology*, 7: 135-154.
- SOTO, E. M., 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas, Veracruz. 70-110. In: A. Gómez-Pompa, S. Del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. CECSA, México. 676 pp.
- STONER, A.W. & R.A. GLAZER, 1998. Variation in natural mortality: Implications for queen conch stock enhancement. *Bulletin of Marine Science*, 62 (2): 427-442.
- TAYLOR, P. R., 1981. Hermit crab fitness: the effects os shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 52: 205-218.
- TAYLOR, C. R., N.C. HEGLUND, N.C. & G.M.O. MALOIY, 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology*. 97: 1-21.
- TILMAN, D., 1980. Resources: A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist*, 116 (3): 362-393.

- TRICARICO, E. & F. GHERARDI, 2006. Shell acquisition by hermit crabs: which tactic is more efficient? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 492-500.
- VALDEZ, V. O. Y., 2002. Estudio taxonómico de cangrejos ermitaños de las Superfamilias Coenobitoidea y Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura) de aguas someras del litoral de Quintana Roo. *Tesis Profesional*. Facultad de Ciencias. UNAM, 101 pp.
- VANCE, R. R., 1972a. Competition and mechanisms of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology*, 53: 1062-1074.
- VANCE, R. R., 1972b. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology*, 53: 1075-1083.
- WARMKE, G. L. & R. T. ABBOTT, 1962. *Caribbean seashells. A guide to the marine mollusks of Puerto Rico and other West Indian Islands, Bermuda and the lower Florida keys*. Livingston Publishing Company, 2da. Impresión. 348 pp.
- WILBER, T.P., Jr. 1990. Associations between crab morphology and gastropod shell species in the hermit crab *Pagurus longicarpus*. *Journal of Crustacean Biology*, 10(1): 134-138.
- WYE, K. R., 2000. *The encyclopedia of shells*. Chartwell Books, Inc. 288 pp.
- YOUNG, A.M., 1979. Differential utilization of gastropod shells by three hermit crab species in north inlet, South Carolina, USA. *Crustaceana, Suppl.*, 5: 101-104.

**Otros recursos:**

2003. <http://www.semarnat.gob.mx/veracruz/>

2003. <http://ver.inegi.gob.mx/veracruz/territorio/espanol/catmun/CIGEL95/30141.html>